

*Н.А. Давидович¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., зав. лаб., К.И. Шоренко¹, мл. науч. сотр.,
О.И. Давидович¹, мл. науч. сотр., Ю.А. Подунай¹, мл. науч. сотр.*

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК И ПЕРСПЕКТИВА ИЗУЧЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (BACILLARIOPHYTA) НА КАРАДАГЕ

В статье приводятся сведения, касающиеся исторических аспектов и перспектив изучения диатомовых водорослей на Карадаге. Проанализирован характер диатомологических работ, выполнявшихся на Карадагской биостанции с момента её основания по настоящее время. Намечены перспективы дальнейших исследований в этой области.

Ключевые слова: Карадагский заповедник, диатомовые водоросли, исторический очерк, перспектива изучения.

Исторический очерк. На Карадагской станции альгологические исследования проводились практически со дня её основания. Однако, имеющаяся в начале прошлого века материально-техническая база не позволяла вести исследования микроводорослей на должном уровне. По воспоминаниям первого директора Карадагской научной станции А.Ф. Слудского, в распоряжении биологов в 1914 г. имелся всего один микроскоп (Слудский, 2009). В период с 1914 по 1918 гг. на станции побывал автор первого русского руководства по альгологии «Введение в изучение низших организмов» В.М. Арнольди. В 1920-е годы проф. Ф.Н. Крашеников и Н.И. Соковнина проводили здесь работы по утилизации солнечной энергии растениями и, в частности, морскими водорослями. 6 апреля 1928 года постановлением учёного совета Карадагская научная станция была реорганизована в Карадагскую биологическую станцию. Через год сотрудники биостанции приступили к срочным гидробиологическим наблюдениям, включающим сбор фитопланктона. С 11 июня 1937 года биостанция перешла в ведение Академии наук УССР, что дало уникальную возможность значительно усилить материально-техническую базу и выделить необходимые финансовые средства на содержание штатного научного персонала. В 1941 году станция уже имела в своем штате первых специалистов по изучению фитопланктона – В.Г. Стройкину и Л.А. Ланскую. Именно в работе В.Г. Стройкиной (1940) содержатся первые сведения о видовом составе диатомовых водорослей Карадага. Материалом для цитируемой работы послужили пробы, отобранные на биостанции в 1936 и 1938 гг. В результате их обработки было обнаружено 48 видов диатомовых, некоторые из них указывались для Чёрного моря впервые. Данные исследования проводились при содействии крупнейшего на то время специалиста по низшим растениям проф. И.А. Киселёва (Ленинградский госуниверситет, Зоологический институт АН СССР). Отметим, что в 1930-е годы из черноморской акватории было известно всего 124 вида фитопланктонных организмов (Стройкина, 1940), поэтому полученные данные имели несомненную ценность. Позднее были приведены более подробные сведения о встречаемости и сезонной динамике нескольких десятков видов диатомовых водорослей (Стройкина, 1950). В 1950-х годах исследованиями микроводорослей на биостанции занимались Л.А. Прокудина

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

и В.В. Кошевой (Прокудина, 1952; Кошевой, 1956). Кроме того, сведения о морских диатомеях, обитающих в акватории Карадага, содержатся в монографиях А.И. Прошкиной-Лавренко, посвященных черноморским диатомовым планктона и бентоса (1955, 1963). В 1963 г. Карадагская биостанция становится филиалом Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР, что положительно сказалось на качестве выполняемых диатомологических работ. В 1960–70-е гг. диатомовыми водорослями на Карадаге активно и последовательно занимались Л.Н. Згуровская и Н.Г. Кустенко (Згуровская, 1977, 1978; Згуровская, Кустенко, 1968; Кустенко, 1971, 1978, 1979). Л.А. Ланской был накоплен богатый опыт содержания диатомовых в культуре (1971). К этому же времени приурочены первые работы выпускника МГУ А.М. Рощина (1972, 1973, 1976) (рис. 1).

Все последующие работы, проводимые в стенах Карадагской биостанции, можно условно разделить на три широких направления исследований:

1. Таксономическо-флористическое направление.

Сотрудниками биостанции и Института биологии южных морей последовательно проводились и проводятся отборы проб для установления видовой принадлежности обитающих на Карадаге диатомовых водорослей. Данное направление несколько активизировалось после образования заповедника в августе 1979 г. В начале 1980-х годов инвентаризацию видового состава диатомовых в акватории Карадага провела Н.Г. Кустенко. Впоследствии А.М. Рощин и В.А. Чепурнов, совместно с Н.Г. Кустенко, дополнили имеющийся список диатомовых водорослей до 118 видов (Рощин и др., 1992). Изучение биоразнообразия бентосных диатомей в конце 1980-х годов проводилось А.М. Рощиным, Н.А. Давидовичем и В.А. Чепурновым (Рощин и др., 1988). В 1990-х годов были опубликованы сведения о динамике численности некоторых видов (Давидович, Чепурнов, 1992; Кустенко, 1993, 1998). Затем видовым составом и динамикой численности диатомовых у берегов Карадага обстоятельно занимались Н.Г. Кустенко и О.И. Давидович (Кустенко, Давидович, 2001а, 2001б, 2003а, 2003б, Кустенко, Летухова, Давидович, 2004). Таким образом, число видов диатомовых водорослей, обнаруженных в акватории Карадага, возросло до 209 (Сеничкина и др., 2004). Отметим, что указанные статьи касаются исключительно морских видов диатомовых. Флористические исследования в континентальных водоемах Карадагского природного заповедника проводились сотрудниками Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАНУ (Вассер, Бухтиярова, 1990) и В.В. Гриневым (2001; 2003; 2004; 2008). Почвенные диатомовые Карадага сотрудниками биостанции специально не изучались, однако сведения о них обнаруживаются в работах коллег из Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАНУ (Войцехович и др., 2009; Дариенко, 2000).

Кроме того, в последние годы сотрудниками лаборатории проводятся исследования морфологии клонов (Шоренко, Давидович, 2013; Шоренко, 2013; Шоренко и др., 2013а, 2013б, 2014а, 2014б).

2. Эколого-физиологическое направление.

Первые исследования по данному направлению на Карадаге проводились Л.А. Ланской. В 1960-е г. её научные интересы касались влияния концентраций нефтепродуктов на морские виды диатомовых, обитающих в планктоне и бентосе (Миронов, Ланская, 1967а, 1967б), а также ряда других вопросов, связанных с физиологическими и экологическими особенностями видов, содержащихся в культурах (Ланская, 1967; Ланская, Маркианович, 1960; Ланская,



Рис. 1. На Карадаге культивирование и исследование биологии воспроизведение диатомовых водорослей в разное время было связано с такими сотрудниками, как (сверху вниз и слева направо) Л.А. Ланская, Н.Г. Кустенко, А.М. Рошин, В.А. Чепурнов, Н.А. Давидович, О.И. Давидович, Ю.А. Подунай, К.И. Шоренко

Пшенина, 1963). В дальнейшем работы по данной тематике активно проводили Н.Г. Столбова, Н.Г. Кустенко, А.М. Рошин, В.А. Чепурнов и Н.А. Давидович. Однако, особое развитие оно получило в работах Н.Г. Кустенко, изучавшей устойчивость водорослей к повышенным концентрациям азота и нефти в среде, а также уровню солнечной радиации. В этом отношении были изучены виды из родов *Actinocyclus*, *Biddulphia*, *Cerataulina*, *Chaetoceros*, *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Ditylum*, *Licmophora*, *Melosira*, *Nitzschia*, *Rhizosolenia*, *Skeletonema*, *Thalassiosira*. Итогом этих многолетних исследований явились более 40 научных работ и монография «Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей» (Кустенко, 1991).

3. Изучение жизненных циклов и репродукции диатомовых.

В 1970-х годах на Карадаге наметилось развитие принципиально нового направления в диатомологических исследованиях, проводимых в СССР, – изучение жизненных циклов и репродукции диатомовых водорослей. Эти работы были начаты А.М. Рошиным и Н.Г. Кустенко (Кустенко, Рошин, 1974; Рошин, 1972; Рошин и др., 1973), затем продолжены В.А. Чепурновым, Н.А. Давидовичем и О.И. Давидович. С 1980-х годов и по настоящее время данное направление стало стержневым для всех научных изысканий, выполняемых на биостанции по данной группе организмов.

К 1990-м годам были накоплены ценнейшие сведения о видовом составе, эколого-физиологических реакциях, жизненных циклах и репродукции многих видов диатомовых, опубликованы монографии и обзорные статьи (Кустенко, 1991; Рошин, 1994, 1997; Чепурнов, 1997; Roshchin, Cherpurnov, 1999). Однако экономический кризис, связанный с распадом СССР, не позволил на должном уровне продолжить и развивать начатые исследования. И карадагскими учеными были предприняты попытки установления контактов с зарубежными институтами. В середине 1990-х наметилось, а впоследствии активизировалось сотрудничество с Королевским ботаническим садом в Эдинбурге (Великобритания) в лице проф. Д.Г. Манна (D. G. Mann). Изучение диатомовых в Англии имело свою историю и подходы, однако работы карадагских коллег, касающиеся изучения жизненных циклов этих организмов, вызвали немалый интерес. Совместные исследования крымских и английских коллег были поддержаны грантовой программой Европейского Союза и проводились на видах рода *Sellaphora* и *Achnanthes*. В середине 1990-х проф. Д.Г. Манн дважды приезжает на Карадаг. Впоследствии В.В. Чепурнов с ответными визитами несколько раз посещает лабораторию Д.Г. Манна, а затем соглашается продолжать свои дальнейшие исследования в этой лаборатории. В это же время на Карадаге завершилась многолетняя деятельность А.М. Рошина. В 1995 г. ему исполнилось 60 лет, и через год он принял решение об отъезде с биостанции. Всего им опубликовано более 30 печатных работ и монография «Жизненные циклы диатомовых водорослей» (Рошин, 1994). В монографии А.М. Рошина описывается половое воспроизведение 11 видов из родов *Achnanthes*, *Fragellaria*, *Grammatophora*, *Haslea*, *Licmophora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Striatella*, *Synedra*, общие закономерности и разнообразие жизненных циклов диатомовых, вопросы скачкообразного уменьшения клеток, зависимость аукоспороборазования от освещенности, некоторые эволюционные аспекты репродукции диатомей, а также необходимые технические сведения по упрощенному препарированию панцирей и приготовлению питательной среды для содержания культур. Кроме того, жизненным циклам центральных диатомовых посвящена вторая глава монографии Н. Г. Кустенко (Кустенко, 1991). Данные книги до настоящего времени являются единственными русскоязычными пособиями, посвященными жизненным циклам диатомовых.

С 1997 по 2012 г. устанавливаются долгосрочные связи Н.А. Давидовича и О.И. Давидович с западными коллегами из Канады, Франции и Великобритании, выраженные в совместном сотрудничестве, долгосрочных грантовых программах и публикациях в рейтинговых зарубежных изданиях. В этот период на биостанции проводились исследования на видах: *Asterionella formosa*, *Berkeleya micans*, *Haslea ostrearia*, *H. subagnita*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Nitzschia longissima*, *N. lanceolata*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *P. multiseries*, *Synedra ulna*, *Tabularia fasciculata* и *T. tabulata* (Давидович Н.А., 1992, 1995, 1999, 2005а, 2005б; Давидович О.И., 2005; Давидович, Давидович, 2010; Давидович и др., 2010; Davidovich, 1998; Kaczmarek et al., 2007, 2009; Mouget et al., 2009). В сотрудничестве с коллегами из университета города Ле-Ман (Франция) и Британского музея естественной истории (Великобритания) в акватории Карадага был найден, изучен и в 2012 году описан новый для науки вид *Haslea karadagensis* (Gastineau et al., 2012; Davidovich et al., 2012). В настоящее время готовится к публикации описание ряда новых видов из рода *Haslea* и *Nitzschia*. Первоначальной причиной выделения новых видов была их репродуктивная несовместимость с похожими

видами из других популяций. Новейшая история изучения жизненных циклов и репродукции диатомовых на Карадаге представлена работами м.н.с. Ю.А. Подунай (Подунай, Давидович, 2012; Подунай, 2013; Подунай и др., 2013; Podunay et al., 2014) и м.н.с. К.И. Шоренко (Шоренко, Давидович, 2012).

Перспективы изучения. В изучении репродуктивной биологии диатомовых водорослей наметилось несколько направлений, которые можно считать перспективными для будущих исследований. Традиционным и в то же время до конца не исчерпанным остается изучение жизненных циклов диатомовых, включающее установление характерных для вида максимальных и минимальных размеров, определение размерного диапазона, при котором возможна сексуальная индукция, определение скорости изменения размеров клеток, продолжительности отдельных фаз и общей продолжительности жизненного цикла. Всё это требует продолжительной работы с культурами. По-прежнему актуальным остается изучение процесса полового воспроизведения у разных видов диатомовых. Поле деятельности здесь огромное, поскольку половое воспроизведение наблюдалось и в разной мере описано у сравнительно небольшого числа видов диатомовых (200+) из десятков тысяч известных. Описание типов полового процесса, изучение цитологических особенностей гаметогенеза и аукоспоробразования, механизма движения гамет возможно при работе с живыми пробами, но предпочтительней с культурами водорослей. Система скрещивания видов, включающая возможные пути воспроизведения (гомо- и гетероталлический), – еще одно важное направление исследований, которые можно выполнить только при наличии клоновых культур. Генетические основы определения и проявления пола у диатомовых пока не выяснены. С полом связано наследование отдельных оргanelл, в частности митохондрий; исследования диатомовых в этом направлении только начинаются. Наряду с изучением биоразнообразия локальных акваторий представляется перспективным изучение генетических, морфологических особенностей и репродукции отдельных видов диатомовых, полученных из разных мест Мирового океана. Используя принципы репродуктивной биологии, мы получаем надежную основу для изучения ареалов отдельных видов. Согласно биологической концепции вида, видовые границы, по сути, представлены биологическими репродуктивными барьерами. Их можно в ряде случаев установить экспериментально, что даёт материал для идентификации видов и биогеографического анализа. Использование репродуктивных границ для идентификации и описания видов соответствует мировой тенденции в этом вопросе, определяющейся во многом работами Д.Г. Манна и его последователей (напр., Mann et al., 2004), и отражённой в современных обзорных статьях (Amato, 2010; Mann, 2010). Репродуктивные границы, наряду с морфологическими и генетическими различиями, выступают третьим краеугольным камнем таксономии диатомовых. Диатомовые – быстро эволюционирующая группа организмов. Изучение репродуктивной биологии диатомовых, несомненно, позволит пролить свет на многие вопросы, касающиеся их эволюции.

В заключение отметим, что исследования в области репродуктивной биологии диатомовых, которые ведутся на Карадаге в настоящее время, являются уникальными для всего постсоветского пространства и пока не выполняются ни в одном профильном институте или вузе СНГ. Именно поэтому работа с культурами, начатая на Карадагской биостанции Л.А. Ланской, не потеряла своей актуальности и продолжает оставаться стержневым направлением исследований.

Литература

- Вассер С.П., Бухтіярова Л.М. Прісноводні діатомові водорості (Bacillariophyta) Ялтинського та Карадазького заповідників // Укр. ботан. журн. – 1990. – 47, № 6. – С. 28–31.
- Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник НАН України) / ред. Гаевская А.В., Морозова А.Л. // Карадаг – 2009. Сб. науч. трудов, посвящён. 95-летию Карадагской научн. станц. и 30-летию Карадагского природ. заповед. НАНУ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 50–60.
- Гринеv В.В. Результаты обследования альгофлоры источников пресной воды на территории Карадагского природного заповедника // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1999. – Т. XVI – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 27–32.
- Гринеv В.В. Результаты обследования альгофлоры континентальных водоемов Карадагского природного заповедника // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 2001. – Т. XVIII – Симферополь: СОНАТ, 2003. – С. 33–37.
- Гринеv В.В. Диатомовые водоросли континентальных водоемов Карадагского природного заповедника / ред. Морозова А.Л., Гнубкин В.Ф. // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. трудов, посвящён. 90-летию Карадагской науч. станц. им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природн. запов. НАНУ. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 49–57.
- Гринеv В.В. Данные по распространению и численности водорослей в континентальных водоемах Карадагского природного заповедника // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XXIII. 2006 г. – Симферополь: Н. Оріанда, 2008. – С. 106–113.
- Давидович Н.А. Продолжительность деления клеток *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar.et Kar. (Bacillariophyta) в разные периоды жизненного цикла // Физиол. раст. – 1992. – 39, № 3. – С. 599–605.
- Давидович Н.А. Размер инициальных клеток диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata*, сформировавшихся при разных режимах освещения // Цитология. – 1995. – 37, № 3. – С. 257–265.
- Давидович Н.А. Эколого-физиологическое исследование полового воспроизведения диатомовых / ред. Давидович Н.А., Емельянов В.А.: Сб. науч. трудов. Тр. Карадагского фил. ИнБИОМ им. А.О. Ковалевского НАНУ 1994 г. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – С. 63–66.
- Давидович Н.А. Половое воспроизведение *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta) // Альгология. – 1999. – 9, № 1. – С. 3–12.
- Давидович Н.А. Подчиняется ли *Asterionella formosa* правилу МакДональда-Пфитцера? // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. III Междунар. конф. (Харьков, 20–23 апреля 2005 г.). – Харьков, 2005а. – С. 208.
- Давидович Н.А. Наследование пола при внутриклоновом воспроизведении облигатно двудомного вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta) // Альгология. – 2005б. – 15, № 4. – С. 385–398.
- Давидович Н.А., Давидович О.И. Половое воспроизведение и система скрещивания *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta) // Альгология. – 2010. – 20, № 4. – С. 385–405.
- Давидович Н.А., Подунай Ю.А., Давидович О.И. Об отсутствии биологической репродуктивной изоляции между аллопатрическими популяциями *Synedra ulna* (Bacillariophyta) // Наук. записки Тернопільського держ. пед. універ. ім. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. – 2010. – 43, № 2 – С. 153–156.
- Давидович Н.Г., Чепурнов В.А. Периодические компоненты динамики численности бентосных диатомовых водорослей верхней сублиторали Чёрного моря в районе Карадага // Экология моря. – 1992. – Вып. 40. – С. 27–32.
- Давидович О.И. Устойчивость размерного распределения клеток в популяции *Navicula pennata* var. *pontica* (Bacillariophyta) к изменению солёности // Наук. записки Тернопільського держ. пед. універ. ім. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. – 2005. – 27, № 4. – С. 62–63.
- Дарієнко Т.М. Почвенные водоросли заповедников Горного Крыма (Украина, Горный Крым) // Альгология. – 2000. – 10, № 1. – С. 54–62.

Згуровская Л.Н. Влияние добавок элементов питания на прорастание спор и деление планктонных водорослей из донных грунтов // Океанология. – 1977. – 17, № 1. – С. 119–122.

Згуровская Л.Н. Видовой состав и распределение планктонных водорослей в донных илах Черного моря // Океанология. – 1978. – 18, № 4. – С. 716–719.

Згуровская Л.Н., Кустенко Н. Г. Влияние аммиачного азота на деление клеток, фотосинтез и накопление пигментов у *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Chaetoceros* sp. и *Prorocentrum micans* Ehrh. // Океанология. – 1968. – 8, № 1. – С. 116–125.

Кошевой В.В. Наблюдения за фитопланктоном Черного моря у берегов Карадага // Бюлл. океанограф. ком. – 1956. – № 3. – С. 40–45.

Кустенко Н.Г. Оптимальная комбинация факторов внешней среды для развития массовых форм планктона Черного моря // Вестн. Московского гос. универ. им. Ломоносова. – 1971. – № 2. – С. 38–41.

Кустенко Н.Г., Рошин А.М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. // Биол. науки. – 1974. – № 10. – С. 60–62.

Кустенко Н.Г. Образование крупных клеток в колониях диатомеи *Melosira moniliformis* // Биология моря. – 1978. – № 5. – С. 72–74.

Кустенко Н.Г. Особенности онтогенеза диатомовой водоросли *Cerataulina bergonii* Perag. // Биология моря. – 1979. – № 2. – С. 79–82.

Кустенко Н.Г. Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1991. – 156 с.

Кустенко Н.Г. Динамика численности и видовое разнообразие диатомовых водорослей // Карадагский гос. заповед. Летопись природы, 1989. – 1993. – Т. VI. – С. 33–43.

Кустенко Н.Г. Фитопланктон // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1997. – 1998. – С. 12–20.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Диатомовый комплекс фитопланктона // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1998. – Т. XV. – Симферополь: СОНАТ, 2001а. – С. 36–42.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Диатомовый комплекс у берегов Карадага и прилегающих территорий // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1999. – Т. XVI. – Симферополь: СОНАТ, 2001б. – С. 20–27.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Численность, видовой состав и размерная структура популяций диатомовых водорослей в акватории Карадага в 2000 году // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XVII. 2000 г. – Симферополь: СОНАТ, 2003а. – С. 278–323.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Особенности размножения диатомовых водорослей в акватории Карадага в 2001 году // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XVIII. 2001 г. – Симферополь: СОНАТ, 2003б. – С. 28–33.

Кустенко Н.Г., Летухова В.Ю., Давидович О.И. Морские планктонные диатомовые водоросли // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XIX. 2002 г. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 32–36.

Кустенко Н.Г., Рошин А.М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. // Биол. науки. – 1974. – № 10. – С. 60–62.

Ланская Л.А., Пишенина Т.И. Сравнение химического состава некоторых видов диатомовых в культурах и в море // Тр. Севастопольской биол. станц. – 1963. – 16. – С. 457–462.

Ланская Л.А. Суточный ход деления некоторых, видов планктонных водорослей Черного моря в культурах / ред. В. Н. Грезе. Биология и распределение планктона южных морей. – М.: Наука, 1967. – С. 16–21.

Ланская Л.А. Культивирование водорослей / ред. К. М. Хайлов. Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 5–22.

Ланская Л.А., Маркианович Е.М. Влияние некоторых морских планктонных и бентосных водорослей на сапрофитные бактерии в условиях культур // Тр. Севастопольской биол. станц. – 1960. – 8. – С. 4–10.

Миронов О.Т., Ланская Л.А. Влияние нефтепродуктов на развитие морского фитопланктона / ред. В. А. Водяницкий. Вопросы биоокеанографии. – К.: Наук. думка, 1967а. – С. 161–164.

Миронов О.Т., Ланская Л.А. Развитие некоторых диатомовых водорослей в морской воде, загрязненной нефтепродуктами / ред. Грезе В.Н. Биология и распределение планктона южных морей. – М.: Наука, 1967б. – С. 31–34.

Подунай Ю.А., Давидович Н.А. Типы гаметогенеза у *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenb. (Bacillariophyta) // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. IV Международ. конф. (Киев, 23 – 25 мая 2012 г.). – Киев, 2012. – С. 237 – 238.

Подунай Ю.А. Половое воспроизведение *Ulnaria acus* (Kützing) M. Aboal (Bacillariophyta) // Актуальні проблеми сучасної гідроекології / Зб. матеріал. науков. практич. конф., присвяч. 95-річчю заснув. НАНУ (Київ, 5 – 6 листопада 2013). Київ, 2013. – С. 72 – 73.

Подунай Ю.А., Давидович О.И., Давидович Н.А. О географическом распространении *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований (24 – 29 августа 2013, Борок, Россия). Материалы XIII Международ. научно-практич. конф. альгологов. – Борок, 2013. – С. 139 – 140.

Прокудина Л.А. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Тр. Карадагской биол. станц. АН УССР. – 1952. – Вып. 12. – С. 116 – 117.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – М. – Л.: АН СССР, 1955. – 223 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. – М.–Л.: АН СССР, 1963. – 244 с.

Роцин А.М. Влияние условий освещения на образование аукоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough // Физиол. раст. – 1972. – 19, № 1. – С. 180 – 185.

Роцин А.М. О характере укрупнения клеток *Coscinodiscus granii* Gough. // Биол. науки. – 1973. – № 5. – С. 78 – 81.

Роцин А.М. Влияние условий освещения на вегетативное размножение клеток и половое воспроизведение двух видов центрических диатомовых водорослей // Физиол. раст. – 1976. – 23, № 4. – С. 715 – 719

Роцин А.М. Половое воспроизведение и эволюция диатомовых водорослей / ред. Давидович Н.А., Емельянов В.А. Сб. науч. трудов. Тр. Карадагского фил. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского НАНУ 1994. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – С. 159 – 173.

Роцин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1994. – 171 с.

Роцин А.М., Давидович Н.А., Чепурнов В.А. Видовой состав и динамика численности бентосных диатомовых водорослей на верхней каменистой sublitorali. Карадагский государственный заповедник // Карадагский природ. заповед. Летопись природы. – 1988. – Т. 5. – С. 31 – 36.

Роцин А.М., Лекамецва В.Н., Луценко Н.А. О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах // Биол. науки. – 1973. – Вып. 3. – С. 75 – 79.

Роцин А.М., Чепурнов В.А., Кустенко Н.Г. Диатомовые водоросли / ред. В.К. Соколов. Флора и фауна заповедников СССР: Водоросли, грибы, мохообразные. – М., 1992. – С. 7 – 18.

Сеничкина Л.Г., Неврова Е.Л., Поликарпов И.Г. Диатомовые водоросли / ред. Морозова А. Л., Гнюбкин В. Ф. // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. трудов, посвящён. 90-летию Карадагской науч. станц. им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповед. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 248 – 272.

Стройкина В.Г. Деякі дані про склад фітопланктону Карадагського району Чорного моря // Тр. Карадагської біол. станц. – 1940. – Вип. 6. – С. 141 – 144.

Стройкина В.Г. Фитопланктон Чёрного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Тр. Карадагской биол. станц. АН УССР. – 1950. – Вып. 10. – С. 38 – 52.

Чепурнов В.А. Половой процесс и формирование аукоспор у диатомовых водорослей (Bacillariophyta) / ред. Давидович Н.А., Емельянов В.А. Сб. науч. трудов. Тр. Карадагского фил. ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского НАНУ 1994. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – С. 53 – 62.

Шоренко К.И., Давидович Н.А. Репродуктивная совместимость клонов диатомовой водоросли *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs, полученных из географически удаленных популяций // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. IV Международ. конф. (Киев, 23 – 25 мая 2012 г.). – Киев, 2012. – С. 237 – 238.

Шоренко К.И., Давидович Н.А. О синонимии *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow и *Nitzschia birostrata* W. Smith (Bacillariophyta) // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований (24–29 августа 2013, Борок, Россия). Материалы XIII Международ. научно-практич. конф. альгологов. – Борок, 2013. – С. 99–100.

Шоренко К.И. Перспективы использования клоновых культур диатомовых водорослей в качестве типового материала // Актуальні проблеми сучасної гідроекології. Зб. матеріал. науков. практич. конф., присвяч. 95-річчю заснув. НАНУ (Київ, 5–6 листопада 2013). – Київ, 2013. – С. 102–103.

Шоренко К.И., Давидович О.И., Давидович Н.А. К вопросам таксономии, репродукции и распространения *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow (Bacillariophyta) // Альгология. – 2013а. – **23**, № 2. – С. 113–137.

Шоренко К.И., Давидович Н.А., Давидович О.И., Куликовский М.С. *Nitzschia rectilonga* Takano (Bacillariophyta) – вид или видовой комплекс? // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты / Сб. ст. II Международ. научно-практич. конф. (Минск, 12–14 ноября 2013 г.). – Минск, 2013б. – С. 125–128.

Шоренко К.И., Давидович Н.А., Куликовский М.С. Изменчивость морфологических и структурных элементов панциря в генетически однородных и разнородных группах диатомовой водоросли *Nitzschia rectilonga* Takano, 1983 (Bacillariophyta) // Биология моря. – 2014а. – **40**, № 5. – С. 364–372.

Шоренко К.И., Давидович Н.А., Давидович О.И. Влияние солёности на морфологические характеристики панцирей двух близких видов диатомовых водорослей *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow, 1862 и *Nitzschia rectilonga* Takano, 1983 // Морской экол. журн. 2014б. – 2014. – **13**, № 3. – С. 75–80.

Amato A. Species concepts and definitions: reproductive isolation as a tool to reveal species boundaries // Inter. J. Plant Reprod. Biol. – 2010. – **2**, № 2. – P. 114–126.

Davidovich N.A. Sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseries* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 1998. – № 1. – P. 126–137.

Davidovich N.A. Sexual reproduction of *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta) // Inter. J. Algae. – 2001. – **3**, № 3. – P. 1–12.

Podunay Yu.A., Davidovich O.I., Davidovich N.A. Mating system and two types of gametogenesis in the fresh water diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) // Альгология. – 2014. – **24**, № 1. – С. 3–19.

Gastineau R., Davidovich N.A., Bardeau J-F., Caruso A., Leignel V., Hardivillier Y., Jacqueline B., Davidovich O.I., Rinc Y., Gaudin P., Cox E. J., Mouget J-L. *Haslea karadagensis* (Bacillariophyta): a second blue diatom, recorded from the Black Sea and producing a novel blue pigment. // Eur. J. Phycol. – 2012. – **47**, № 4. – P. 469–479.

Jahn R., Kusber W.-H. Reinstatement of the genus *Ceratoneis* Ehnberg and lectotypification of its type specimen: *C. closterium* // Ehnberg Diatom Research. – 2005. – **20**, № 2. – P. 295–304.

Kaczmarzka 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**, № 6. – P. 726–737.

Kaczmarzka I., Ehrman J.M., Moniz M.B.J., Davidovich N. Phenotypic and genetic structure of interbreeding populations of the diatom *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta) // Phycologia. – 2009. – **48**, № 5. – P. 391–403.

Mann D.G. Discovering diatom species: is a long history of disagreements about species-level taxonomy now at an end? // Plant Ecology and Evolution. – 2010. – **143**, № 3. – P. 251–264.

Mann D.G., McDonald S.M., Bayer M.M., Droop S.J.M., Chepurnov V.A., Loke R.E., Ciobanu A., du Buf J. M. H. Morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species of *Sellaphora* (Bacillariophyceae). // Phycologia. – 2004. – **43**. – P. 459–482.

Mouget J.-L., Gastineau R., Davidovich O., Gaudin P., Davidovich N.A. Light is a key factor in triggering sexual reproduction in the pennate diatom *Haslea ostrearia* // FEMS Microbiol. Ecol. – 2009. – **69**, № 2. – P. 194–201.

Roshchin, A.M., Chepurnov, V.A. Dioecy and monoecy in the pennate diatoms (with reference to the centric taxa) / S. Mayama, M. Idei & I. Koizumi. 14-th International Diatom Symposium (Koenigstein, 1999). – Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1999. – P. 241–261.

Historical review and perspective study of diatoms (Bacillariophyta) on Karadag. N.A. Davidovich, K.I. Shorenko, O.I. Davidovich, Y.A. Podunay. The article provides information regarding the historical aspects and perspectives for study of diatoms at Karadag. Character of works on diatoms that have been carried out at the Karadag biological station since its foundation to the present time was analyzed. Prospects for further research in this area were discussed.

Key words: Karadag Nature Reserve, Diatom Algae, Historical Review, Perspective Study.