

На правах рукописи

ДАВИДОВИЧ Ольга Ивановна

**ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ БЕНТОСНЫХ
ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ЕГО ЗАВИСИМОСТЬ ОТ
АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ**

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Севастополь – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
«Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник
РАН», г. Феодосия

Научный руководитель:

Рябушко Лариса Ивановна – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник отдела аквакультуры и морской фармакологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь

Официальные оппоненты:

Силкин Владимир Арсентьевич – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией экологии Южного отделения ФГБУН «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН», г. Геленджик

Орлова Татьяна Юрьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заместитель директора, научный руководитель Лаборатории морской микробиоты, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии» Дальневосточного отделения РАН», г. Владивосток

Ведущая организация:

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», г. Петрозаводск

Защита состоится « 17 » апреля 2018 г. в 11.00 час на заседании диссертационного совета Д900.009.01 при ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН» по адресу: 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.
e-mail: dissovet@imbr-rass.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН» по адресу: 299011, РФ, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2, и на сайте по адресу: <http://imbr-rass.ru/?p=5249>

Автореферат разослан « » 2018 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Н.В. Поспелова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Диатомовые водоросли являются самой богатой видами группой водорослей, однако на сегодняшний день известно и описано половое воспроизведение менее чем у 300 из 100 тысяч видов, живущих на планете (Mann, Vanormelingen, 2013). Жизненные циклы и системы воспроизведения диатомовых водорослей являются ещё менее изученными биологическими характеристиками. С большей или меньшей степенью детализации они описаны только для нескольких десятков видов.

Диатомовые водоросли основную часть жизненного цикла находятся в диплоидном состоянии, гаплоидны только гаметы. У большинства диатомовых половое воспроизведение является облигатной стадией в жизненном цикле, включающем в себя две основные фазы: длительную вегетативную, длящуюся от несколько месяцев до нескольких лет; в это время клетки делятся митотически, и короткую, продолжающуюся от нескольких часов до нескольких суток, фазу полового воспроизведения, которая включает в себя гаметогенез, оплодотворение, процесс формирования ауксоспор, приводящий к образованию новой генерации вегетативных клеток. Неизбежный переход в генеративную фазу жизненного цикла обусловлен особенностями строения панцирей клеток диатомовых водорослей, размер которых у подавляющего числа видов уменьшается в процессе вегетативного деления. Восстановление исходных размеров происходит в процессе полового воспроизведения и связано с формированием специфических, быстрорастущих клеток – ауксоспор – известных только у диатомовых водорослей.

Потенциальная способность перехода к половому воспроизведению, обусловленная размерами клеток, может не реализоваться, если внешние условия (солевой, температурный и световой режимы) неблагоприятны для этого. Данных о влиянии абиотических факторов среды на репродуктивную фазу диатомей крайне мало и получены они для ограниченного числа видов. Абиотические факторы играют решающую роль в распространении водорослей в различных районах Мирового океана. Формирование репродуктивной изоляции, видообразование и эволюция диатомовых водорослей связаны с ключевым этапом жизненного цикла – половой репродукцией.

Ввиду исключительной важности полового воспроизведения в жизни и эволюции эукариот, и в связи со слабой изученностью у бентосных диатомовых водорослей самого процесса полового воспроизведения, закономерностей определения и наследования пола, действия факторов среды их обитания,

способных инициировать, или, наоборот, препятствующих половому воспроизведению, тема исследования представляется актуальной.

Степень разработанности темы исследования. Половое воспроизведение остается неизученным у 99,7% существующих на Земле видов Bacillariophyta, прежде всего в силу высокой требовательности к условиям среды, при которых они могут воспроизводиться. Немногим специалистам удавалось обеспечить такие условия и инициировать половое воспроизведение в эксперименте, несмотря на то, что оно является у большинства диатомовых водорослей облигатным в жизненном цикле. Вследствие этого до сих пор крайне мало работ – их количество не превышает несколько десятков – по биологии воспроизведения диатомовых, в которых описывается характер влияния солёности среды, температуры и условий освещения на размножение водорослей в природных и лабораторных условиях. В ряде случаев действие факторов носит видоспецифический характер. Общие закономерности пока не выявлены.

Цель работы – исследовать половое воспроизведение у представителей бентосных диатомовых водорослей (бесшовные, одношовные и двушовные) и изучить влияние на него основных абиотических факторов – солёности среды, температуры и условий освещения.

Задачи исследования:

1. Получить, изучить и описать половое воспроизведение у четырех видов диатомовых водорослей – представителей бесшовных (*Tabularia tabulata* (C.A. Agardh) Snoeijis, одношовных (*Schizostauron* sp.) и двушовных пеннатных (*Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau et Mouget и *Haslea provincialis* Gastineau, Hansen et Mouget).

2. У представителей шести родов (*Ardissonea* De Notaris, *Climaconeis* Grunow, *Haslea* Simonsen, *Navicula* Bory, *Nitzschia* Hassall, *Tabularia* (Kützing) D.M. Williams & Round) исследовать влияние солёности на вегетативное размножение и половое воспроизведение у популяций видов, обитающих в географических зонах Мирового океана с разным уровнем солёности.

3. Определить влияние уровня освещённости и фотопериода на вегетативный рост и половое воспроизведение *Haslea ostrearia* (Gaillon) Simonsen.

4. Оценить влияние температуры среды на вегетативный рост и половое воспроизведение атлантической *Haslea ostrearia* и черноморской *H. karadagensis*.

Научная новизна. Впервые изучено половое воспроизведение и система скрещивания бесшовной диатомовой водоросли *T. tabulata*. Установлена закономерность наследования пола потомства в первом поколении и показано, что пол детерминируется генетически, он не меняется на протяжении всего

жизненного цикла, при этом мужской пол является гетерогаметным, а женский – гомогаметным. Описан ранее неизвестный тип движения гамет, происходящий за счёт формирования тонких временных цитоплазматических выростов (псевдоподий).

Впервые описан половой процесс у черноморского вида *H. karadagensis*, дана оценка положения кардинальных точек в жизненном цикле и скорости уменьшения размеров клеток. Получено и описано гетероталлическое половое воспроизведение у ранее неизвестного средиземноморского вида *H. provincialis* и популяции *Schizostauron* sp. с побережья Мозамбик.

Впервые изучено влияние солёности на рост и половое воспроизведение десяти видов диатомовых водорослей, включая *Ardissonea crystallina* (C.A. Agardh) Grunow, *Ardissonea* sp., *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E.J. Cox, *Climaconeis* sp., *H. karadagensis*, *H. ostrearia*, *Navicula pennata* var. *pontica* Mereschkowsky, *Nitzschia longissima* (Brébisson ex Kützing) Grunow, *Tabularia fasciculata* (C.A. Agardh) D.M. Williams et Round и *T. tabulata*.

Оценено действие фотопериода и уровня освещённости на рост и половое воспроизведение *H. ostrearia*, а также влияние температуры на вегетативный рост и половое воспроизведение клонов атлантической *H. ostrearia* и черноморской *H. karadagensis*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Понятие пола, закономерностей его определения и наследования в поколениях, структура жизненных циклов и возможные пути воспроизведения, определяющие систему скрещивания, относятся к фундаментальным знаниям биологии вида. Для представителей Bacillariophyta эти знания особенно важны ввиду обязательности полового процесса в жизненном цикле большинства из них. Закономерное уменьшение клеток в ходе повторяющихся митотических делений клеток приводит к необходимости восстановления их исходных размеров, что реализуется у диатомовых в процессе полового воспроизведения. Описание самого процесса, пока еще неизученного у большинства видов, и его зависимости от абиотических факторов среды, имеют, таким образом, важное теоретическое значение.

Практическая значимость работы заключается в том, что полученные знания о жизненных циклах и биологии воспроизведения могут быть применены в биотехнологических производствах, связанных с получением различных полезных для человека веществ, синтезируемых диатомовыми водорослями.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Схема полового воспроизведения является достаточно консервативной у бентосных диатомовых и её важнейшие характеристики не различаются у отдельных представителей рода *Haslea*.

2. У изученных бентосных диатомовых водорослей осуществление полового процесса возможно в более узком диапазоне температур по сравнению с вегетативным размножением.

3. Оптимум солёности для полового воспроизведения у исследованных видов диатомовых не всегда совпадает с солёностью, характерной для их природного места обитания, а её повышение почти всегда стимулирует половое воспроизведение.

4. Уровни освещённости, благоприятные для полового процесса и аукоспорообразования, ниже, чем для вегетативного размножения. Определённые уровни освещённости и фотопериодические режимы могут ингибировать, а также выступать в качестве экзогенных триггеров, контролирующей сексуализацию пеннатных диатомовых таких, как *H. ostrearia*.

Достоверность результатов обеспечена достаточным количеством проведённых лабораторных опытов (всего 42), повторяемостью результатов, а также сходством и аналогиями, полученными для культур диатомовых из разных географических мест обитания. Для сравнительного анализа и получения достоверных результатов всего исследовано двенадцать видов пеннатных диатомовых водорослей. Используются стандартные, описанные в литературе методы сбора проб, культивирования, скрещивания, позволяющего инициировать половое воспроизведение. Количественные данные обработаны статистически.

Личный вклад соискателя. В основу диссертации положены материалы исследования, полученные автором, начиная с 2005 года. Осуществлён сбор проб, выделение клонов и введение их в культуру, а также подобраны условия для получения полового воспроизведения; проведены экспериментальные работы по скрещиванию клоновых культур диатомовых водорослей и изучены стадии их полового процесса; выявлено влияние абиотических факторов среды (солёность, освещённость и температура) на половое воспроизведение водорослей. Автор принимал непосредственное участие в получении и обработке экспериментальных данных, самостоятельно обобщал и выполнял научную интерпретацию полученных результатов, участвовал в подготовке авторских и в соавторстве публикаций. Диссертационная работа написана лично соискателем.

Апробация результатов диссертации. Материалы диссертационной работы были представлены на Международных симпозиумах, съездах и конференциях: IV съезд Гидроэкологического общества Украины (Карадаг, 2005); Twenty second International Diatom Symposium (Ghent, 2012), IV Международная конференция «Актуальные проблемы современной альгологии» (Киев, 2012); XIII Международная научная конференция альгологов «Диатомовые водоросли:

современное состояние и перспективы исследований» (Борок, 2013); II-я международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты» (Минск, 2013); 23rd International Diatom Symposium (Nanjing, China, 2014); Всероссийская научная конференция «Биоразнообразии и механизмы адаптации организмов в условиях естественного и техногенного загрязнения» (Сибай, Башкортостан, Россия, 2015); 9th Central European Diatom Meeting (Bremerhaven, 2015); IX Международная научно-практическая конференция молодых учёных по проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский – 2015», посвящённой 100-летию со дня рождения д.б.н. проф., чл.-кор. АН УССР В.Н. Грезе (Севастополь, 2015); Международная конференция «Проблемы систематики и географии водных растений» (Ярославль, 2015); 24th International Diatom Symposium (Québec, Canada, 2016); Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, приуроченная к 145-летию Севастопольской биологической станции «Морские биологические исследования: достижения и перспективы» (Севастополь, 2016); XV Международная научная конференция (XV Диатомовая школа) «Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований» (Ярославль, 2017), 11-th International Phycological Congress (Szczecin, Poland, 2017); Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования» (Керчь, Россия, 2017); Международная научно-практическая конференция, посвящённая 150-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова «Актуальные проблемы ботаники и охраны природы» (Симферополь, Россия, 2017 г.). Материалы диссертации заслушаны на заседании Учёного совета ФГБУН «Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН» (Карадаг, 2017) и Общеинститутском научном семинаре ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, 2017).

Структура и объём работы. Диссертация изложена на 214 страницах, состоит из введения, обзора литературы, 4-х глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 316 источников, из них 232 иностранных. Работа содержит 19 таблиц и 68 рисунков.

Публикации. По теме диссертации всего опубликовано 38 научных работ, из них в автореферате приведены основные публикации, в т.ч. в изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (вышедших из печати до января 2015 г.). В статьях, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоит в обсуждении и постановке задач, выборе и разработке методов исследования,

выполнении экспериментальных работ и участии в написании текста статей и тезисов. Права соавторов публикаций не нарушены.

Благодарности. Автор выражает особую благодарность научному руководителю, д.б.н. Л.И. Рябушко (ФГБУН ИМБИ РАН) за помощь и консультации при постановке цели и задачи исследования, обсуждении полученных результатов; к.б.н. Н.А Давидовичу (ФГБУН КНС – ПЗ РАН) – за всестороннюю помощь в процессе работы над рукописью и всем моим соавторам за совместные публикации, а также администрации Карадагской научной станции за предоставленные условия для выполнения лабораторных работ; зав. библиотекой ФГБУН ИМБИ РАН О.А. Акимовой – за оказание помощи по нахождению литературных источников; соискатель также выражает признательность доктору Jean-Luc Mouget (Laboratoire de Physiologie et Biochimie végétales, Université du Maine, Le Mans, France) – за любезно предоставленные клоновые культуры диатомовой водоросли *Haslea ostrearia* и организацию посещения университета г. Ле Ман, что привело к многолетнему плодотворному сотрудничеству. Автор выражает свою признательность профессору Andrzej Witkowski, (University of Szczecin, Szczecin, Poland) – за приглашение и предоставленную возможность посетить университет г. Щецин, благодаря чему была изучена диатомовая водоросль из рода *Schizostauron*. Часть данных получена при поддержке гранта РФФИ (грант №15-04-00237 А).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 Биология бентосных диатомовых водорослей и влияние абиотических факторов среды на их размножение и половое воспроизведение (обзор литературы)

Представлен анализ данных мировой литературы по вопросам, касающимся жизненного цикла диатомовых водорослей, биологии их воспроизведения и влияния основных абиотических факторов среды (температуры, освещённости, солёности) на указанные процессы. Отмечено, что по-прежнему слабо изученными являются вопросы полового процесса у Bacillariophyta, так же как и влияние факторов среды на половое воспроизведение бентосных диатомовых водорослей.

Глава 2 Материалы и методы

В основе исследования лежат два метода: клоновое культивирование (Algal culturing techniques, 2005) и экспериментальное скрещивание клонов тех видов, у которых отмечена гетероталлическая система скрещивания (Cherurnov et al., 2004). Культуры водорослей содержали на искусственной морской воде,

приготовленной по рецепту, близкому к среде ESAW (Andersen et al., 2005). Представлены протоколы экспериментов по влиянию солёности, освещённости и температуры воды на рост и половое воспроизведение изученных диатомовых водорослей. Электронные микрофотографии получены с помощью микроскопов JEOLJSM-6390 LA (Japan) и JEOLJSM-5600 (JEOLUSA, Peabody, MA, USA). Для обработки количественных данных и построения графиков использовали компьютерные программы Excel Microsoft Office, SigmaPlot v.2.0 и Origin v.5.0. Проведена статистическая обработка данных, согласно пособиям (Рокицкий, 1973; Зайцев, 1982). Объектами исследования послужили 12 видов бентосных диатомовых водорослей, представляющих разные систематические группы пеннатных водорослей – бесшовные, одношовные, двушовные. Пеннатные водоросли в основном являются обрастателями и обитателями бентоса морей. Они демонстрируют относительную изогамию, и в их системе скрещивания доминирует гетероталлизм, то есть участие в половом воспроизведении клеток – половых партнёров – происходящих из разных клонов. Благодаря последнему обстоятельству, появляется методическая возможность «управлять» вступлением в половой процесс клеток, осуществляя смешанные посеы репродуктивно совместимых пар клонов. Вторая причина, по которой основное внимание в нашей работе было уделено бентосным видам, связана с тем, что их клетки прикрепляются к поверхности субстрата или передвигаются по нему, что даёт возможность проведения наблюдений за процессом в конкретной паре клеток, приступившей к половому воспроизведению.

Глава 3 Половое воспроизведение у некоторых видов бентосных диатомовых водорослей

3.1 *Tabularia tabulata* (C.A. Agardh) Snoeijs

Половой процесс у этого вида диатомеи изогамен в отношении размеров гамет, но анизогамен по способу формирования, морфологии и поведению гамет (рис. 1), что позволяет выявить мужские и женские клоны.

По классификации Л. Гайтлера (Geitler, 1973), половой процесс, наблюдавшийся у *T. tabulata* при межклоновом скрещивании, следует отнести к типу IA2, поскольку в процессе участвуют два гаметангия, в каждом из них формируется по две гаметы, причём в одном гаметангии обе гаметы активные (мужского типа), а в другом – пассивные (женского типа). Этот тип полового процесса ещё называют цис-анизогамией (Mann, 1982). Половой процесс при внутрикловом воспроизведении мужских клонов *T. tabulata* оказался изогамным.

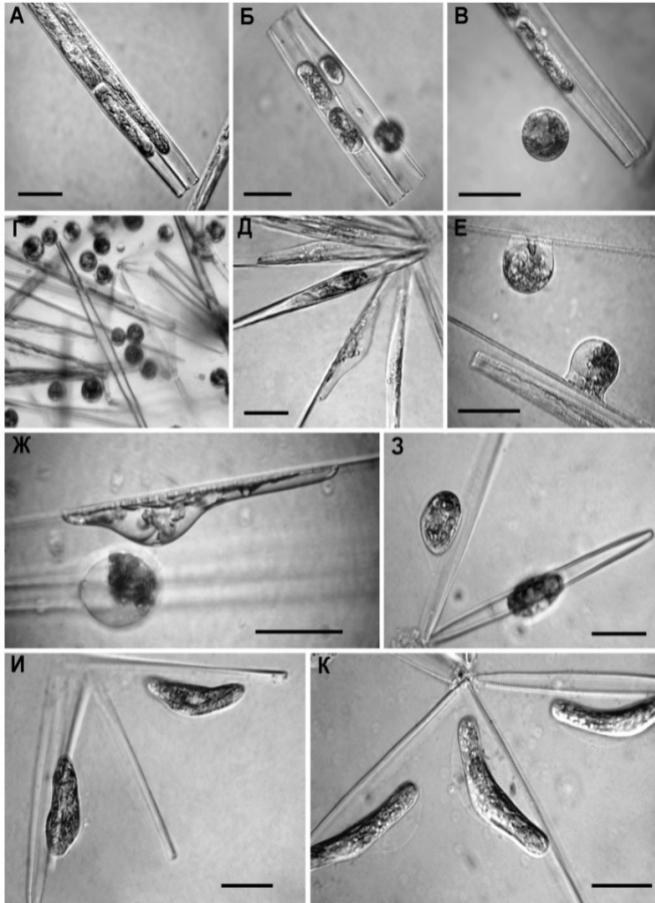


Рисунок 1 Гаметогенез и ранние стадии аукоспор *Tabularia tabulata* (Давидович, Давидович, 2010). Деление содержимого мужского гаметангия происходит в трансапикальной плоскости без перегруппировки гамет (А-В); формируются шаровидные гаметы (Г). Содержимое женского гаметангия делится в апикальной плоскости (Д), гаметы округляются, не теряя связь со створкой материнской клетки (Е, Ж). После копуляции образуются эллипсоидные зиготы, а затем изогнутой формы аукоспоры. Масштаб 25 мкм

Система скрещивания вида *T. tabulata* включает гомо- и гетероталлический способы воспроизведения, причем последний занимает явно доминирующее положение. Напротив, внутриклоновое воспроизведение наблюдалось эпизодически и обнаружено не у всех клонов. Путем скрещивания полученных потомков с уже известными клонами, в том числе родительскими (возвратное скрещивание), была определена схема наследования полов. Мужской пол оказался гетерогаметным, а женский – гомогаметным.

Движение гамет. Отмечена способность мужских гамет перемещаться на относительно большие расстояния, в десятки раз большие их диаметра (Давидович, Давидович, 2010). Показано, что мужские гаметы *T. tabulata* формируют тонкие, нитевидные неразветвленные цитоплазматические выросты, длина которых в несколько раз больше диаметра гамет. Подтверждено, что движение гамет связано с их формированием и исчезновением. Эта форма движения гамет, впервые описанная нами, является новой не только для диатомовых, но и, по-видимому, для всех эукариот (Davidovich et al., 2012). Благодаря этому движению достигается контакт с далеко расположенными стационарными женскими гаметами, в результате чего резко увеличивается вероятность сингамии.

3.2 *Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau et Mouget

Впервые нами описано гетероталлическое половое воспроизведение у черноморского клона *H. karadagensis*, которое, как и у близкородственного вида *H. ostrearia* (Bory) Simonsen, является полностью изогамным (рис. 2).

Гетероталлизм в таких случаях можно определить, используя в смешанных посевах клоны, различающиеся размерами клеток (рис. 2Б).

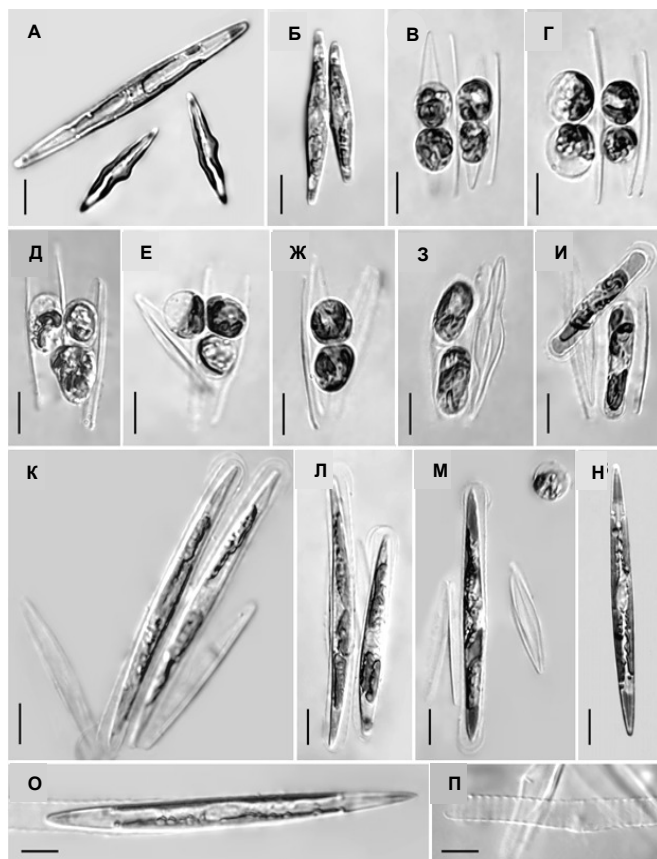


Рисунок 2 *Haslea karadagensis*, вегетативные и генеративные клетки (по: Davidovich et al., 2012). Клетки двух поколений (А). Пара гаметангиев (Б). Изогамный половой процесс (В-Е) заканчивается формированием двух зигот (Ж). Растущие аукоспоры (З-М). Инициальные клетки (Н-О). Инициальная клетка покидает перизониум (О). Последний хорошо развит, видны поперечные кольца (П) Масштаб 10 мкм

3.3 *Haslea provincialis* Gastineau, Hansen et Mouget

Аналогично клонам *H. karadagensis* и *H. ostrearia*, *H. provincialis* воспроизводится по той же схеме, соответствующей типу IV2a классификации (Geitler, 1973). Половой процесс полностью изогамный, в каждой из родительских клеток формируются две гаметы. Результат сингамии – появление пары зигот, аукоспоры расширяются биполярно, будучи ограниченными трубчатым перизониумом, и расположены беспорядочно по отношению к створкам материнских клеток. Из перизониума инициальные клетки высвобождаются за счёт активного движения. Генеративные клетки (гаметы, зиготы, аукоспоры и инициальные клетки) содержат синий пигмент из группы мареннинов.

В целом следует отметить, что у каждого представителя рода *Haslea* половое воспроизведение протекает по характерной для него схеме и отдельные детали полового воспроизведения мало различаются между собой, что может служить хорошим диагностическим признаком родовой принадлежности.

3.4 *Schizostauron* sp.

В лабораторных экспериментах по изучению полового воспроизведения у вида *Schizostauron* sp. установлен исключительно гетероталлический транс-анизогамный способ воспроизведения (рис. 3). Каждый гаметангий продуцировал две равные по размеру и одинаковые по форме гаметы, однако их поведение различалось. В каждой гаметангии одна гамета была активной, другая пассивной.

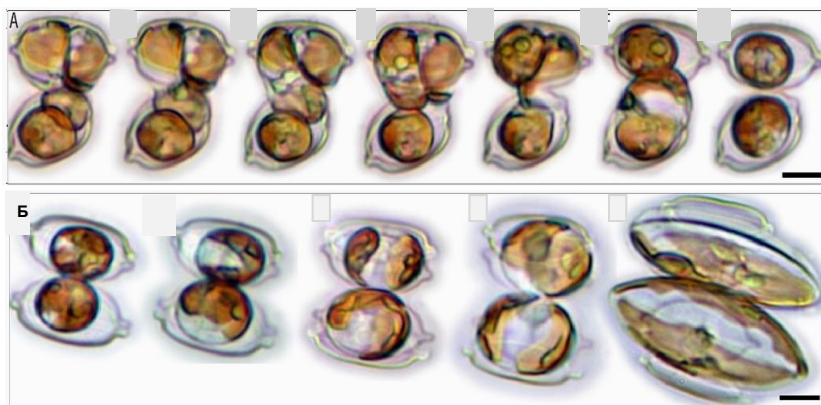


Рисунок 3 Гаметогенез (А) и аукоспорообразование (Б) у *Schizostauron* sp. Масштаб 10 мкм

В результате аукоспорообразования клетки восстанавливали максимальные видоспецифические размеры. Апикальные и транс-апикальные размеры клеток в жизненном цикле уменьшались непропорционально; апикальный размер снижался быстрее, поэтому клетки в начале своей жизненной истории были более вытянутыми, а измельчавшие клетки – округлыми.

Показано, что при гетероталлическом воспроизведении половой процесс у представителей бентосных диатомовых водорослей, включая бесшовных, одношовных и двушовных, протекает по разным схемам: у *T. tabulata* – цис-анизогамный, у *Schizostauron* sp. – транс-анизогамный, у *H. karadagensis* и *H. provincialis* – полностью изогамный (морфологическая и поведенческая изогамия).

Глава 4 Влияние абиотических факторов среды на рост и половое воспроизведение изучаемых диатомовых

4.1 Действие солёности среды на рост и воспроизведение некоторых видов диатомовых водорослей

В разделе представлены результаты экспериментального изучения влияния солёности среды на рост и половое воспроизведение десяти видов бентосных диатомовых водорослей.

4.1.1 *Tabularia fasciculata* (C.A. Agardh) D.M. Williams et Round и *T. tabulata*

В экспериментах с клоновыми культурами показано, что *T. fasciculata* и *T. tabulata* способны делиться приблизительно с одинаковой скоростью (до одного деления в сутки) в сравнительно широком диапазоне солёности от 15 до 45 ‰. Оба

вида выдерживают солёность и за пределами этого диапазона, но темп деления клеток при этом заметно уменьшается. Клетки *T. tabulata* более устойчивы к низкой солёности и способны расти при 0,5 ‰, однако оптимальная солёность близка к 30 ‰. У *T. tabulata* способна пройти все этапы полового воспроизведения вплоть до формирования инициальных клеток в диапазоне солёности от 8 до 49 ‰. Размер формирующихся инициальных клеток не зависел от уровня солёности. Наилучший результат (наибольшее количество ауксоспор) наблюдали при 30 ‰, но при низкой солёности (0,5–4,5 ‰) половой процесс отсутствовал. Таким образом, диапазон уровней солёности благоприятных для полового воспроизведения заметно уже пригодного для вегетативного роста.

4.1.2 *Haslea ostrearia* (Gaillon) Simonsen и *H. karadagensis*

Для вегетативного размножения *H. ostrearia* солёность ниже 13 ‰ оказалась неблагоприятной. Максимальный темп деления клеток (одно деление в сутки), наблюдали при солёности около 25 ‰. В целом оптимальный диапазон солёности, при котором клетки *H. ostrearia* продолжали делиться и увеличивать свою численность, довольно широк – от 13 до 40 ‰ и более. При резком переносе из одной солёности в другую *H. ostrearia* может преодолеть барьер в 10–12 ‰, причём как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения солёности. При постепенном уменьшении солёности (ежедневно на 3 ‰) водоросль оставалась живой даже при 8 ‰, то есть возможность адаптации даёт клеткам бóльший шанс сохраниться в среде с пониженной солёностью.

Для полового воспроизведения *H. ostrearia* благоприятными являются условия, при которых смешанные посевы содержались в среде при 20, 26, 35 ‰ (рис. 4). При этом количество генеративных клеток составляло 8,5; 11,5; 5,2 ‰, соответственно. Неблагоприятной для полового процесса оказалась солёность 15 и 43 ‰. Для вегетативного размножения клеток *Haslea karadagensis* благоприятен диапазон солёности от 8 до 40 ‰. В отличие от вегетативного роста половое воспроизведение осуществлялось в диапазоне от 20 до 43 ‰ при оптимуме 26 ‰, но при солёности менее 17 ‰ половое воспроизведение оказалось невозможным. Следует отметить, что для полового воспроизведения благоприятными оказались уровни солёности более высокие, чем те, которые наблюдаются в естественной среде обитания в Чёрном море (рис. 5). Более того, чем больший сдвиг уровня солёности применялся в диапазоне от 17 до 40 ‰ в сторону увеличения, тем большая частота ауксоспорообразования наблюдалась у клонов, акклимированных к 17, 23, и 30 ‰. Самая высокая частота ауксоспорообразования достигнута у клонов, акклимированных к 17 ‰, когда они были засеяны в среду при 40 ‰.

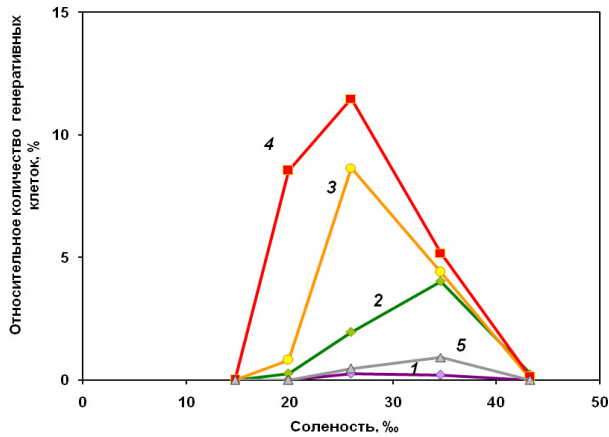


Рисунок 4 Процентное соотношение клеток *Haslea ostrearia*, вступивших в половой процесс в смешанных посевах сексуально совместимых клонов, в зависимости от уровня солёности. До скрещивания клоны содержали при солёности 15 (1), 20 (2), 26 (3), 35 (4) и 43 ‰ (5)

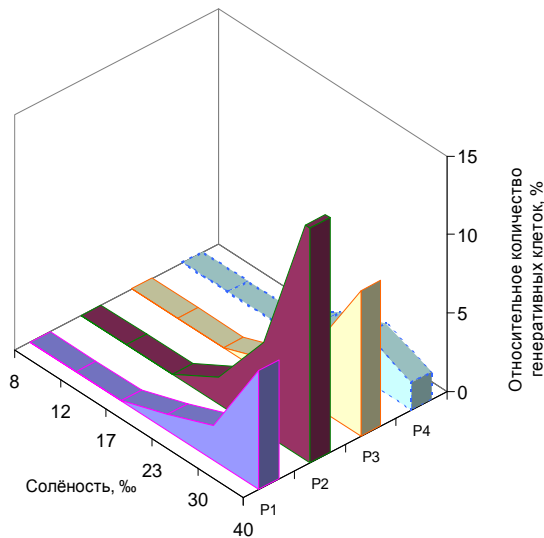


Рисунок 5 Влияние солёности на частоту полового воспроизведения *Haslea karadagensis*. До скрещивания клоны содержали при солёности 12 (ряд 1), 17 (ряд 2), 23 (ряд 3) и 40‰ (ряд 4)

4.1.3 *Nitzschia longissima* (Brébisson ex Kützing) Grunow

Клоны водоросли были выделены из проб, взятых у побережья Карадагского природного заповедника (Чёрное море), и на западном побережье Франции (Атлантический океан). Солёность в местах локализации этих популяций существенно различается, составляя соответственно 18 и 36 ‰. Принадлежность двух географически изолированных популяций к одному виду в соответствии с биологической концепцией вида была подтверждена экспериментами по скрещиванию. Обе популяции способны не только поддерживать вегетативный рост, но и воспроизводиться половым путём при разной солёности воды от 17 до 50 ‰. При переносе водоросли из одной солёности в другую проявляется интересная закономерность. Так, при переносе из среды 17 ‰ в условия с более высокой солёностью (30–40 ‰) значительно повышалось процентное соотношение клеток, вступающих в половой процесс. Половому воспроизведению клеток не препятствует также перенос водоросли из среды с высокой (40 или 50 ‰) в среду с более низкой солёностью (до 23 ‰). Оптимальная солёность, при которой наблюдалось самое обильное аукоспорообразование в смешанном посеве

атлантического и черноморского клонов, находилась в диапазоне от 23 до 30 ‰. Следовательно, вид *N. longissima* является широко толерантным по отношению к солёности воды, что позволяет не только выполнять эксперименты по скрещиванию его клонов, выделенных из различных географических мест обитания, но и, отчасти, объясняет широкое расселение данного вида в Мировом океане.

4.1.4 *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E.J. Cox и *Climaconeis* sp.

В экспериментах участвовали клоны черноморской популяции вида *Climaconeis scalaris* и новозеландской популяции *Climaconeis* sp. Черноморская популяция оказалась вполне жизнеспособной при солёности 8 и 12 ‰; максимальный темп деления (1,7 делений/сутки) наблюдался при 30 ‰. Это на 12 ‰ превышает солёность, при которой вид обитает в природе. Ауксоспорообразование у *Climaconeis scalaris* происходит в диапазоне от 18 до 45 ‰. Оптимумы солёности для полового воспроизведения и вегетативного роста совпадали и находились около 30 ‰.

Новозеландские клоны проявляли более высокую чувствительность к понижению уровня солёности; при 8 и 12 ‰ клоны погибали на 3-й и 4-й день, соответственно. В среде 18 ‰ отмечалась положительная динамика роста. При 54 и 60 ‰ темпы деления клеток понижались. Оптимальной для роста клона новозеландской популяции оказалась солёность 38 ‰.

4.1.5 *Ardissonea crystallina* (C.A. Agardh) Grunow и *Ardissonea* sp.

Изучена черноморская популяция *Ardissonea crystallina* и вид *Ardissonea* sp. с побережья о. Мартиника (Атлантический океан). Выполнена серия экспериментов, в которых клоны разных популяций были предварительно акклимированы к солёности, близкой к естественным условиям обитания популяций, из которых они были получены, то есть при 17–18 ‰ – для черноморской и 35–36 ‰ – для атлантической.

Максимальные темпы деления черноморских клонов отмечены при солёности около 28 ‰, у атлантических клонов – при 35–36 ‰. При переносе в среду с пониженной солёностью (12 и 18 ‰) атлантический клон оказался нежизнеспособным. В отличие от атлантического клона, черноморский клон оказался нежизнеспособным в среде с солёностью 4 ‰. В другом эксперименте атлантический и черноморский клоны были акклимированы в течение двух месяцев к уровню солёности 30 ‰. При переносе черноморского клона в среды с градацией солёности наибольший темп деления наблюдали при 29 ‰, а у клона с побережья Мартиники – при 35 ‰, то есть практически при тех же уровнях, что и в первых двух экспериментах. В следующем эксперименте два черноморских

клона более двух месяцев акклимировали к солёности соответственно 20 и 30 ‰, но, несмотря на различные условия их содержания, оптимум солёности для вегетативного размножения не изменялся, а находился в пределах 28–29 ‰. По объединённым данным для всех экспериментов, оптимум солёности для роста черноморской диатомеи находился около 28 ‰, а для атлантической – 35 ‰.

Таким образом, оптимум солёности среды для роста черноморской популяции *A. crystallina* не совпадал с нормальной солёностью Чёрного моря, превышая её на 10 ‰. В то же время оптимум солёности для атлантической популяции *Ardissonaea* sp. в точности соответствует уровню солёности в местах её обитания у берегов Франции. Полученные данные свидетельствуют о том, что в отношении солёности физиологическая реакция *A. crystallina* имеет оптимум, присущий настоящим морским видам, а в Чёрном море популяция обитает на пределе своих адаптационных возможностей, вблизи нижней границы диапазона толерантности к данному фактору среды.

В лабораторных экспериментах изучены клоны, имеющие разные размеры клеток. Это позволило изучить действие различных уровней солёности на размер клеток, находящихся на разных этапах жизненного цикла. Определено, что опреснение среды легче переносят клетки водорослей бóльшего размера, поэтому, вероятность выживания при резком изменении солёности среды выше у клеток, находящихся в начале жизненного цикла.

4.1.6 *Navicula pennata* var. *pontica* Mereschkowsky

Проведены эксперименты по установлению влияния солёности среды на размерное распределение клеток в популяции *Navicula pennata* var. *pontica*. Через неделю содержания при разной солёности (4,5; 9,0; 13,5; 16,2 и 18 ‰) очевидных изменений в размерном распределении клеток в популяции не наступает. Не изменялись и средние размеры клеток водоросли. Варьирование солёности в исследуемом диапазоне одинаково действует на скорость размножения крупных и мелких клеток, при этом размерное распределение клеток в популяции оставалось постоянным. Это свидетельствует об относительной устойчивости популяции, что важно для её сохранения, поскольку у диатомовых водорослей вступление в половую фазу связано с достижением клетками определенных критических размеров (Geitler, 1932).

4.2 Свет как фактор, инициирующий половой процесс у *H. ostrearia*

Экспериментально исследована зависимость скорости размножения *H. ostrearia* от интенсивности освещения при разном соотношении продолжительности периодов света (С) и темноты (Т). В случае, когда С:Т=8:16

(часов), максимальная скорость размножения (1,7 делений/сутки) была отмечена при $10 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. При всех других интенсивностях освещения водоросль делилась 0,6–0,8 раз в сутки. В случае С:Т=14:10 максимальная скорость (3,1 делений/сутки) наблюдалась при $60\text{--}65 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при других уровнях освещённости скорость размножения была ниже и составляла 1,9–2,7 делений/сутки. Таким образом, увеличение продолжительности фотопериода с 8 до 14 часов в сутки приводит к 2–3-кратному увеличению скорости вегетативного размножения этого вида.

При соотношении С:Т=8:16 в процессе аукоспоробразования участвовало от 2 до 8 % клеток, при этом оптимальная освещённость лежала в диапазоне от 20 до $60 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. При соотношении С:Т=14:10, явно выраженный пик частоты аукоспоробразования отмечен при интенсивности освещения $10 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, в процесс аукоспоробразования вступало 20 % клеток. Следовательно, уровни освещённости, благоприятные для аукоспоробразования, ниже, чем для вегетативного размножения. При одной и той же дозе света ($1728 \text{ мМоль} \cdot \text{м}^{-2}$), полученной при разных комбинациях интенсивности и продолжительности освещения, скорость вегетативного размножения клеток *H. ostrearia* была одинаковой. В отличие от вегетативного роста частота аукоспоробразования сильно зависит от варианта комбинации дозы света (рис. б) и была наибольшей при 8 часовой продолжительности воздействия света интенсивностью $60 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, превосходя частоту образования аукоспор, наблюдавшуюся при комбинациях ($4 \text{ ч} \times 120 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, $16 \text{ ч} \times 30 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, $24 \text{ ч} \times 20 \text{ мкМоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). Определённые световые режимы могут не только индуцировать гаметогенез, образование зигот и аукоспор у *H. ostrearia*, но также могут

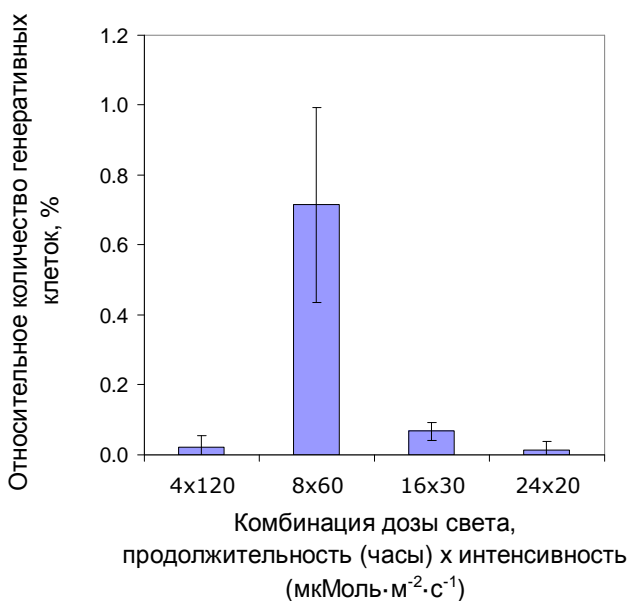


Рисунок б Зависимость частоты аукоспоробразования у *Haslea ostrearia* от варианта комбинации продолжительности и интенсивности освещения, обеспечивающей получение одной и той же дозы света

полностью подавлять половое воспроизведение. Это особенно актуально для высоких уровней облучённости и длинных фотопериодов, а также для непрерывного света или темноты.

Таким образом, половое воспроизведение у *H. ostrearia* чувствительно не только к уровню освещённости, но и продолжительности фотопериода. При этом существует оптимальное сочетание указанных факторов.

4.3 Влияние температуры на вегетативный рост и половое воспроизведение *H. karadagensis* и *H. ostrearia*

При изучении влияния температуры среды на вегетативный рост и половое воспроизведение двух видов пеннатных диатомовых рода *Haslea* проведено пять опытов. В первом эксперименте с черноморской *H. karadagensis*, когда клоны были предварительно акклимированы к температуре 16°C, а затем росли при 10, 16 и 26°C, световом потоке 35 мкМоль·м⁻²·с⁻¹, фотопериоде С:Т=14:10 час, наименьший (0,57 делений/сутки) темп деления отмечен при пониженной, а наибольший (0,96 делений/сутки) – при повышенной температуре.

В следующих экспериментах клоны *H. karadagensis* и *H. ostrearia* были предварительно акклимированы к низкой (10°C) и высокой (26°C) температурам среды, однако при переносе в условия с градицией температур (13, 18 и 26°C), темп деления у обоих видов оказался минимальным при пониженной и максимальным – при повышенной температуре.

Для полового воспроизведения *H. karadagensis* после суток акклимации к температуре 16°C благоприятными оказались умеренные температуры в диапазоне от 10 до 18°C, в то время как более высокие температуры полностью ингибировали гаметогенез и половое воспроизведение. Следующие эксперименты показали, что половое воспроизведение у *H. ostrearia* происходит при 13, 18 и 23°C, но отсутствует при 26°C независимо от того, при какой температуре содержали клоны во время акклимации в начале эксперимента.

При относительно высокой температуре среды клетки способны интенсивно делиться, но половое воспроизведение при этом невозможно. Отметим, что для клонов атлантической и черноморской популяций совпадали не только тренды повышения темпов деления в ответ на повышение температуры, но были близки и абсолютные значения темпов деления при заданных температурах. В то же время, значения температуры среды, стимулирующей половое воспроизведение, отличались – для атлантической популяции они были чуть выше. Несовпадение физиологических оптимумов для полового воспроизведения служит ещё одним доказательством эволюционного расхождения у видов, которые до недавнего

времени воспринимались как один вид под названием *Haslea «ostrearia»* (Gastineau et al., 2014).

Таким образом, экспериментальные исследования жизненных циклов и систем скрещивания у ранее не изученных видов бентосных диатомовых позволили выявить их репродуктивные особенности и влияние абиотических факторов среды на процесс полового воспроизведения, что существенно расширяет имеющиеся знания по биологии Bacillariophyta. Полученные данные позволили установить физиологические оптимумы для вегетативного размножения и полового воспроизведения некоторых видов бентосных диатомовых, которые можно использовать для интерпретации результатов исследования их природных популяций.

ВЫВОДЫ

1. Впервые изучены половое воспроизведение и система скрещивания бесшовной пеннатной диатомовой *Tabularia tabulata*. Установлено, что половое воспроизведение анизогамное цис-типа. Система скрещивания вида включает гомо- и гетероталлический способы воспроизведения, причем к гомоталлическому воспроизведению способны как мужские, так и женские клоны. Установлено, что мужской пол является гетерогаметным, а женский – гомогаметным. Описан ранее неизвестный механизм движения гамет, обусловленный формированием на поверхности гамет тонких, существующих короткое время цитоплазматических выростов.

2. Впервые описано половое воспроизведение у одношовой диатомовой из рода *Schizostauron*; установлен гетероталлический транс-анизогамный способ воспроизведения.

3. Впервые изучено половое воспроизведение у двушовных пеннатных диатомовых *Haslea karadagensis* из Чёрного моря и *H. provincialis* из Средиземного моря, для которых характерен изогамный тип полового процесса (полная изогамия, морфологическая и поведенческая). В системе скрещивания этих видов реализуются как гомо-, так и гетероталлический пути воспроизведения, последний является основным.

4. Схема полового процесса у диатомовых из рода *Haslea* является достаточно консервативной и её важнейшие характеристики не различаются у представителей рода.

5. У видов *H. ostrearia* и *H. karadagensis*, из разных географических мест обитания клетки способны делиться во всём изученном диапазоне температур (10–26°C), достигая наибольшего темпа деления при более высокой температуре. В отличие от вегетативного размножения, половое воспроизведение происходит

при более низких температурах и в более узких диапазонах: у черноморской *H. karadagensis* при 10–18°C, а у атлантической *H. ostrearia* при 13–23°C. За пределами указанных диапазонов половое воспроизведение отсутствует.

6. На примере *Haslea ostresria* установлено, что для эффективного полового воспроизведения важно не количество полученных квантов света, а оптимальное сочетание продолжительности фотопериода и уровня освещённости. Для полового воспроизведения оптимальным оказался восьмичасовой фотопериод при воздействии света интенсивностью 60 мкМоль·м⁻²·с⁻¹. При непрерывном освещении половое воспроизведение отсутствовало.

7. Виды *Ardissonea crystallina*, *Ardissonea* sp., *Climaconeis scalaris*, *Climaconeis* sp., *Haslea karadagensis*, *H. ostrearia*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Nitzschia longissima*, *Tabularia fasciculata* и *T. tabulata* являются эвригаллиными и способны существовать в широком диапазоне солёности, минимальные и максимальные значения которой различаются в среднем для изученных видов в 15 раз.

8. Для черноморских популяций видов *T. tabulata*, *A. crystallina*, *H. karadagensis*, *Cl. scalaris*, *N. longissima* оптимальные значения солёности для вегетативного размножения и полового воспроизведения находятся в диапазоне 25–30 ‰, что значительно выше солёности, характерной для их природного места обитания.

9. Половое воспроизведение, в отличие от вегетативного размножения, происходит в более узком диапазоне солёности, максимальные и минимальные значения которой, различаются в среднем в 3 раза.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Podunay Yu.A. Mating system and two types of gametogenesis in the fresh water diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) / Yu.A. Podunay, **O.I. Davidovich**, N.A. Davidovich // Альгология. – 2014. – Т. 24, № 1. – С. 3-19.
2. Репродуктивные особенности диатомовых водорослей: значение для культивирования и биотехнологии / Н.А. Давидович, **О.И. Давидович**, Ю.А. Подунай, К.И. Шоренко, М.С. Куликовский // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 2. – С. 167-175.
3. Видовые границы и особенности биогеографии двух близких видов диатомовых водорослей *Nitzschia longissima* (Brèb.) Grunow, 1862 и *N. rectilonga*

- Takano, 1983 / К.И. Шоренко, Н.А. Давидович, М.С. Куликовский, **О.И. Давидович** // Биология внутренних вод. – 2016. – № 1. – С. 21-29.
- 4. Давидович О.И.** Влияние солености среды на вегетативный рост и половое воспроизведение водорослей из рода *Ardissonea* De Notaris (Bacillariophyta) / **О.И. Давидович**, Н.А. Давидович, Ю.А. Подунай, К.И. Шоренко, А. Витковский // Физиология растений. – 2016. – Т. 63, № 6. – С. 796-803.
- 5.** Подунай Ю.А. Влияние плотности культуры на половое воспроизведение *Ardissonea crystallina* (Bacillariophyta) / Ю.А. Подунай, **О.И. Давидович**, Н.А. Давидович // Вестник Московского ун-та. Сер. 16: Биология. – 2016. – № 2. – С. 19-24.
- 6.** Влияние солености на скорость размножения некоторых клонов *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith (Bacillariophyta) / В.Б. Багмет, Ш.Р. Абдуллин, Б.Р. Кулуев, **О.И. Давидович**, Н.А. Давидович // Экология. – 2017. – № 3. – С. 223-225. Doi: 10.7868/S0367059717030040.
- 7.** Light is a key factor in triggering sexual reproduction in the pennate diatom *Haslea ostrearia* / J-L. Mouget, R. Gastineau, **O. Davidovich**, P. Gaudin, N.A. Davidovich // FEMS Microbiology Ecology. – 2009. – Vol. 69, iss. 2. – P. 194-201. Doi: 10.1111/j.1574-6941.2009.00700.x.
- 8.** Davidovich N.A. Sexual reproduction and mating system of the diatom *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta) / N.A. Davidovich, **O.I. Davidovich** // International Journal on Algae. – 2011. – Vol. 13, iss. 1. – P. 18-36. Doi:10.1615/InterJAlgae.v13.i1.20.
- 9.** Mechanism of male gamete motility in araphid pennate diatoms from the genus *Tabularia* (Bacillariophyta) / N.A. Davidovich, I. Kaczmarska, S.A. Karpov, **O.I. Davidovich**, M.L. MacGillivray, L. Mather // Protist. – 2012. – Vol. 163, iss. 3. – P. 480-494. Doi:10.1016/j.protis.2011.09.002.
- 10.** Sexual reproduction in the newly-described blue diatom, *Haslea karadagensis* / N.A. Davidovich, R. Gastineau, **O.I. Davidovich**, P. Gaudin, J-L. Mouget // Fottea, Olomouc. – 2012. – Vol. 12, iss. 2. – P. 219-229. Doi: 10.5507/fot.2012.016.
- 11.** *Haslea karadagensis* (Bacillariophyta): a second blue diatom, recorded from the Black Sea and producing a novel blue pigment / R. Gastineau, N.A. Davidovich, J-F. Bardeau, A. Caruso, V. Leignel, Y. Hardivillier, B. Jacqueline, **O.I. Davidovich**, Y. Rincé, P. Gaudin, E.J. Cox, J.-L. Mouget // European Journal of Phycology. – 2012. – Vol. 47, iss. 4. – P. 469-479. Doi:10.1080/09670262.2012.741713.
- 12.** Shorenko K.I. On the taxonomy, reproduction, and distribution of the diatom *Nitzschia longissima* (Brèb.) Grunow (Bacillariophyta) / K.I. Shorenko, **O.I. Davidovich**, N.A. Davidovich // International Journal on Algae. – 2014. – Vol. 16, iss. 1. – P. 5-28. Doi: 10.1615/InterJAlgae.v16.i1.10.

- 13.** A new blue-pigmented hasleoid diatom, *Haslea provincialis*, from the Mediterranean Sea / R. Gastineau, G. Hansen, N.A. Davidovich, **O. Davidovich**, J-F. Bardeau, I. Kaczmarska, J. M. Ehrman, V. Leignel, Y. Hardivillier, B. Jacquette, M. Poulin, M. Morançais, J. Fleurence, J-L. Mouget // *European Journal of Phycology*. – 2016. – Vol. 51, iss. 2. – P. 156-170. Doi: 10.1080/09670262.2015.1110861.
- 14.** Sexual reproduction in *Schizostauron* (Bacillariophyta) and a preliminary phylogeny of the genus / N.A. Davidovich, **O.I. Davidovich**, A. Witkowski, C. Li, P. Dąbek, D.G. Mann, I. Głobicka, K.J. Kurzydłowski, E. Gusev, E. Górecka, M. Krzywda // *Phycologia*. – 2017. – Vol. 56, no. 1. – P. 77-93. Doi: 10.2216/16-29.1.
- 15.** *Ardissonea crystallina* has a type of sexual reproduction that is unusual for centric diatoms / Nickolai A. Davidovich, **Olga I. Davidovich**, Yulia A. Podunay, Romain Gastineau, Irena Kaczmarska, Aloisie Poulíčková & Andrzej Witkowski // *Scientific Reports*. – 2017. – Vol. 7. Article number: 14670. Doi:10.1038/s41598-017-15301-z.

Статьи в других научных изданиях

- 16.** Давидович Н.А. Влияние солёности на размножение и воспроизведение некоторых видов диатомовых водорослей / Н.А. Давидович, **О.И. Давидович** // *Летопись природы*. Том 23, 2006 г. / под ред. А.Л. Морозовой. – Симферополь: Н. Оріанда, 2008. – С. 344-352.
- 17.** Давидович Н.А. Использование среды ESAW в опытах по изучению полового воспроизведения диатомовых водорослей / Н.А. Давидович, **О.И. Давидович** // *Карадаг – 2009* : сб. тр., посвящ. 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. – 538-544.

Материалы и тезисы конференций

- 18.** Давидович **О.И.** Устойчивость размерного распределения клеток в популяции *Navicula pennata* var. *pontica* (Bacillariophyta) к изменению солёности / О.И. Давидович // *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка*. Серія: Біологія. – 2005. – Спец. вип.: Гідроекологія. – № 4 (27). – С. 62-63.
- 19.** Давидович **О.И.** Влияние солёности на половое воспроизведение диатомовой водоросли *Nitzshia longissima* (Bréb.) Ralfs / О.И. Давидович, Н.А. Давидович // *Актуальные проблемы современной альгологии* : тез. докл. IV Междунар. конф. – Киев, 2012. – С. 87-88.

20. Sexual reproduction in *Schizostauron* / N. Davidovich., **O. Davidovich**, E. Górecka, M. Krzywda, P. Dąbek, A. Witkowski // 9th Central European Diatom Meeting, 10-13th March 2015, Bremerhaven, Germany : Abstr. Book. – Bremerhaven, 2015. – P. 42.
21. **Давидович О.И.** Влияние солёности среды на вегетативный рост и половое воспроизведение двух водорослей из рода *Climaconeis* (Bacillariophyta) / О.И. Давидович, Н.А. Давидович // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19-24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – Т. 1. – С. 166-169.
22. **Давидович О.И.** Изменение солёности среды как фактор, инициирующий половое воспроизведение у диатомовых / О.И. Давидович, Н.А. Давидович // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований : материалы XV Междунар. науч. конф. (XV Диатомовая школа) (пос. Борок, Ярославская область, 24-27 августа 2017 г.) – Ярославль: Филигрань, 2017. – С. 22-23.
23. **Давидович О.И.** Влияние солёности на вегетативный рост и половое воспроизведение диатомовой водоросли *Tabularia tabulata* (C.A. Agardh) Snoeijjs / О.И. Давидович // Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования: материалы Всерос. науч.-практ. конф. (Керчь, 26 сент. -1 окт. 2017 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. – С. 38-43.
24. **Давидович О.И.** Репродуктивная совместимость географически удалённых популяций *Haslea ostrearia* / О.И. Давидович // Актуальные проблемы ботаники и охраны природы : материалы Международной науч.-практ. конф., посвящённой 150-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова. (Симферополь, 28-30 ноября 2017 г.) – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. – С. 54-58.