

УДК 582.261.58 + 581.162 + 581.9

К.И. ШОРЕНКО, О.И. ДАВИДОВИЧ, Н.А. ДАВИДОВИЧ

Карадагский природный заповедник НАН Украины,
ул. Науки, 24, п. Курортное, 98188 Феодосия, АР Крым, Украина
e-mail: karadag-algae@yandex.ru

**К ВОПРОСАМ ТАКСОНОМИИ, РЕПРОДУКЦИИ И
РАСПРОСТРАНЕНИЯ *NITZSCHIA LONGISSIMA* (BRÉB.)
GRUNOW (*BACILLARIOPHYTA*)**

Рассматриваются вопросы таксономии, репродукции и распространения диатомовой водоросли *Nitzschia longissima*. На основании анализа литературных данных, а также изучения типового материала вида и 36 клонов, отобранных на атлантическом побережье Франции и в Черном море (район Карадага), авторы предлагают применять в отношении *N. longissima* концепцию *sensu stricto*, которая, по их мнению, устранил многие накопившиеся проблемы в идентификации вида.

К л ю ч е в ы е с л о в а : диатомовые, *Nitzschia longissima*, распространение, воспроизведение, систематика.

Введение

В настоящее время в мировой литературе накоплено достаточное количество данных, относящихся к виду *Nitzschia longissima*. Однако ввиду игнорирования сведений о внутренних структурах клетки и отсутствии представлений о жизненных циклах и репродукции диатомовых в ряде случаев понимание морфологии этой водоросли оказывается ошибочным. Очевидно, что все флористические данные, полученные с использованием работ, базирующихся на широком понимании вида, также сомнительны, так как под названием *N. longissima* в них фактически скрывается гетерогенный трехвидовой комплекс *longissima–closterium–reversa*.

Nitzschia longissima (Brébisson in Kützing, 1849) Grunow 1862 – одна из крупнейших диатомей рода *Nitzschia* Hassall 1845. Вид тихопелагический, встречается в неритической зоне во многих морях и океанах (Забелина и др., 1950; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Гусяков и др., 1992; Hasle, Syvertsen, 1996, 1997; Witkowski et al., 2000; Рябушко, 2006; Krayesky et al., 2009; и др.). Некоторые ученые предполагают, что данный вид может иметь космополитическое распространение в прибрежных водах всего Мирового океана (Hasle, Syvertsen, 1996, 1997). Но прежде нужно убедиться в том, что речь идет о едином виде, а не о гетерогенном видовом комплексе. В качестве основного критерия для установления видовой принадлежности диатомовых водорослей использовали лишь морфологические признаки – форму и структуру панциря. По

© К.И. Шоренко, О.И. Давидович, Н.А. Давидович, 2013

мере накопления новых данных становятся очевидными недостатки такого подхода. При углубленном изучении, с применением дополнительных критериев, часто оказывается, что за многими видами скрывается целый видовой комплекс из т.н. "скрытых видов" или "видов-двойников" (Lundholm et al., 2003, 2006; Mann et al., 2004; Beszteri et al., 2005, 2007; Sarno et al., 2005, 2007; Amato et al., 2007; Vanormelingen et al., 2007, 2008).

Диагностика вида *N. longissima* в настоящее время имеет несколько принципиально различающихся трактовок. Для установления правильного понимания данного вида нами были исследованы не только его морфологические признаки, но и сопоставлены физиологические характеристики (отношение к солености) и особенности половой репродукции. Анализ литературных источников, изучение типового материала, а также эксперименты с клоновыми культурами *N. longissima* позволили нам уточнить диагностические характеристики вида, оценить его отношение к солености и возможное распространение.

Материалы и методы

Материалом послужили 3 клона *N. longissima*, выделенные в 2010 г. из проб, отобранных путем соскоба обрастаний на глубине до 0,5 м, на атлантическом побережье Франции, к северу от города Ля-Рошель (46° 12' 12" с.ш., 1° 11' 45" з.д.), а также 27 клонов, выделенных в 1999–2003 гг., и 6 клонов, выделенных в 2011 г., с черноморского побережья Крыма, Карадагский природный заповедник (44°54' 42" с.ш., 35° 12' 08" в.д.). Клоновые культуры были получены с помощью микропипетки последовательным многократным переносом одной клетки в новую каплю среды. Культуры содержали в чашках Петри при естественном освещении со стороны северного окна и температуре 20 °С либо в колбах Эрленмейра (100–250 мл) при коротком фотопериоде (6 ч освещения), пониженной температуре (12 °С) и освещенности (2 клк). Во избежание перехода в стационарную фазу роста каждые 7–10 дней (при содержании в чашках Петри) и 20–30 дней (в колбах) осуществляли пересев культур в свежую среду. В качестве последней использовали модифицированную среду ESAW (Давидович, Давидович, 2009). Скрещивание проводили в чашках Петри при температуре 20 °С и естественном освещении. Соленость среды (36 ‰) изменяли, разбавляя дистиллированную воду или добавляя необходимое количество хлорида натрия. Для установления влияния уровней солёности среды на вегетативный рост и воспроизведение клоны акклиматизировали в течение недели к разным уровням солености в диапазоне 8–50 ‰. Затем клоны попарно смешивали и помещали в среду с разным уровнем солености.

В качестве модельных были выбраны наиболее активно проявившие себя при скрещивании клоны противоположного пола из двух географически удаленных популяций: 1.0519-В, 1.0209-І (Черное море) и 0.1119-А, 0.1119-М (Атлантика). Чашки Петри с клонами просматривали под микроскопом, как правило, на третий день после скрещенного

посева. При наличии половых продуктов (гамет, зигот, ауксоспор) результат считался положительным. В случае отсутствия признаков полового воспроизведения чашки Петри с посевами оставляли еще на два–три дня и просматривали повторно. Если результат оказывался неизменным, он считался отрицательным.

Подсчет клеток и наблюдения за гаметогенезом и ауксоспорообразованием проводили с использованием микроскопов МБС-1 (СССР), Nf (Германия), Biolar-PI (Польша). Длину клеток (апикальный размер) и их ширину (трансапикальный размер) измеряли с помощью микроскопа Biolar-PI откалиброванной по объект-микрометру окулярной линейкой с ценой деления 1,60 и 6,92 мкм, используя объективы с увеличением 40X и 9X соответственно. Типовой материал отснят при помощи микроскопа Zeiss (Германия), оборудованного цифровой камерой AxioCam MRc. Электронные фотографии сделаны на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-5600 (США). Плотность расположения штрихов и килевых точек оценивали по цифровым фотографиям панцирей с помощью программы ImageJ v.1.45 (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>). Препараты панцирей готовили упрощенным методом (Рощин, 1994), сжигая органическое содержимое клеток в этиловом спирте с последующей обработкой пергидролем.

Результаты и обсуждение

1. Таксономия *Nitzschia longissima*

При изучении литературы был обнаружен дуализм в понимании вида *N. longissima*, выраженный в отличающихся представлениях о нём (Мережковский, 1903; Забелина и др., 1950; Прошкина-Ларенко, 1955, 1963; Cupp, 1943; Cleve-Euler, 1952; Hasle, 1964; Hasle, Syvertsen, 1996, 1997; Witkowski et al., 2000). Для исключения дуализма был изучен типовой материал, проанализированы морфологические особенности вида, а также проведено историко-таксономическое исследование, включающее анализ всех представлений о *N. longissima*, и предложена концепция *sensu stricto* в понимании данного вида.

Первоописание вида и первые представления о нём

Вид был описан в 1849 г. Л.А. Бребиссоном (L.A. de Brébisson, 1798–1872) как *Ceratoneis longissima* (Kützing, 1849). Местом сбора указаны устричники Кальвадосии, северное побережье Франции. Типовой материал хранится в Британском музее естественной истории, коллекция диатомовых Ф.Т. Кютцинга (F.T. Kützing, 1807–1893), слайд BM18902 (рис. 1, *a*). Первоописание вида не содержит рисунков панциря и изображения хлоропластов, а приведенные сведения дают лишь общую информацию о размере и форме клетки. Четыре года спустя британский ученый В. Смит (W. Smith, 1808–1857) нашел подобный вид в прибрежной зоне на юго-востоке Англии в графстве Эссекс и описал его под названием *Nitzschia birostrata* Smith 1853 (Smith, 1853), указав

синонимом *S. longissima*. В его работе выполнены детальные рисунки клеток с указанием числа килевых точек, что позволяет на современном уровне оценить идентичность этих двух видов. Спустя восемь лет Дж. Ральфс (J. Ralfs, 1807–1890) восстановил название *S. longissima* Bréb. для данного вида, указывая *N. birostrata* W. Smith в качестве синонима (Pritchard, 1861).

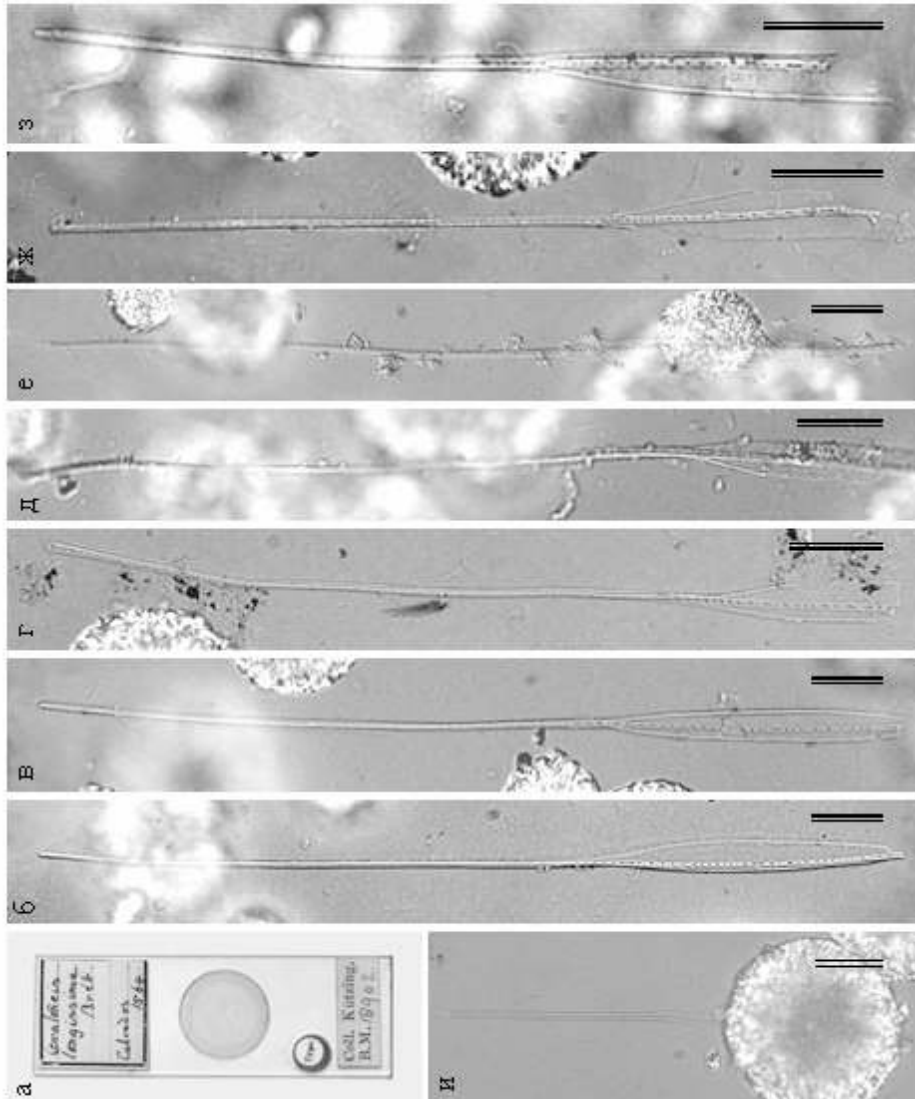


Рис. 1. Постоянный препарат с типовым материалом (а) из коллекции Ф.Т. Кютцинга и восемь обнаруженных в нем фрагментов клеток *Nitzschia longissima* (б-з). Масштаб 20 мкм

Данное обстоятельство дало повод цитировать комбинацию Дж. Ральфса в современном названии вида – *N. longissima* (Bréb.) Ralfs 1861, используемом большинством современных авторов. Указанное цитирование оказалось бы верным, если бы в 1862 г. А. Грунов (Grunow, 1862) не перевел вид *longissima* из рода *Ceratoneis* Ehrenb., 1839 в род *Nitzschia* Hassall 1845, образовав новую комбинацию, благодаря чему этот вид сегодня рассматривается в роде *Nitzschia*. Именно этот факт позволяет нам цитировать комбинацию А. Грунова в современном названии вида как *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow 1862. Такое цитирование, несмотря на свою корректность, используется лишь в единичных работах (Mann, 1993; Krayesky et al., 2009). Впоследствии Л. Рабенхорст (L. Rabenhorst, 1806–1881) поместил *N. longissima* в выделенный им род *Nitzschiella* (Rabenhorst, 1864). Так он цитировался около двух десятилетий, пока таксон *Nitzschiella* Rabenh. не получил подродовой статус.

В упомянутых работах, как и в первоописании *N. longissima*, отсутствовали сведения о репродукции вида, числе и форме его хлоропластов. Впервые на внутреннее строение *N. longissima* обратил внимание немецкий альголог Дж. Карстен (G. Karsten, 1863–1937). Он представил детальные рисунки, показывающие отдельные этапы полового процесса и наличие множественных хлоропластов у этого вида (Karsten, 1897). Итак, по прошествии 48 лет с момента первоописания *Ceratoneis longissima* накопилось достаточно сведений, позволяющих отличать данный вид с помощью лишь световой микроскопии.

Формирование парадигмы *Nitzschia longissima sensu lato*

Основоположниками данной трактовки стали шведский ученый П.Т. Клеве (P.T. Cleve, 1840–1905) и немецкий альголог А. Грунов (A. Grunow, 1826–1914). Признание полиморфности вида, наличия в нём множества вариаций и форм стало основой для формирования такого понимания *N. longissima*. По морфологическим признакам, не принимая во внимание число хлоропластов и особенности репродукции, ими было выделено пять вариаций: var. *ventricosa* (Kitton) Cleve 1878, var. *curvirostris* Cleve 1878, var. *chinensis* Grunow 1880 (по De Toni, 1892 как *sinensis* Grunow), var. *undulata* Grunow 1880, var. *reversa* Grunow 1880 (Cleve, 1878; Cleve, Grunow, 1880). Последующие авторы не только полностью приняли данную концепцию, но и продолжили её. Итогом этих работ стало выделение, в дополнение к уже существующим, еще нескольких внутривидовых таксонов для *N. longissima*: var. *closterium* (Ehrenb.) Van Heurck 1885, var. *fossilis* Brun 1889, var. *reversa* (W. Sm.) van Heurck 1896, var. *fasciculata* Meunier 1910, (var.?) *closterioides* Arnoldi 1922, var. *cylindrica* Manguin 1952, (var.?) α *genuina* A. Cleve 1952, (var.?) β *reversa* (Grunow) A. Cleve 1952, (var.?) γ *closterium* (W. Sm.) Cleve-Euler 1952, f. *parva* Van Heurck 1881 и f. *costata* Hust. 1921. Наличие множества вариаций, иногда сильно отличающихся по морфологии панциря от описанного Л.А. Бребиссоном организма, требовало сведения в отдель-

ную форму и первичного морфотипа, обозначенного как *f. typica* (Peragallo, Peragallo, 1897–1908), по морфологическим признакам *N. longissima*, приводимым в работе В. Херка (V. Heurck, 1881: pl. LXX, fig. 1, 2).

В целом, концепция *N. longissima sensu lato* окончательно сформировалась к концу XIX в., а уже к середине XX в. было описано множество вариаций и форм этого вида.

Кризис концепции *Nitzschia longissima sensu lato*

Сомнения в существовании множества внутривидовых таксонов у *N. longissima* были с момента их выделения. Описание var. *ventricosa* Cleve 1878 и var. *curvirostris* Cleve 1878 — первых вариаций *N. longissima* (после приставки «var.» содержит знаки вопроса) свидетельствует о дискусионности таксономического статуса выделяемых морфотипов. Выделение внутривидовых таксонов лишь по морфологии, без учета биологических особенностей и строения внутреннего содержимого клетки, не могло не вызвать критики со стороны некоторых исследователей. Впервые ее высказал К.С. Мережковский (1903). Он оспорил правомерность выделения *N. longissima f. parva* как внутривидового таксона и предположил его возможную синонимию с описанной им ранее *Nitzchiella biplacata* Mereschk. 1902. Наряду с указанием классических характеристик вида — числа килевых точек, размеров и формы клетки он акцентировал внимание на возможных отличиях *N. longissima* и *N. longissima f. parva* в числе хлоропластов, что нашло отражение в последующей обзорной работе А.И. Прошкиной-Лавренко (1955). К сожалению, в оригинале описания *f. parva* (van Heurck, 1881) и следующих её указаниях этим автором (Van Heurck, 1885, 1896) отсутствуют рисунки внутреннего содержимого клетки, что не позволяет полностью подтвердить или опровергнуть предположения К.С. Мережковского о синонимии *N. biplacata* и *N. longissima f. parva*. Последний внутривидовой таксон в настоящее время считается валидным (Catalogue ..., 2011; Guiry, Guiry, 2012). Однако в работе Л.Н. Бухтияровой (1995) он сведен в синоним к *N. reversa f. parva* (V.H.) Bukht., что некоторыми авторами отмечается как "неясное"/"неверифицированное" (Catalogue ..., 2011). Все указанные исследователи валидности *f. parva* не принимали во внимание концепцию жизненного цикла диатомовых водорослей, согласно которой выделение данной формы как внутривидового таксона является ошибочным. По правилу МакДональда-Пфитцера (MacDonald, 1869; Pfitzer, 1869), для большинства диатомовых характерно последовательное и закономерное уменьшение размеров клеток в их жизненном цикле (Geitler, 1932; Drebes, 1977; Рошин, 1994) и *N. longissima* не является исключением (Рошин, 1994; Давидович, 2002, 2005). Отсюда следует, что *f. parva*, имеющая отличия лишь в размере клеток (Van Heurck, 1881, 1885, 1896), полностью соответствует определенному этапу жизненного цикла *N. longissima* и, таким образом, не заслуживает отдельного таксономического статуса. Мы считаем необходимым свести *f. parva* в синоним к *N. longissima*.

Кроме указанной f. *parva* в литературе конца XIX – начала XX в. (Van Heurck, 1881, 1885, 1896; De Toni, 1892; Peragallo, Peragallo, 1897–1908; Meunier, 1910), а также в современных источниках (Catalogue ..., 2011; Guiry, Guiry, 2012) наиболее часто упоминаются такие вариации *N. longissima*, как var. *closterium* (Ehrenb.) Van Heurck, var. *reversa* (W. Sm.) Van Heurck и var. *reversa* Grunow. Первая вариация изначально была описана немецким естествоиспытателем К.Г. Эренбергом (Ch.G. Ehrenberg, 1795–1876) как самостоятельный вид — *Ceratoneis closterium* Ehrenb. 1841. Он рассматривался в роде *Nitzschia* (Smith, 1853) и *Nitzschiella* (Rabenhorst, 1864), а впоследствии был понижен до статуса вариации. В одном случае этот вид приводится внутри вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs 1861 (Van Heurck, 1885, 1896) и с учетом синонимии *Nitzschiella longissima* (Bréb.) Rabenh. 1864 (Meunier, 1910), в другом — является вариацией вида *Nitzschia curvirostris* Cleve 1878 (De Toni, 1892). В работе А. Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1952) он указан как *Nitzschiella longissima* γ *closterium*. В последующих работах *N. closterium* был восстановлен в его первоначальном видовом ранге (Забелина и др., 1950; Cupp, 1943). В отдельных таксономических работах это мнение не было окончательно принято (Cleve-Euler, 1952), и некоторые флористы использовали данный вид в статусе вариации (Pedakar, Wahg, 2000; Ersanlı, Gönülol, 2003). Сегодня, на основании новейших данных, этот вид включен в род *Cylindrotheca* (Рябушко, 2011; Jahn, Kusber, 2005; Catalogue ..., 2011) и окончательно отделен от *N. longissima* (Guiry, Guiry, 2012).

Второй, широко распространенной в литературе вариацией является *N. longissima* var. *reversa* (W. Sm.) Van Heurck. Этот морфотип был первоначально описан В. Смитом с побережья Юго-восточной Англии как отдельный вид — *Nitzschia reversa* W. Sm. (Smith, 1853). Некоторое время он рассматривался в роде *Ceratoneis* Ehrenb. 1839 (Pritchard, 1861), затем был понижен до статуса вариации *N. longissima* (Van Heurck, 1896). Долгое время var. *reversa* рассматривался как неотъемлемая составляющая полиморфного вида *N. longissima* (Забелина и др., 1950; Peragallo, Peragallo, 1897–1908; Meunier, 1910; Cleve-Euler, 1952), но иногда сближался с *N. closterium* (Прошкина-Лавренко, 1955). В настоящее время *N. longissima* var. *reversa* (W. Sm.) Van Heurck восстановлена в своем первоначальном видовом статусе как *N. reversa* W. Sm. 1853 (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Рябушко, 2006; Guiry, Guiry, 2012).

В 1880 г. А. Грунов выделил новую вариацию с аналогичным названием — *N. longissima* var. *reversa* Grunow (Cleve, Grunow, 1880), что вызвало путаницу в идентификации *Nitzschia reversa*, описанной В. Смитом, и *N. longissima* var. *reversa*, выделенной А. Груновым (Van Heurck, 1881). Их отличия основаны, главным образом, на различной изогнутости концов клеток (De Toni, 1892), что не может составлять убедительный хиатус между ними. В работе Г.Ф. ван Херка (Van Heurck, 1896), *Nitzschia reversa* W. Sm. была понижена до статуса вариации *N. longissima*. В последующих обзорных работах (Забелина и др., 1950; Peragallo, Peragallo, 1897–1908; Meunier, 1910) var. *reversa* Grunow не приводится, по-видимому, рассматривалась синонимом var. *reversa* (W.

Sm.) Van Heurck. Однако в работе А. Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1952) она указана вновь как *Nitzschiella longissima* β *reversa* Grunow. Кроме того, вариация *N. longissima* var. *reversa* Grunow использовалась и в более поздней литературе (Millie, 1981; Huang, 1988; Barros da Silva et al., 2011). Сегодня факт синонимии *N. reversa* (W. Sm.) Van Heurck и *N. longissima* var. *reversa* Grunow не вызывает сомнений (Guiry, Guiry, 2012). Таким образом, представление о синонимии *N. longissima* и *N. reversa* (Бухтиярова, 2000) является ошибочным. По первоописанию, это два разных вида, четко отличающиеся числом и строением хлоропластов, апикальными размерами клеток и формами их концов, числом килевых точек (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963) и, что важно, типами полового процесса – гетерогамным у *N. longissima* (Karsten, 1897, 1899; Рошин, 1994; Давидович, 2002) и изогамным у *N. reversa* (Mann, 1993).

В 1922 г. В.М. Арнольди публикует новый внутривидовой таксон для *N. longissima*, названный им *closterioides*. Данный морфотип не сопровождается рисунком и описанием. Известно только его место сбора – р. Тихонькая, правый приток Челбаса. Нет ясности и в его таксономическом статусе. Но В.М. Арнольди, видимо, не стремился выделить новый внутривидовой таксон для *N. longissima*. Статья имеет не таксономическую, а эколого-флористическую направленность. Его указание на *N. longissima* (var.?) *closterioides* нужно рассматривать только как подчеркивание особой формы клетки у найденной им *N. longissima*. Нельзя не заметить схожесть названий *closterioides* и *closterium*. Вероятно, автором имелась ввиду форма, близкая к *Ceratoneis. closterium*. В тексте статьи собственно *N. closterium* не упоминается ни разу, а *N. longissima* без приставки *closterioides* упомянута дважды – для рек Челбас и Кирпили. Возможно, *N. longissima* (var.?) *closterioides* и есть собственно *C. closterium*? Возможно, это именно так, однако отсутствие описания, диагноза или рисунка данного морфотипа в работе В.М. Арнольди не позволяет прийти к окончательному выводу. Кроме того, ст. 32.1 Международного кодекса ботанической номенклатуры (2001) ясно обязывает рассматривать *N. longissima* (var.?) *closterioides* Arnoldi 1922 как название, которое не было обнародовано. Следовательно, его дальнейшее использование в научной литературе неприемлемо.

Другие упомянутые выше внутривидовые таксоны *N. longissima* в настоящее время либо повышены до видового статуса, как var. *ventricosa* Kitton до *Nitzschia ventricosa* Kitton 1873 и var. *curvirostris* Cleve до *Nitzschia curvirostris* Cleve 1878 (De Toni, 1892; Guiry, Guiry, 2012), либо сведены в синоним, как f. *costata* Hust. до *Nitzschia ventricosa* Kitton 1873 (Fernandes et al., 1999), либо за неимением весомых аргументов в пользу правомерности или ошибочности их выделения находятся в латентной стадии обсуждения (Hasle, 1964). На основании сказанного выше очевидна необходимость приведения в соответствие с биологическими реалиями всех внутривидовых таксонов *N. longissima*.

Зародившаяся в конце XIX в. парадигма *N. longissima sensu lato* в настоящее время переживает период упадка. В последние десятилетия, несмотря на развитие электронной микроскопии и молекулярно-

генетических методов, не описан ни один внутривидовой таксон этого вида. Напротив, наблюдаются закономерные процессы их упразднения.

*Дуализм современных представлений о *Nitzschia longissima* и их критический анализ*

В современной англоязычной литературе в отношении *N. longissima* господствует парадигма, базирующаяся на ключевых работах крупнейших исследователей-систематиков западной школы диатомологии (Cupp, 1943, Cleve-Euler, 1952, Hasle, 1964, Hasle, Syvertsen, 1997; Witkowski et al., 2000). Согласно этим представлениям, *N. longissima* имеет следующие морфологические особенности: концы клеток слегка изогнуты, у некоторых даже сигмовидно изогнуты, имеется два хлоропласта, длина клеток 30–500 мкм (некоторые клетки имеют длину 800 мкм), ширина 3–8 мкм, число фибул дискуссионное – в 10 мкм от 6–10 до, вероятно, 14; рядов ареол в электронном микроскопе от 48 (Hilaluddin et al., 2011) до 52–60 в 10 мкм (Hasle, 1964). В световом микроскопе их видно меньше: 16–17 в 10 мкм. Считается, что вид имеет космополитическое распространение в прибрежных водах Мирового океана. Сложно отличим от *Ceratoneis closterium*. Это описание назовем *N. longissima sensu Cupp*.

Существует и другая точка зрения (Karsten, 1897; Mann, 1993; Мережковский, 1903; Забелина и др., 1950; Прошкина-Лавренко, 1955; 1963). Для удобства сопоставления назовем это описание вида *N. longissima sensu Prosch.-Lavr*. По многим позициям мы разделяем эту точку зрения (Давидович, 2002, 2005; Kaczmarek et al., 2007). Согласно этому представлению, *N. longissima* имеет следующие морфологические особенности: концы клеток прямые, слегка серповидно изогнутые, створки ланцетные, длина 50–840 мкм (Давидович, 2002), ширина 5,5–10,6 мкм, число фибул в 10 мкм варьирует от 5 до 8. Хлоропласты множественные.

Дуализм представлений о данном виде (см. табл. 1) можно разрешить, используя сведения, полученные на основе изучения типового материала и первоописания вида. Сравним основные характеристики.

Длина клетки (апикальный размер). В первоописании (Bréb. in Kütz., 1849) указана длина в парижских линиях (") 1/3–1/4", что соответствует 564–752 мкм. В работе В. Смита (Smith, 1853) в пересчете с английских дюймов 325–429 мкм. Современная парадигма понимания *N. longissima sensu Cupp* допускает его размерный диапазон от 30 до 800 мкм, чаще нижняя граница приводится на уровне 120 мкм (Cupp, 1943; Cleve-Euler, 1952; Hasle, 1964; Hasle, Syvertsen, 1996, 1997; Witkowski et al., 2000). В отечественной литературе указан размерный диапазон от 85 до 488 мкм (Прошкина-Лавренко, 1963).

Согласно недавно опубликованным данным, полученным на основании изучения не только полевых проб, но и клоновых культур размерный диапазон для *N. longissima sensu Prosch.-Lavr* явно шире – от 50 до 840 мкм (Давидович, 2002).¹,

¹ В цитируемой статье верхняя граница ошибочно указана 940 мкм, в то время как следует читать 840 мкм.

**Некоторые морфологические показатели *Nitzschia longissima*
по данным световой микроскопии**

Литературные данные	Длина клетки, мкм	Ширина клетки мкм	Число килевых точек в 10 мкм	Число штрихов в 10 мкм	Число хлоропластов	Форма клетки	Внутри-видовые таксоны
<i>Первоописание вида</i>							
Brébisson in Kützing, 1849	564–752	7,5–11,3	–	–	–	Веретено-видная, концы прямые	–
<i>Работы, изданные на кириллице</i>							
Мережковский, 1903	20–459	–	–	–	Множество	Веретено-видная, концы прямые	–
Диатомовый ..., 1950	120–500	4–8	6–12, тип 6-7	16–17	–	Веретено-видная, концы прямые	f. <i>parva</i> var. <i>reversa</i>
Прошкина-Лавренко, 1955	150–488	5,5–10,6	5–8	14–17	Множество	Веретено-видная, концы прямые	–
Прошкина-Лавренко, 1964	85–488	5,5–10,6	7–8	16–17	Множество	Веретено-видная, концы прямые	–
<i>Работы, изданные на латинице</i>							
De Toni, 1892	120–500	4–8	6–12	16	–	–	var. <i>reversa</i> var. <i>sinensis</i> var. <i>undulata</i> var. <i>fossilis</i>
Van Heurck, 1896	500	4–8	6–12	16	–	Веретено-видная, концы прямые	f. <i>parva</i> var. <i>closterium</i> var. <i>reversa</i>
Karsten, 1897	–	–	–	–	Множество	Веретено-видная, концы прямые	–

Литературные данные	Длина клетки, мкм	Ширина клетки, мкм	Число килевых точек в 10 мкм	Число штрихов в 10 мкм	Число хлоропластов	Форма клетки	Внутри-видовые таксоны
Cupp, 1943	125–250	–	8–14	16	2	Веретено-видная, форма концов переменная	–
Cleve-Euler, 1952	30–500	3–8	6–12	16	2	Веретено-видная, форма концов переменная	f. <i>parva</i> var. α <i>genuina</i> var. β <i>reversa</i> var. γ <i>closterium</i>
Hasle, 1964	120–800	4–8	5–12	14–17	–	Веретено-видная, форма концов переменная	f. <i>parva</i> var. <i>reversa</i>
Mann, 1993	–	–	–	–	Множественность	–	–
Hasle, Syvertsen, 1996, 1997	125–450	6–7	6–14 (?)	16	2	Веретено-видная, форма концов переменная	–
Witkowski et al., 2000	200–500	5–8	6–10	–	–	–	–

Последние полученные нами данные, основанные на изучении клоновых культур, морфологические характеристики которых идентичны типовому материалу, показали диапазон размеров от 61 до 720 мкм (измерено 1329 клеток). Непосредственно типовой материал содержит фрагменты всего шести клеток, поэтому не может дать представления о полном диапазоне длины клеток вида.

В. Смит и Л.А. Бребиссон, как и большинство современных альгологов-диатомологов, работали преимущественно с фиксированными пробами и мертвыми панцирями, не выращивая этот вид *in vitro*. В пробах, полученных из естественных мест обитания, размерный диапазон клеток диатомовых, как правило, более низкий и не соответствует крайним возможным границам вида. В культурах биологический

потенциал вида проявляется полностью и его можно оценить экспериментально. Поэтому сведения о размерном диапазоне вида, полученные на основании изучения не только природных популяций, но и клоновых культур, очевидно, более корректны и включены в формирование концепции *N. longissima sensu stricto*.

Ширина клетки (трансапикальный размер). В первоописании (Bréb. in Kütz., 1849) указана ширина 1/200-1/300 "", или 7,5–11,3 мкм. В понимании *N. longissima sensu Supp* размерный диапазон составляет 5–8 мкм; *sensu Prosch.-Lavr.* верхняя граница диапазона ширины клеток достигает 10,6 мкм, а нижняя – 4 мкм. Только две клетки типового материала расположены в проекции, позволяющей измерить их ширину, которая составила 8,6 и 7,5, в среднем 8 мкм.

Ширина клеток полученных нами клонов составила в среднем для атлантической популяции 7,9 мкм (число измерений $N = 16$), для черноморской популяции 8,2 мкм ($N = 19$), для двух популяций в совокупности – 8,1 мкм ($N = 35$). Крайние значения 6 и 10 мкм. Мы наблюдали присутствие как нижнего, так и верхнего порогового значения этого признака даже внутри одного клона.

Число килевых точек (фибул) в 10 мкм панциря. В первоописании (Bréb. in Kütz., 1849) такой показатель отсутствует.

В понимании Э. Капп (Supp, 1943), этот таксономически важный признак может существенно колебаться от 8 до 12–14 точек. В некоторых работах (Cleve-Euler, 1952; Hasle, Syvertsen, 1996, 1997; Witkowski et al., 2000) его нижнее пороговое значения иное — от 6 точек. В работах Г.Р. Хасле и Э.Э. Сивертсена (Hasle, Syvertsen, 1996, 1997) этот признак указан даже со знаком вопроса, тем самым подчеркивается его дискуссионность. В других статьях диапазон этого признака менее широк и составляет от 5 до 8 точек на 10 мкм (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963).

По нашим данным, в среднем для 22 измерений атлантических клонов число килевых точек было 4,4 в 10 мкм. Для 179 измерений черноморских клонов – 4,2. Данные, полученные на основе 201 измерения 34 клонов, включая черноморскую и атлантическую популяции, дали среднее значение 4,2, крайние значения составили 3 и 7 точек в 10 мкм. Этот признак, как и ширина клетки, оказался заметно варьирующим даже внутри клона. Однако значение 10–14 точек (Supp, 1943; Cleve-Euler, 1952; Hasle, Syvertsen, 1996, 1997) нами никогда не наблюдалось. Столь высокие значения, вероятно, связаны с ошибкой, допущенной при переходе от широкой трактовки вида к его более узкому пониманию. В результате господства концепции *N. longissima sensu lato* границы вида были неправомерно расширены и помимо признаков собственно *N. longissima* включали признаки других форм, в частности *closterium* и *reversa*. Затем произошло переосмысление границ вида *N. longissima* и некоторая часть его внутривидовых таксонов была

упразднена, при этом в ключевых работах (Hasle, Syvertsen, 1996, 1997) сохранились сведения о морфологии упраздненных вариаций и форм, в частности var. *closterium*, у которого число килевых точек как раз составляет 12–14 в 10 мкм (Прошкина-Лавренко, 1955).

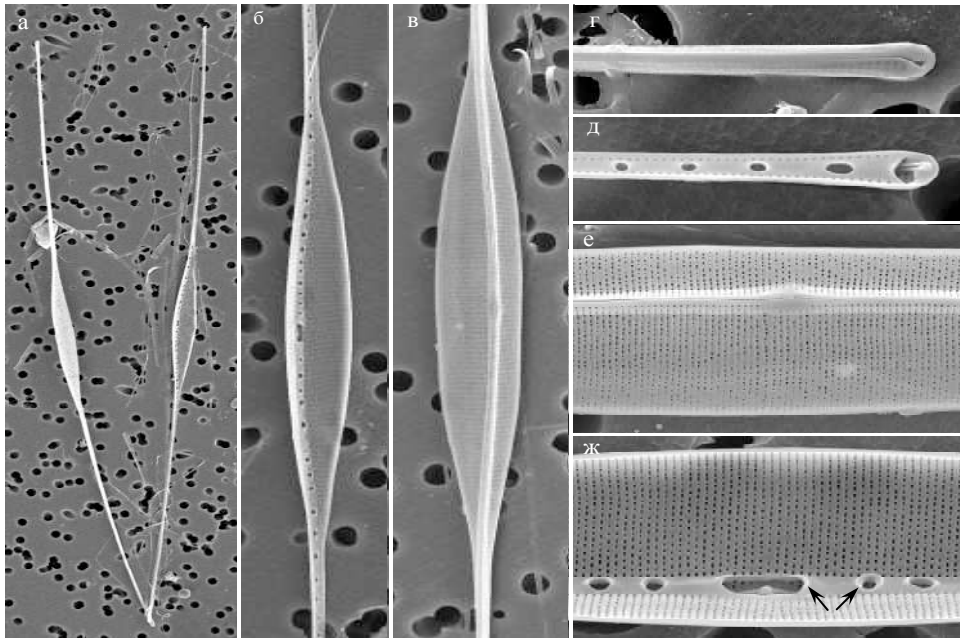


Рис. 2. Электронно-микроскопические фотографии панцирей *Nitzschia longissima*. Наружный (а, слева, в, г, е) и внутренний (а, справа, б, д, ж) вид створок панцирей при разном увеличении. Фибулы широкие, расстояние, занимаемое фибулами, больше, чем между фибульными отверстиями (д, ж); края фибул имеют характерный валик-утолщение (ж, стрелки). Длина масштабной линейки 20 (а-в) и 2 мкм (г-ж)

Число хлоропластов в литературе дискуссионно — от двух до множества (Cupp, 1943; Прошкина-Лавренко, 1955). Как видно из приведенных данных (табл. 1), в русскоязычной литературе доминирует точка зрения о наличии множественных хлоропластов, а сведения о наличии двух хлоропластов отсутствуют. В англоязычных работах доминирует, по-видимому, утверждение американского диатомолога Э.Э. Капп (Cupp, 1943), смешавшей крупные формы *Ceratoneis closterium* и *N. longissima*. Относительно небольшая длина клеток в описании Э.Э. Капп также свидетельствует в пользу того, что в качестве объекта изучения хлоропластов рассматривался именно *C. closterium*. Мы полагаем, что главным доказательством правильности русскоязычной парадигмы является работа Дж. Карстена (Karsten, 1897), малоизвестная среди диатомологов-систематиков, и, по-видимому, упущенная Э.Э. Капп. Однако именно в этой статье впервые дается описание внутреннего

содержимого клетки этого вида в сочетании с его половым процессом. Наличие множественных хлоропластов можно считать отличительной особенностью *N. longissima* и именно такое понимание включено нами в концепцию *N. longissima sensu stricto*.

Форма клетки и внутривидовые таксоны. Последние два критерия, указанные в табл. 1, целесообразно рассматривать вместе, так как их совместное рассмотрение поможет понять ошибки, связанные с переходом от понимания *N. longissima sensu lato* к пониманию *N. longissima sensu stricto*.

Согласно первоописанию, вид имеет характерную ланцетную форму клетки с прямыми жесткими концами. Форма клетки с разной степенью изогнутости концов характерна для видов *C. closterium* и *N. reversa*, рассматриваемых долгое время как вариации *N. longissima*. В работах XIX в. морфологические особенности базового морфотипа всегда при-водились отдельно от вариаций, однако в дальнейшем (Cupp, 1943; Hasle, 1964; Hasle, Syvertsen, 1996, 1997) значение вариаций нивелируется, а их морфология неоправданно включается в морфологию *N. longissima*.

Opusculum Nitzschia longissima sensu stricto

На основании анализа литературных данных, изучения типового материала вида, а также клоновых культур, морфологические признаки которых соответствовали типу, приводим исправленное и дополненное описание вида.

Nitzschia longissima (Bréb. in Kütz. 1849) Grunow 1862 emend. Shorenko, O. Davidovich et N. Davidovich; = *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow f. *parva* Van Heurck (Synopsis diat. Atlas, 1880–1881, pl. LXX, fig. 3).

Морфология. Клетки одиночные, веретеновидные, концы сильно вытянутые, прямые. Длина "тела" клетки меньше, чем длина концов, и составляет приблизительно 1/3–1/4 общей длины клетки. Концы не слишком истончены, внутри них, как и во всей клетке, находятся множественные палочковидные хлоропласты. Количество хлоропластов от нескольких десятков до нескольких сотен в одной клетке. В жизненном цикле апикальный размер (длина клетки) изменяется от 61 до 720 мкм, трансапикальный размер (ширина клетки) – от 6 до 10 мкм. Килевые точки в световом микроскопе на живом материале слабо-различимы – от 3 до 7, в среднем 4,2 в 10 мкм. Штрихи в световом микроскопе даже на очищенных панцирях слабозаметны или совсем не заметны, у типового материала 17,2 в 10 мкм. На изображениях, полученных с помощью электронного микроскопа, плотность расположения рядов ареол (штрихов) 32–38, в среднем 35,1 в 10 мкм. Расстояние, занимаемое фибулами вдоль апикальной оси, больше, чем расстояние, занимаемое межфибульными отверстиями, в типовом материале примерное соотношение 1,14. Края фибул имеют характерный валик-утолщение (см. рис. 2, ж).

Репродукция. Водоросль раздельнополая, но возможны как гетеро-, так и гомоталлический пути воспроизведения. Преобладает гетероталлический путь, гомоталлизм обнаруживается только у части мужских клонов (андромиксис). Половой процесс в норме аллогамный, характерна поведенческая и морфологическая гетерогамия *цис*-типа.

Распространение. Типично морской обитатель (полигалоб), толерантный к повышению солености до 50 ‰, но не выдерживающий распреснения среды ниже 8–12 ‰.

2. Репродукция *Nitzschia longissima*

Особенности репродукции клонов Nitzschia longissima, полученных из атлантической популяции

Процесс половой репродукции *N. longissima* неоднократно был описан в научной литературе. Данные приводились для водоросли с побережья Балтийского (Karsten, 1897) и Черного морей (Рошин, 1994; Давидович, 2001; Давидович, 2002). Учитывая существенную удаленность указанных популяций от района описания вида, широкую эвригалинность вида, целесообразно представить полученные нами сведения для атлантической популяции и сравнить их с уже имеющимися.

В ноябре 2010 г. были выделены клоны 0.1119-А 0.1119-М, 0.1119-Ф, апикальные размеры которых составляли в среднем 419, 410 и 304 мкм соответственно. По большинству морфологических признаков клоны соответствовали *N. longissima sensu* Prosch.-Lavr. (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963).

При скрещивании, как правило, на третий-четвертый день в смесях клонов 0.1119-А и 0.1119-М, а также 0.1119-А и 0.1119-Ф наблюдался гаметогенез, протекавший наиболее активно в первой паре. Другие комбинации клонов внутри атлантической группы положительного результата не показали (табл. 2). Каждый возможный вариант скрещивания был проверен многократно. Общая схема полового процесса соответствовала типу IA2 по классификации Л. Гейтлера (Geitler, 1932, 1973). При определении половой принадлежности клонов главным критерием являлись форма и поведение гамет (рис. 3). На основе полученных данных можно сделать вывод о принадлежности клона 0.1119-А к женскому полу, продуцирующему пассивные гаметы, а клонов 0.1119-Ф, 0.1119-М – к мужскому полу с шаровидными активными гаметами. Аналогичным образом раздельнополость была установлена ранее для черноморской популяции *N. longissima* (Рошин, 1994; Давидович, 2001). На рисунках Дж. Карстена (Karsten, 1897, 1899) показана *N. longissima* из Кильской бухты Балтийского моря, воспроизводящаяся, очевидно, гетероталлическим путем, т.к., судя по различающимся размерам, клетки, участвующие в аллогамном половом процессе, происходят из разных клонов. В экспериментах в смешанных посевах принадлежность клеток к тому или иному клону также легко устанавливалась по апикальным размерам клеток. После слияния мужских шаровидных гамет, свободных от тек панциря, с женскими

гаметами, прикрепленными к материнским текам, формировались округлые зиготы. Они полностью теряли связь с панцирем и в течение нескольких часов образовывали ауксоспоры – клетки, быстро увеличивающиеся в размерах.

Таблица 2

Результаты скрещивания клонов *Nitzschia longissima*

Клоны	<u>0.1119-F</u>	<u>0.1119-M</u>	<u>1.0209-A</u>	<u>1.0209-B</u>	<u>1.0209-G</u>	0.1119-A	1.0209-I	1.0209-L	1.0211-B
0.1119-F									
0.1119-M	-								
<u>1.0209-A</u>	нд	-							
<u>1.0209-B</u>	нд	-	-						
<u>1.0209-G</u>	нд	-	-	-					
0.1119-A	+	+	+	*	+				
1.0209-I	нд	+	+	+	+	-			
1.0209-L	нд	+	+	+	+	-	-		
1.0211-B	нд	+	+	+	+	-	-	-	

Примечание. Подчеркнуты мужские клоны; жирным шрифтом выделены атлантические клоны; "+" – наличие полового воспроизведения; "-" – отсутствие полового воспроизведения; * – гаметогенез, не приведший к ауксоспорообразованию; нд – скрещивание не проводилось; рамкой выделена область репродуктивной совместимости.

За несколько часов ауксоспоры "раздувались" до размеров, близких к максимальным видоспецифическим и внутри оболочек ауксоспор начинали последовательно откладываться эпитека и гипотека инициальных клеток, дающих начало новому поколению.

В нашем случае на четвертый-пятый день после посева в чашках Петри с разными парами клонов наблюдались инициальные клетки, имевшие апикальный размер от 554 до 657 мкм. Данные цифры несколько меньше наблюдавшихся для черноморской популяции (Давидович, 2005). В целом, полученные сведения о репродукции *N. longissima*, собранной на атлантическом побережье Франции, соответствуют ранее известным данным для этой водоросли из Черного (Рошин, 1994; Давидович, 2002) и Балтийского морей (Karsten, 1897). Единая схема и детали процесса половой репродукции являются дополнительным аргументом в пользу филогенетического родства популяций из Атлантики, Черного и Балтийского морей.

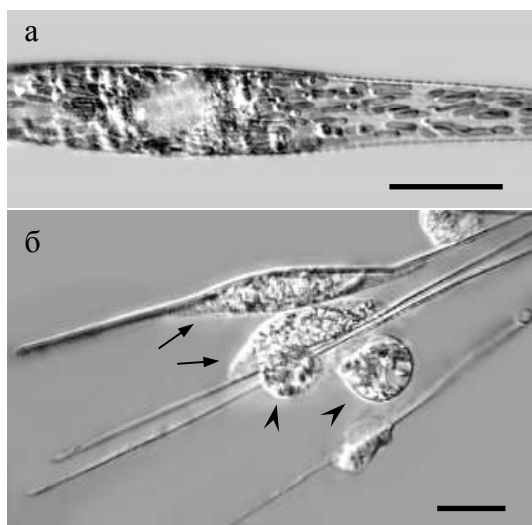


Рис. 3. Живые клетки *Nitzschia longissima* содержат множество относительно мелких палочковидных хлоропластов (а); гаметы (б) по морфологии и поведению можно разделить на женские (стрелки) и мужские (короткие стрелки). Масштаб 20 мкм

**Репродуктивная совместимость клонов *N. longissima*,
полученных из географически удаленных акваторий**

В феврале 2010 г. из акватории Карадагской бухты было выделено шесть клонов *N. longissima*, морфологически схожих с полученными ранее атлантическими клонами. Было выполнено скрещивание внутри черноморской популяции, показавшее, что клоны 1.0209-А, 1.0209-В, 1.0209-Г совместимы с клонами 1.0209-І, 1.0209-Л и 1.0211-В. Гаметогенез и ауксоспоры появлялись на третий-четвертый день после смешанного посева. Апикальный размер полученных инициальных клеток варьировал от 595 до 720 мкм. Схема скрещиваний черноморской группы клонов представлена в табл. 2. Каждый возможный вариант скрещивания был проверен многократно. Как и в случае с атлантической группой клонов, для установления половой принадлежности черноморских клонов использовалась также форма и активность гамет. Клоны 1.0209-А, 1.0209-В, 1.0209-Г, имевшие активные гаметы, мы отнесли к мужским, а клоны 1.0209-І, 1.0209-Л, 1.0211-В с пассивными гаметами — к женским. Общая схема полового процесса проходила по типу ІА2 согласно Л. Гейтлеру (Geitler, 1932, 1973), ничем не отличаясь в деталях от наблюдавшейся для атлантической популяции.

Для проверки репродуктивной совместимости атлантические и черноморские клоны скрещивались в среде с соленостью 30 ‰ (табл. 2). Атлантический клон 0.1119-А давал с одним черноморским клоном 1.0209-В гаметогенез, не приводящий к ауксоспорообразованию, в

остальных сочетаниях с черноморскими клонами 1.0209-А и 1.0209-Г образовывал нормальные зиготы и ауксоспоры. Атлантический клон 0.1119-М легко спаривался с черноморскими клонами 1.0209-І, 1.0209-Л и 1.0211-В. Апикальный размер полученных инициальных клеток варьировал от 637 до 699 мкм. Получавшееся при этом потомство было жизнеспособным, и, как выяснилось при последующих скрещиваниях, фертильным. Атлантический клон 0.1119-Ф оказался менее жизнеспособным, чем 0.1119-А и 0.1119-М, плохо вегетировал и неохотно приступал к половому воспроизведению даже внутри своей популяции, поэтому был исключен из схемы скрещивания с клонами черноморской группы.

Полученные данные наглядно показывают, что мы имеем дело с одним видом, между представителями географически удаленных популяций которого наблюдается не только морфологическое сходство, но и отсутствие репродуктивного барьера.

3. Распространение *Nitzschia longissima*

В литературе имеются сведения о встречаемости *N. longissima* в Атлантическом, Индийском, Тихом, Северном Ледовитом океанах, в Адриатическом, Азовском (включая Сиваш), Аравийском, Аральском, Балтийском, Баренцевом, Белом, Беринговом, Восточно-Китайском, Ионическом, Карибском, Мраморном, Северном, Средиземном, Тиморском, Тирренском, Черном (включая пролив Босфор), Чукотском, Эгейском, Южно-Китайском и Японском морях, у берегов Гренландии и Антарктиды, а также в некоторых солёных и солоноватых озёрах и лиманах (озеро Могильное, Амурский лиман, море Солтона) (Прошкина-Лавренко, 1955; Гусяков и др., 1992; Walker, 1961; Takano, 1962; Hasle, 1964; Foged, 1975; Taylor, 1978; Huang, 1988; Botas et al., 1990; Sassi, 1991; Sawant, Madhupratap, 1996; Boonyapiwat, 1999; Chiang et al., 1999; Fernandes et al., 1999; Pedakar, Wagh, 2000; Рябушко, 2006; Deniz, Taş, 2009; Kravesky et al., 2009; Stonik et al., 2009; Tahmida Begum, 2009). Высказывается мнение о том, что *N. longissima* является космополитическим морским видом, населяющим прибрежные воды Мирового океана (Hasle, Syvertsen, 1996, 1997). В некоторых работах указывается его распространение в опресненных морях (Прошкина-Лавренко, 1963), солоноватых реках Кубани (Арнольди, 1922) и пресных европейских реках: Днепр, Днестр, Дунай, Урал, Иртыш (Прошкина-Лавренко, 1955; Гусяков и др., 1992). Опираясь на установленный нами факт видовой гетерогенности *N. longissima*, указание на подобную эвригалинность данного вида является ошибочным. По нашим наблюдениям, водоросль обитает в сублиторальной зоне солёных вод в бентосе, но встречается и в планктонных пробах. Мы провели ряд экспериментов с *N. longissima*, полученной с атлантического побережья Франции и крымского побережья Черного моря, и выяснили границы вегетации данного вида в условиях различной солёности.

Клоны *N. longissima*, выделенные с атлантического побережья Франции, оказались нежизнеспособны в среде, солёность которой 12 ‰ и ниже (рис. 4, а), однако способны вегетировать и скрещиваться без заметных отклонений в половом процессе при более высокой солёности, вплоть до 50 ‰. Черноморские клоны воспроизводились и вегетировали при солёности 40 ‰, но при солёности 50 ‰ большинство клеток оказывались нежизнеспособными. Клоны из черноморской популяции оказались более толерантными к распреснению среды, нижняя граница вегетации была на уровне 8 ‰ (рис. 4, б). Солёности, оптимальные для вегетативного роста атлантических и черноморских клонов, были разными, 35 и 27 ‰ соответственно. Для полового воспроизведения в сочетаниях атлантических и черноморских клонов оптимальной была солёность около 30 ‰ (рис. 5).

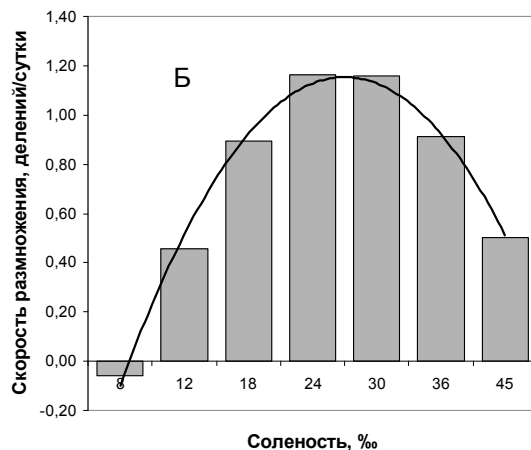
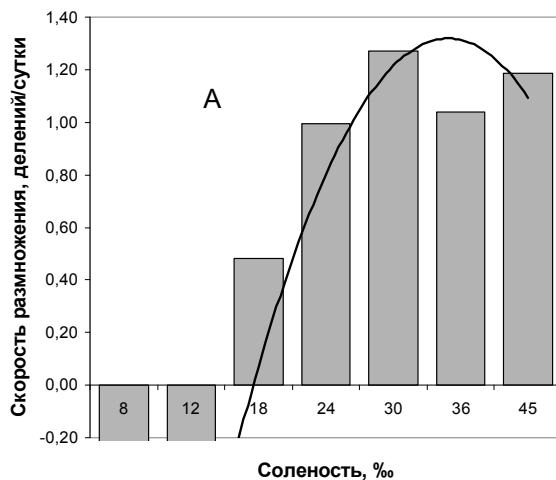


Рис. 4. Скорость размножения атлантического 0.1119-М (А) и черноморского 1.0209-І (Б) клонов *Nitzschia longissima* в зависимости от уровня солёности среды. Сглаживание выполнено полиномом второй степени

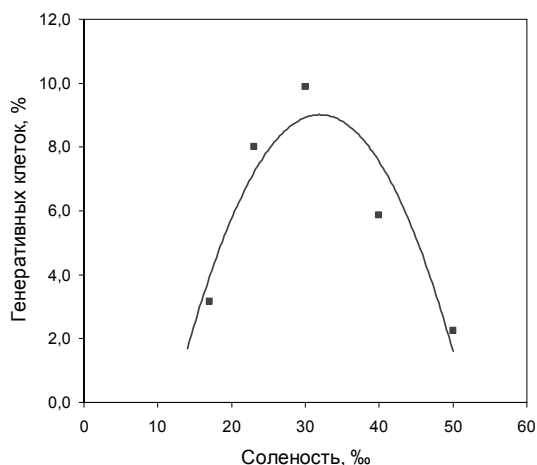


Рис. 5. Относительное количество генеративных клеток в смесях атлантического клона 0.1119-М и черноморского клона 1.0209-І на пятый день содержания при разной солености. Предварительно клоны были акклимированы к солености 17, 23, 30, 40 и 50 ‰. Сглаживание выполнено полиномом второй степени

Полученные сведения подтверждают наши сомнения относительно утверждений ряда авторов (Арнольди, 1922; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Гусяков и др., 1992) о существовании указанного вида в пресных водоёмах. В то же время, нельзя исключить возможность нахождения в данных водоёмах особых популяций (форм) этого вида, устойчивых к распреснению среды. Для окончательных выводов о распространении *N. longissima* в водах с низкой соленостью необходимо изучить морфологические, физиологические и другие особенности водоросли, полученной из опресненных и пресноводных мест обитания, и подтвердить ее видовую принадлежность, проведя, например, эксперименты по скрещиванию с аутентичной *N. longissima*.

Заключение

В настоящее время в мировой литературе накоплен достаточный фактический материал, относящийся к виду *Nitzschia longissima*, позволяющий идентифицировать его с высокой степенью надежности, используя обычный световой микроскоп. Существующее ошибочное понимание морфологии *N. longissima* в некоторых работах, по-видимому, основано на игнорировании данных о внутренней структуре клеток и отсутствии представлений о жизненном цикле и репродукции этого вида. Сведения о множественных хлоропластах, которые так характерны для *N. longissima*, можно найти во многих более ранних и более поздних работах, но они в ряде случаев безосновательно лишены внимания. Очевидно, что все флористические данные, полученные с использованием работ, базирующихся на широком понимании вида, также будут сомнительными, так как в них под названием *N. longissima* фактически скрывается гетерогенный трёхвидовой комплекс *longissima-closterium-reversa*, где один из упомянутых видов в настоящее время относится даже к другому роду диатомовых. Предложенная концепция *sensu stricto*, с нашей точки зрения, устраняет многие накопившиеся проблемы в идентификации *N. longissima*.

Авторы благодарны Дж. Эрману (J.M. Ehrman, Digital Microscopy Facility, Mount Allison University, Canada) за любезно предоставленные электронно-микроскопические фотографии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди В.М. Очерк водорослей степных рек // Журн. Рус. бот. общ-ва. — 1922. — 7. — С. 61–72.
- Бухтиярова Л.Н. Новые таксономические комбинации дитомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Альгология. — 1995. — 5, N 4. — С. 417–422.
- Бухтиярова Л.Н. Разнообразие водорослей Украины. *Bacillariophyta* // Там же. — 2000. — 10, № 4. — С. 93–135.
- Гусяков Н.Е., Загордонец О.А., Герасимюк В.П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. — Киев: Наук. думка, 1992. — 112 с.
- Давидович Н.А. Сочетание инбредного и аутбредного скрещивания в системе размножения дитомовой водоросли *Nitzschia longissima* // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Біологія. Спец. вип. — 2001. — 15, № 4. — С. 72–73.
- Давидович Н.А. Половая гетерогенность клонов *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (*Bacillariophyta*) // Альгология. — 2002. — 12, № 3. — С. 279–289.
- Давидович Н.А. Наследование пола при внутрикловом воспроизведении облигатно двудомного вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (*Bacillariophyta*) // Там же. — 2005. — 15, № 4. — С. 385–398.
- Давидович Н.А., Давидович О.И. Использование среды ESAW в опытах по изучению полового воспроизведения диатомовых водорослей: Сб. тр. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. — С. 538–544.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных водорослей. — М.: Госиздат. геол. лит., 1950. — Т. 3. — 399 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс). — С.Пб.: Гос. хим.-фарм. акад., 2001. — 211 с.
- Мережковский К.С. К морфологии диатомовых водорослей. — Казань: Типо-литограф. Импер. ун-та, 1903. — 430 с.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 223 с.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 244 с.
- Роцин М.А. Жизненные циклы диатомовых водорослей. — Киев: Наук. думка, 1994. — 170 с.
- Рябушко Л.И. Микроводоросли бентоса Черного моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. — 143 с.
- Рябушко Л.И., Бондаренко А.В. Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — 211 с.
- Amato A., Kooistra W.H.C.F., Levaldi Ghiron J.H. et al. Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms // Protist. — 2007. — 158, N 2. — P. 193–207.

- Barros da Silva K.P., Messias da Silva Costa M., Guedes E.A.C.* Variação temporal do fitoplâncton de um lago pertencente à área de proteção permanente no estado de Alagoas, nordeste do Brasil // *Acta Bot. Brasil.* – 2011. – **25**, N 4. – P. 890–898.
- Beszteri B., Ács É., Medlin L.K.* Conventional and geometric morphometric studies of valve ultrastructural variation in two closely related *Cyclotella* species (*Bacillariophyta*) // *Eur. J. Phycol.* – 2005. – **40**, N 1. – P. 89–103.
- Beszteri B., John U., Medlin L.K.* An assessment of cryptic genetic diversity within the *Cyclotella meneghiniana* species complex (*Bacillariophyta*) based on nuclear and plastid genes, and amplified fragment length polymorphisms // *Eur. J. Phycol.* – 2007. – **42**, N 1. – P. 47–60.
- Boonyapiwat S.* Species Composition, Abundance and Distribution of Phytoplankton in the Thermocline Layer in the South China Sea, Area. IV: Vietnamese Waters: Proc. Seminar. South. Asian Fisher. Develop. Center., 1999. – P. 292–309.
- Botas J.A., Fernandes E., Bode A., Anadon A.* A Persistent Upwelling off the Central Cantabrian Coast (Bay of Biscay) // *Est. Coast Shelf Sci.* – 1990. – **30**. – P. 195–199.
- Catalogue of Diatom Names*, California Academy of Sciences, On-line Version updated 19.09.2011. Compiled by Elisabeth Fourtanier and J. Patrick Kociolek. <http://research.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>
- Chiang K., Chen Y., Gong G.* Spring distribution of diatom assemblages in the East China Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1999. – **186**. – P. 75–86.
- Cleve P.T.* Diatoms from the West Indian archipelago // *Bih. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* – 1878. – **5**, N 8. – P. 3–22.
- Cleve P.T., Grunow A.* Beiträge zur kenntniss der arctischen Diatomeen // *Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* – 1880. – **17**, N 2. – P. 1–121.
- Cleve-Euler A.* Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Pt. V (Schluss.) // *Ibid.* – 1952. – **3**, N 3. – P. 1–153.
- Cupp E.E.* Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. – San Diego: Scrip. Inst. Oceanogr., 1943. – 238 p.
- De Toni J.B.* Sylloge Algarum omnium hucusque cognitarum. Vol. II. Sylloge Bacillariarum omnium hucusque cognitarum. – Patavii: Typis Seminar, 1892. – 817 p.
- Deniz N., Taş S.* Seasonal variations in the phytoplankton community in the north-eastern Sea of Marmara and a species list // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* – 2009. – **89**, N 2. – P. 269–276.
- Drebes G.* Sexuality // *The Biology of Diatoms. Botanical Monographs.* – Oxford: Black. Sci. Publ., 1977. – Vol. 13. – P. 250–283.
- Ersanlı E., Gönülol A.* Study on the phytoplankton and seasonal variation of Lake Simentit (Terme – Samsun, Turkey) // *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2003. – **3**. – P. 29–39.
- Fernandes L.F., Brandini F.P., Gutseid K.S., Fonseca A.L., Pellizari F.M.* Benthic diatoms growing on glass slides in the paranaguá bay, southern Brazil: taxonomic structure and seasonal variation // *Florianópolis.* – 1999. – **28**. – P. 53–100.
- Foged N.* Some littoral Diatoms from the Coast of Tanzania // *Bibl. Phycol.* – 1975. – **16**. – 410 p.

- Geitler L. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen) // Arch. Protistenk. – 1932. – **78**. – P. 1–226.
- Geitler L. 1973 Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von *Cocconeis*-Sippen // Österr. Bot. Z. – 1973. – **122**. – S. 299–321.
- Grunow A. Die österreichischen Diatomaceen. – Amsterdam: Linn. Press, 1862. – S. 316–588.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. Nat. Univ. Ireland, Galway. 2012. <http://www.algaebase.org>; searched on 03 April 2012.
- Hasle G.R. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. I. Some marine species of the group *Nitzschiella* and *Lanceolatae* // Skr. Norske Vid.-Akad. – 1964. – **16**. – P. 1–48.
- Hasle G.R., Syvertsen E.E. Marine Diatoms // Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates. – San Diego: Acad. Press, 1996. – P. 5–385.
- Hasle G.R., Syvertsen E.E. Marine Diatoms // Identifying Marine Phytoplankton. – San Diego: Acad. Press, 1997. – P. 5–385.
- Hilaluddin F., Leaw Ch., Lim P. Morphological Observation of Common Pennate Diatoms (*Bacillariophyceae*) from Sarawak Estuarine Waters // Ann. Microsc. – 2011. – **11**. – P. 12–23.
- Huang R. The influence of hydrography on the distribution of phytoplankton in the southern Taiwan strait // Estuar. Coast. Shelf. – 1988. – **26**. – P. 643–656.
- Jahn R., Kusber W.-H. Reinstatement of the genus *Ceratoneis* Ehrenb. and lectotypification of its type specimen: *C. closterium* Ehrenb. // Diatom Res. – 2005. – **20**, N 2. – P. 295–304.
- Kaczmarek I., Davidovich N.A., Ehrman J.M. Sex cells and reproduction in the diatom *Nitzschia longissima* (*Bacillariophyta*): discovery of siliceous scales in gamete cell walls and novel elements of the perizonium // Phycologia. – 2007. – **46**, N 6. – P. 726–737.
- Karsten G., von. Untersuchungen über Diatomeen. III // Flora. – 1897. – **83**, N 2. – S. 203–221.
- Karsten G., von. Die Diatomeen der Kieler Bucht // Wiss. Meer. (Kiel). New ser. – 1899. – **4**. – P. 17–207.
- Krayesky D.M., del Castillo E. Meave, Zamudio E. et al. Diatoms (*Bacillariophyta*) of the Gulf of Mexico // Gulf of Mexico Origin, Waters and Biota. Vol. 1. Biodiversity. – College Station. – Texas: Texas A & M Univ. Press, 2009. – P. 155–185.
- Kützing F.T. Species algarum. – Leipzig: F.A. Brockhaus, 1849. – 891 p.
- Lundholm N., Moestrup Ø., Hasle G.R., Hoef-Emden K. A study of the *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* / *cuspidata* complex (*Bacillariophyceae*): what is *P. pseudodelicatissima*? // J. Phycol. – 2003. – **39**. – P. 797–813.
- Lundholm N., Moestrup Ø., Kotaki Y. et al. Inter- and intraspecific variation of the *Pseudo-nitzschia delicatissima* complex (*Bacillariophyceae*) illustrated by rRNA probes, morphological data and phylogenetic analyses // Ibid. – 2006. – **42**. – P. 464–481.
- MacDonald J.D. On the structure of the diatomaceous frustule, and its genetic cycle // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. – 1869. – **4**, N 3. – P. 1–8.

- Mann D.G. Sexual reproduction in a marine member of the *Bacillariaceae* // *Diatom. Res.* – 1993. – **8**, N 1. – P. 109–116.
- Mann D.G., McDonald S.M., Bayer M.M. et al. Morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species of *Sellaphora* (*Bacillariophyceae*) // *Phycologia*. – 2004. – **43**. – P. 459–482.
- Meunier A. Microplancton des mers de Barents et de Kara // *Duc d'Orleans, Campagne Arctique de 1907*. – Bruxelles: Charl. Bull., 1910. – P. 1–335.
- Millie D.F. Diatoms new to Ohio and the Laurentian Great Lakes // *Ohio J. Sci.* – 1981. – **81**, N 5. – P. 195–206.
- Pedakar P.D., Wagh A.B. Planktonic diatoms of the Zuari estuary, Goa (West coast of India) // *Seaweed Res. Utiln.* – 2000. – **22**, N 1/2. – P. 107–112.
- Peragallo H., Peragallo M. Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. – Grez-sur-Loing: M.J. Tempère, 1897–1908. – 492 p.
- Pfitzer E. Über den Bau und Zeilteilung der Diatomeen // *Bot. Zeit.* – 1869. – **27**, N 46. – P. 774–776.
- Pritchard A. A history of infusoria, including *Desmidiaceae* and *Diatomaceae*. British and foreign. – London, 1861. – 968 p.
- Rabenhorst L. Flora europaea algarum aquae dulcis et submarinae. Sect. I. Algas diatomaceas complectens, cum figuris generum omnium xylographice impressis. – Leipzig: E. Kummerum, 1864. – 461 p.
- Sarno D., Kooistra W.C.H.F., Medlin L.K., Percopo I., Zingone A. Diversity in the genus *Skeletonema* (*Bacillariophyceae*). II. An assessment of the taxonomy of *S. costatum*-like species, with the description of four new species // *J. Phycol.* – 2005. – **41**. – P. 151–176.
- Sarno D., Kooistra W.C.H.F., Balzano S., Hargraves P.E., Zingone A. Diversity in the genus *Skeletonema* (*Bacillariophyceae*): III. Phylogenetic position and morphological variability of *Skeletonema costatum* and *Skeletonema grevillei*, with the description of *Skeletonema ardens* sp. nov. // *Ibid.* – 2007. – **43**. – P. 156–170.
- Sassi R. Phytoplankton and Environmental Factors in the Paraíba do Norte River Estuary, Northeastern Brazil: Composition, Distribution and quantitative Remarks // *Bull. Inst. Oceanogr. Univ. de São Paulo*. – 1991. – **39**, N 2. – P. 93–115.
- Sawant S., Madhupratap M. Seasonality and composition of phytoplankton in the Arabian Sea // *Curr. Sci. India*. – 1996. – **71**, N 11. – P. 869–873.
- Smith W. A synopsis of the British Diatomaceae; with remarks on their structure, function and distribution; and instructions for collecting and preserving specimens. – London: John van Voorst, 1853. – Vol. 1. – P. 1–89.
- Stonik I.V., Orlova T.Yu., Shevchenko O.G. Summer phytoplankton in the area of the Razdolnaya river mouth and adjacent waters of Amursky Bay (Sea of Japan) // *Экологические исследования и состояние экосистемы Амурского залива и эстуарной зоны реки Раздольной (Японское море)*. – Владивосток, 2009. – Т. 2. – С. 247–262.
- Tahmida Begum Z.N. A taxonomic account on the phytoplankton of a receiving textile industrial effluents. II. *Euglenophyceae* and *Bacillariophyceae* // *Bangladesh J. Plant Taxon.* – 2009. – **16**, N 1. – P. 9–19.

- Takano H.* Notes on epiphytic diatoms upon sea-weeds from Japan // J. Oceanogr. Soc. Japan. – 1962. – **18**, N 1. – P. 29–33.
- Taylor F.J.* Records of marine algae from the Leigh area. Pt. II. Records of phytoplankton from Goat Island Bay // Tane. – 1978. – **24**. – P. 213–218.
- Van Heurck H.* Synopsis des Diatomées de Belgique. Atlas. – Anvers: Édit. L'aut., 1880–1881. – 77 pl.
- Van Heurck H.* Synopsis des Diatomées de Belgique. Texte. – Anvers: Édit. L'aut., 1885. – P. 1–235.
- Van Heurck H.* A treatise on the Diatomaceae. – London: W. Wesley, 1896. – P. 1–558.
- Vanormelingen P., Chepurnov V.A., Mann D.G. et al.* Congruence of morphological, reproductive and ITS *rDNA* sequence data in some Australasian *Eunotia bilunaris* (*Bacillariophyta*) // Eur. J. Phycol. – 2007. – **42**. – P. 61–79.
- Vanormelingen P., Chepurnov V.A., Mann D.G., Sabbe K., Vyverman W.* Genetic divergence and reproductive barriers among morphologically heterogeneous sympatric clones of *Eunotia bilunaris* sensu lato (*Bacillariophyta*) // Protist. – 2008. – **159**. – P. 73–90.
- Walker B.W.* The Ecology of the Salton Sea, California, in Relation to the Sportfishery // Fish Bull. – 1961. – **113**. – P. 1–204.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D.* Diatom Flora of Marine Coasts I. Iconographia Diatomologica. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. – Vol. 7. – P. 1–925.

Поступила 3 сентября 2012 г.
Подписал в печать С.П. Вассер

K.I. Shorenko, O.I. Davidovich, N.A. Davidovich

Karadag Nature Reserve of the NAS of Ukraine,
24, Nauki St., 98188 Kurortne, Feodosia, Ukraine
e-mail: karadag-algae@yandex.ru

ON THE TAXONOMY, REPRODUCTION, AND DISTRIBUTION OF THE DIATOM
NITZSCHIA LONGISSIMA (BRÉB.) GRUNOW (*BACILLARIOPHYTA*)

By now, sufficient factual material relating to the diatom alga *Nitzschia longissima* has been accumulated in the literature. At the same time, there is a mistaken understanding of the features of *N. longissima* in some studies, apparently because the authors of these publications ignored data on internal structures of cells and misunderstood or disregarded data on the life cycles and reproduction of the species. Obviously, all floristic data obtained with the use of information based on a broad understanding of the species will also be questionable. Under the name *N. longissima* several species are hidden. They belong to a heterogeneous complex *longissima-closterium-reversa*. Based on the analysis of literature data, as well as on the study of type material and thirty-six clones, gathered on the Atlantic coast of France and in the Black Sea near Karadag, we proposed to apply to *N. longissima* a concept sensu stricto, which may eliminate many problems in the identification of this species.

Key words: diatoms, *Nitzschia longissima*, distribution, reproduction, taxonomy.