

УДК 581.557, 581.526.323

## ДИАТОМЕИ КАК ЭНДОФИТЫ МОРСКИХ МАКРОВОДОРОСЛЕЙ: РАЗНООБРАЗИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С БАЗИФИТОМ

© 2024 г. А. В. Скрипцова<sup>1, \*</sup> (ORCID: 0000-0001-5943-4522),  
И. В. Стоник<sup>1</sup> (ORCID: 0000-0003-1467-0374)

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,  
690041, Владивосток, Россия

\*e-mail: askriptsova@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

В обзоре суммируются все известные сведения о видах эндофитных диатомей и их хозяев-макрофитов, приводится история изучения эндофитных диатомей. Обсуждаются механизм проникновения эндофитных диатомей в таллом макроводоросли и влияние, которое оказывают симбионты друг на друга. На основании литературных данных анализируются возможные варианты взаимоотношений между эндофитными диатомеями и базифитом.

**Ключевые слова:** эндофиты, базифиты, морские макроводоросли, диатомовые водоросли, симбиоз

DOI: 10.31857/S0134347524050014

В природных морских экосистемах макроводоросли находятся в тесной ассоциации с разнообразными эндофитами, эпифитами и эукариотическими паразитами. Термин “эндофитизм” описывает пространственные отношения между живыми крупными растениями-хозяевами и микроскопическими организмами, которые живут, глубоко внедрившись в ткани хозяина (Correa, 1994). Среди эндофитов морских водорослей встречаются грибы, бактерии (в том числе Cyanobacteria) и водоросли (Neill et al., 2008; Potin, 2012). Эндофитные водоросли обычно принадлежат к трем основным группам (Chlorophyta, Phaeophyceae и Rhodophyta) и в основном обитают в межклеточном пространстве своих хозяев, имея небольшой размер и нитевидную структуру.

Диатомовые как эндофиты морских водорослей известны в гораздо меньшей степени. На сегодняшний день доступны лишь несколько сообщений об эндофитных диатомеях в макроводорослях (Лопатина, Ключкова, 2017; Baardseth, 1966; Hasle, 1968; Taasen, 1972; Baardseth, Taasen, 1973; Baardseth, Cuesta, 1983; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014).

Следует отметить, что эндосимбиотический образ жизни не редок для диатомей (Bavestrello et al., 2000; Kociolek, Hamsher, 2017; Stancheva et al., 2019). Около 25 видов найдены как эндосимбионты фораминифер (Lee, 2011), известен эндосимбиоз диатомовых водорослей с бесклеточными турбелляриями (Apelt, 1969) и губками, где клетки диатомей локализуются в мезохиле и между пинакоцитами (Cox, Larkum, 1983; Bavestrello et al., 2000). Кроме того, диатомеи могут поселяться внутри слизистых стебельков диатомовых водорослей рода *Climacosphenia* Ehrenberg класса Mediophyceae (см. Booth, 1986) и быть эндосимбионтами динофлагеллят (Kociolek, Hamsher, 2017; Stancheva et al., 2019).

Механизмы инфицирования и природа взаимоотношений между эндофитными диатомеями и макроводорослями-хозяевами остаются неисследованными. В представленном обзоре приведены все известные сведения о видовом разнообразии эндофитных диатомей и их хозяев-макрофитов и предпринята попытка разобраться в природе взаимодействий между ними.

*История изучения эндофитных диатомей  
и их хозяева*

Первые сообщения об эндофитных диатомеях относятся к середине прошлого века (Baardseth, 1965). Изучая локализацию альгинатов в бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, автор отметил присутствие большого количества навикулоидных диатомей в межклеточном матриксе рецептакулов водоросли (Baardseth, 1966). Позднее, изучив препараты Баардсета, Хасле описала вид *Navicula endophytica* Hasle (в настоящее время *Pinnunavis endophytica* (Hasle) Witkowski) и отметила присутствие в препаратах еще одного вида — *Cocconeis scutellum* Ehrenberg (см. Hasle, 1968). Было показано, что оба вида одинаково обильно представлены на бурых водорослях *A. nodosum* и *Fucus vesiculosus* Linnaeus, встречаясь в слизистом веществе, заполняющем рецептакулы и везикулы, а также в апикальных участках ветвей (Hasle, 1968; Taasen, 1972; Baardseth, Cuesta, 1983). Позднее был описан вид *Navicula dumontiae* Baardseth et Taasen, который обитает в слизи, заполняющей внутренние полости красной водоросли *Dumontia contorta* (S.G. Gmelin) Ruprecht, ранее известной как *Dumontia incrassata* (O.F. Müller) J.V. Lamouroux (см. Baardseth, Taasen 1973). Уже в 2000-ые годы в красной водоросли *Coelarthrum opuntia* (Endlicher) Børgesen обнаружен вид *Gyrosigma coelophilum* Okamoto et Nagumo, клетки которого также локализовались в слизистом веществе полых члеников макроводоросли (Okamoto et al., 2003). В 2014 г. в сердцевине талломов красных водорослей рода *Neoabbottiella* Perestenko найден вид гомфонемоидных диатомей *Pseudogomphonema* sp. (см. Klochkova et al., 2014). В двух видах красных макроводорослей *Callophyllis perestenkoae* Skriptsova и *Lukinia dissecta* Perestenko нами обнаружена еще одна не диатомея рода *Pseudogomphonema* — *P. lukinicum* Stonik et Skriptsova (см. Stonik, Skriptsova, 2024 in press).

Очевидно, что список макроводорослей-хозяев не ограничивается вышеперечисленными шестью видами. По нашим наблюдениям, диатомовые водоросли встречаются внутри талломов красных водорослей-макрофитов *Turnerella mertensiana* (Postels & Ruprecht) F. Schmitz и *Kallymeniopsis verrucosa* A.D. Zinova & Gussarova ex Skriptsova, Shibneva & Semenchenko. Лопатина и Клочкова (2017) сообщали, что представители

Bacillariophyceae найдены еще как минимум в 4-х видах макроводорослей; к сожалению, авторы не привели их список. Дальнейшие исследования могут выявить новые виды хозяев и расширить список видов эндофитных диатомей.

*Природные ассоциации между диатомеями  
и макроводорослями*

Ассоциации между диатомеями и макроводорослями довольно широко распространены в природе, и отношения в них, по-видимому, варьируют от факультативного до облигатного эпифитизма и эндофитизма. Как отмечено выше, взаимоотношения между эндофитными диатомеями и макроводорослями остаются практически неисследованными. Опираясь на немногочисленные сведения об эндофитных диатомеях, а также, привлекая данные о симбиозе эпифитных диатомей и макроводорослей, мы попытаемся выяснить характер взаимоотношений между эндофитными диатомеями и морскими макрофитами. Под термином “симбиоз” мы понимаем любые тесные отношения между двумя организмами безотносительно к природе взаимосвязи (Одум, 1986).

На сегодняшний день наиболее хорошо изучены отношения между эпифитными диатомовыми водорослями и макрофитами—базифитами. Исследователи диатомовых водорослей-эпифитов главным образом уделяли внимание анализу видового разнообразия и экологии сообществ (Бегун, 2013; Рябушко и др., 2019; Totti et al., 2009; Costa et al., 2016; Mayombo et al., 2019, 2020; и др.). Установлено, что количество и состав эпифитных диатомей зависят от морфологии и поверхностных характеристик таллома и возраста макроводоросли-хозяина, а также от сезона и условий среды (Totti et al., 2009). Взаимодействия между эпифитными диатомовыми и макрофитами обычно рассматриваются как нейтральные или как конкурентные за свет и питательные вещества (Ruesink, 1998; Letáková et al., 2018). В то же время существуют свидетельства того, что в олиготрофных и мезотрофных местообитаниях растение-хозяин может служить основным источником питательных веществ (главным образом растворенного органического углерода и фосфора) для эпифитных водорослей (Moeller et al., 1988; Burkholder, Wetzel, 1989; 1990). Подчеркивается, что взаимоотношения между эпифитными

диатомеями и водорослью-хозяином слабые и не являются облигатными. Эпифитные диатомовые водоросли чаще всего используют растения как субстрат (Tiffany, 2011). Тем не менее, макрофиты выработали целый ряд приспособлений для защиты от эпифитов. Это сгущающийся поверхностный слой или поверхностная слизь, которая время от времени смывается вместе с поселившимися в/на нем эпифитами, вторичные метаболиты, обеспечивающие защиту водоросли от поселения эпифитов, и биохимические защитные реакции, индуцирующие окислительный стресс в клетках эпифитов (Moss, 1982; Bouarab et al., 2001; Yamamoto et al., 2013; Halat et al., 2015; Wang et al., 2017).

Меньше известно о сосуществовании морских водорослей и бесхлорофильных гетеротрофных диатомей. Показано, что эти диатомовые могут переваривать полисахариды макроводорослей, используя их в качестве источника питательных веществ (Rogerson et al., 1993; Armstrong et al., 2000a). Бесхлорофильные диатомеи часто колонизируют поверхность разлагающихся водорослей, но они могут проникнуть под кутикулу, глубоко внедряясь в ткани макрофита (Rogerson et al., 1993; Armstrong et al., 2000a). Предполагается, что это скорее попытка диатомей избежать конкуренции с бактериями за органическое вещество, чем адаптация к жизни в тесных взаимоотношениях с макроводорослями, поскольку бесхлорофильные диатомеи встречаются преимущественно на поврежденных, разлагающихся водорослях (Armstrong et al., 2000a, 2000b). Помимо макроводорослей, бесхлорофильные диатомовые водоросли обнаружены в мангровых зарослях и на песке (Blackburn et al., 2009a, 2009b).

Взаимоотношения между макроводорослями и эндофитными диатомеями в той или иной степени рассматриваются в небольшом числе работ (Baardseth, Cuesta 1983; Klochkova et al., 2014; Okamoto et al., 2003). Однако, несмотря на попытки выяснить характер этих взаимоотношений, он до сих пор остается неизученным. Сведения о распространении эндофитных диатомей в популяциях и на талломах макроводорослей, как и данные об их сезонной динамике и о морфологических аномалиях хозяина, вызванных поселением в нем эндофита, также многочисленны (Taasen, 1972; Baardseth, Cuesta, 1983; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014).

### *Взаимоотношения между эндофитными диатомеями и макроводорослями*

Чтобы ответить на вопрос о характере взаимоотношений между эндофитными диатомеями и макроводорослями, необходимо рассмотреть следующие вопросы: 1) каков механизм проникновения эндофитных диатомей в таллом макроводоросли; 2) какое влияние оказывают симбионты друг на друга и 3) как структурированы эти взаимодействия.

Способы проникновения эндофитных диатомовых водорослей в ткани макроводорослей. Высказано предположение, что *Pseudogomphonema* sp. проникает в *Neoabbottiella* между коровыми нитями в результате скользящих движений (Klochkova et al., 2014). У *Neoabbottiella* кутикула отсутствует, кора образована параллельными нитями, состоящими из нескольких клеток с утолщенными слизистыми стенками. Благодаря такой структуре, коровый слой является полупроницаемым, что облегчает проникновение клеток диатомовых внутрь таллома хозяина (Klochkova et al., 2014). Кроме того, *Pseudogomphonema* sp. может внедряться в сердцевину *Neoabbottiella* через разрывы коры, остающиеся после выхода карпоспор (Лопатина, Клочкова, 2017). *Pinnunavis endophytica* проникает в *F. vesiculosus* между рыхло расположенными клетками эпидермиса апикальной ямки, заполненной слизистым веществом (Taasen, 1972). Для проникновения в макроводоросли, обладающие толстой кутикулой или покрытые полисахаридной слизью, такие как *L. dissecta* или *C. perestenkoae*, диатомовые водоросли могут использовать другой механизм, связанный со способностью диатомей к гидролизу структурных полисахаридов макроводорослей. Это предположение опирается на результаты исследований, показавших, что проникновение бесхлорофильных диатомей *Nitzschia alba* J.C. Lewin & R.A. Lewin в ткани макроводорослей связано с их способностью выделять внеклеточные ферменты для гидролиза макромолекул полисахаридов (Rogerson et al., 1993). Ферменты разрушают защитный поверхностный полисахаридный слой, позволяя диатомеям проникнуть под кутикулу бурых водорослей *Fucus* spp., *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux и красной водоросли *Porphyra umbilicalis* Kützting. Затем диатомовые

мигрируют на глубину нескольких клеток в поврежденные ткани водоросли. Однако они не способны проникать в живые ткани (Armstrong et al., 2000a). Способность к неглубокому внедрению в поверхность хозяина показана и для эпифитных гомфонеомоидных и навикулоидных диатомей, которые демонстрировали тенденцию к скоплению в поврежденных тканях ламинарии: в микротрещинах, микроскладках и под сдвигивающимся поверхностным слоем (Mayombo et al., 2019; 2020).

Полезьа, извлекаемая диатомовыми водоросли от существования в макроводорослях. Внутри тканей макроводоросли-хозяина эндофитные диатомеи должны испытывать недостаток света, необходимого для поддержания положительного баланса первичной продукции. Показано, что стенка слоевища *Coelophilum opuntia* поглощает более 40% света, достигающего поверхности водоросли, лимитируя фотосинтез клеток диатомеи *Gyrosigma coelophilum*, особенно если водоросль-хозяин произрастает на значительной глубине (Okamoto et al., 2003). Сходным образом, в тканях *Neoabbottiella*, распространенной на глубинах свыше 10 м (Перестенко, 1994; Писарева, Ключкова, 2013), *Pseudogomphonema* sp. оказывается практически в полной темноте, не получая достаточно света для поддержания положительного баланса первичной продукции (Klochko et al., 2014). Предполагается, что диатомеи, ассоциированные с макроводорослями, могут потреблять органическое вещество, которое синтезирует водоросль-хозяин (Okamoto et al., 2003; Klochko et al., 2014). Известно, что макрофиты выделяют растворенный органический углерод, азот и фосфор из своих тканей в окружающую среду, где эти питательные вещества могут быть утилизированы диатомовыми водорослями. Хотя специальные исследования обмена органическим веществом между диатомеями и макроводорослями отсутствуют, есть свидетельства того, что растение-хозяин может служить источником питательных веществ для эпифитных диатомей, особенно в случае бесхлорофильных диатомей (Lewin, Lewin, 1967) и в олиготрофных местообитаниях (Burkholder, Wetzel, 1990). Частичная гетеротрофия предполагается для эндофитных *G. coelophilum* и *Pseudogomphonema* sp., которые находятся в условиях низкой освещенности внутри тканей морских водорослей (Okamoto et al., 2003; Klochko et al., 2014).

Следует отметить, что гетеротрофия в той или иной форме распространена среди пеннатных диатомей (Вассер и др., 1989). Однако облигатные гетеротрофы среди диатомей встречаются редко. На сегодняшний день известно менее двенадцати таких видов — это бесхлорофильные диатомовые водоросли из родов *Nitzschia* Hassal, *Hantzschia* Grunow и *Tursiocola* Holmes, Nagasawa & Takano (см. Lewin, Lewin, 1967; Li, Volkani, 1987; Frankovich et al., 2018). Миксотрофия более характерна для диатомей, которые являются фотоавтотрофами в условиях, оптимальных для фотосинтеза, но могут переходить к гетеротрофии, когда уровень освещенности становится слишком низок для обеспечения фотосинтетических процессов (Tuchman et al., 2006). Можно предположить, что эндофитный образ жизни является адаптацией некоторых видов диатомей к обитанию в условиях недостатка света и/или питательных веществ. Внутри макроводоросли-хозяина эндофитные водоросли защищены от хищников (Amsler et al., 2009). Высказывалось мнение, что макроводоросли обеспечивают эндофитным диатомовым укрытие от растительноядных животных (Okamoto et al., 2003), хотя достаточных доказательств для подтверждения этого предположения нет. Предполагается, что основным фактором, способствующим образованию эндофитной ассоциации между водорослями в Антарктике, является высокая плотность мелких растительноядных животных (Amsler et al., 2009). Внутри макроводоросли-хозяина эндофитные водоросли защищены от хищников (Amsler et al., 2009).

Влияние эндофитных диатомей на макрофитов-хозяев. Показано, что обильное развитие *Pseudogomphonema* sp. вызывает у *Neoabbottiella* морфологические изменения: происходит деформация и меняется толщина пластин, за счет недоразвития внутренних тканей в местах скопления диатомовых образуются стяжки (Лопатина, Ключкова, 2017; Klochko et al., 2014). Кроме того, в гидролизатах образцов инфицированной диатомеями макроводоросли отмечено трехкратное увеличение уровня глюкозы (Lopatina et al., 2017). О других изменениях, гибели, прекращении роста или снижении репродуктивного потенциала макроводорослей, заселенных эндофитными диатомовыми, до сих пор не сообщалось (Hasle, 1968; Okamoto et al., 2003; Klochko et al., 2014). Не найдены и сообщения

о том, что присутствие эндофитных диатомей может быть выгодным для их хозяев. Майембо с соавторами (Mayombo et al., 2020) предположили, что эпи- и эндофитные диатомовые могут косвенно защищать макроводоросли от потенциально более опасных бактериальных патогенов, но прямых доказательств, подтверждающих это предположение, нет.

Очевидно, что симбиотические отношения между эндофитными диатомовыми водорослями и макрофитами не являются мутуалистическими, поскольку последние не получают выгоды от этих взаимодействий. Среди эндосимбиотических диатомей истинно мутуалистические отношения с хозяином характерны для диатомей в фораминиферах, когда хозяин предоставляет диатомеям азот, фосфор и витамины группы В и использует при этом фотосинтетические метаболиты, выделяемые диатомовыми (Lee, 2006, 2011).

По-видимому, взаимодействие между эндофитными диатомовыми водорослями и морскими макроводорослями не является и паразитизмом — формой экологических взаимоотношений, при которых паразиты всегда значительно меньше хозяев, хотя бы часть своего питания получают от хозяев и наносят им вред (Одум, 1986; Correa, 1994). На сегодняшний день не существует экспериментальных доказательств того, что эндофитные диатомовые водоросли питаются за счет своих хозяев. Все описанные диатомовые, являющиеся истинными эндофитами макроводорослей, имеют хорошо развитые пигментные хлоропласты и богатые кремнеземом створки без признаков структурной редукции (Taasen, 1975; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014). Таким образом, эти диатомовые способны к фотосинтезу, что предполагает их пищевую независимость от хозяина. Однако они, вероятно, могут покрывать, по крайней мере, часть своих метаболических потребностей за счет метаболитов макроводоросли-хозяина, подобно эндосимбиотическим диатомовым в фораминиферах (Lee, 2006, 2011). Ряд эндофитных диатомовых водорослей обнаружен в планктоне, бентосе и эпифитоне вне своего хозяина-макрофита (Рябушко, 2014; Hasle, 1968; Taasen 1972; Witkowski et al., 2000; Ulanova, Snoeijjs, 2006; de Stefano et al., 2008). Однако в свободноживущей культуре большинство эндофитных диатомей не могут в течение длительного времени

поддерживать активный рост, что указывает на зависимость от хозяина (Taasen, 1972; Klochkova et al., 2014). Изолированная из *Neoabbottiella* диатомея *Pseudogomphonema* sp. погибала через 3 недели (Klochkova et al., 2014). Клетки *N. endophytica* в свободноживущей культуре оставались живыми в течение 5 месяцев, однако деления не наблюдалось, в отличие от них, клетки *C. scutellum* активно делились (Taasen, 1972). Хотя обильное развитие эндофитной *Pseudogomphonema* sp., как сообщалось, было потенциально негативным для *Neoabbottiella*, вызывая искривления талломов хозяина, исследователи не определили такие отношения как паразитизм (Klochkova et al., 2014).

Межвидовые взаимодействия между эндофитными диатомовыми водорослями и их хозяевами скорее всего являются комменсализмом. Однако конкретная форма этих взаимодействий остается под вопросом, и до получения результатов экспериментов по выявлению определенных форм метаболизма у эндофитов и влияния диатомей на хозяина можно только предполагать природу этих отношений.

Взаимоотношения между эндофитными диатомовыми водорослями и макроводорослями-хозяевами очень слабые, и специфичность хозяина для эндофита не очевидна. Например, *Pseudogomphonema* sp. была обнаружена в разных видах *Neoabbottiella* (см. Klochkova et al., 2014), а *N. endophytica* может расти в фукусовых водорослях *A. nodosum*, *F. distichus*, *F. serratus* и *F. vesiculosus* (см. Hasle, 1968; Taasen, 1972; Baardseth, Guesta, 1983). Из чего следует, что взаимоотношения между эндофитными диатомовыми водорослями и их хозяевами в некоторой степени стабильны и специфичны, но не абсолютны.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что эндофитизм — необычное свойство диатомей. В то время как отмечается довольно высокое (около 25 видов) разнообразие диатомей, живущих внутри фораминифер, на сегодняшний день известно только 6 видов, живущих внутри тканей морских макроводорослей. Возможно, видовое разнообразие эндофитных диатомей недооценено.

Симбионтные взаимоотношения между эндофитными диатомовыми водорослями и их

хозяевами-макрофитами скорее всего можно рассматривать как комменсализм. Можно предположить, что эндофитный образ жизни является адаптацией некоторых видов диатомей к жизни в условиях недостатка питательных веществ вне хозяина. Кроме того, макрофиты обеспечивают диатомеям-эндофитам укрытие от растительноядных животных.

В наших знаниях о биологии и экологии эндофитных диатомей до сих пор существуют большие пробелы. Неизвестно, как строятся эти взаимодействия, как диатомовые заражают химически защищенные ткани макроводорослей, существует ли специфичность в отношении хозяина у разных видов диатомей, заселяют ли они хозяев повторно в каждом поколении хозяев, сохраняя свою автономность, или вертикально передаются следующему поколению хозяев вместе со спорами хозяина.

Необходимы дальнейшие исследования для уточнения видового разнообразия эндофитных диатомей макроводорослей и получения более полного представления о биологических особенностях взаимоотношений между эндофитными диатомовыми и их хозяевами.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ННЦМБ ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бегун А.А. Видовой состав Bacillariophyta эпифитона макрофитов в заливе Петра Великого (российское побережье Японского моря) // Альгология. 2013. Т. 23. С. 1–23.

Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Водоросли: Справочник. Киев: Наукова думка, 1989.

Лопатина Н.А., Клочкова Н.Г. Явление эндофитизма диатомовых водорослей у пластинчатых багрянок прикамчатских вод // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XVIII междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения д-ра биол. н. П.А. Хоментовского. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. С. 284–287.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга, 1994.

Писарева Н.А., Клочкова Н.Г. Два новых вида водорослей рода *Neoabbottiella* (Rhodophyta: Halymeniales) из морей российского Дальнего Востока // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 6. С. 411–421.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. Т. 2. С. 4–17.

Рябушко Л.И., Бондаренко А.В., Широая А.Г. Диатомовые водоросли эпифитона *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh (Chlorophyta, Bryopsidales) из Чёрного и Эгейского морей // Альгология. 2019. Т. 29. С. 446–462.

Amsler C.D., Amsler M.O., McClintock J.B., Baker B.J. Filamentous algal endophytes in macrophytic Antarctic algae: prevalence in hosts and palatability to meso-herbivores // Phycologia. 2009. V. 48. P. 324–334. <https://doi.org/10.2216/08-79.1>

Apelt G. Die Symbiose zwischen dem acoelen Turbellar *Convoluta convoluta* und Diatomeen der Gattung *Licmophora* // Mar. Biol. 1969. V. 3. P. 165–187. <https://doi.org/10.1007/BF00353437>

Armstrong E., Rogerson A., Leftley J.W. Utilisation of seaweed carbon by three surface associated heterotrophic protists, *Stereomyxa ramosa*, *Nitzschia alba* and *Labyrinthula* sp. // Aquat. Microb. Ecol. 2000a. V. 21. P. 49–57. <https://doi.org/10.3354/ame021049>

Armstrong E., Rogerson A., Leftley J.W. The abundance of heterotrophic protists associated with intertidal seaweeds // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2000b. V. 50. P. 415–424. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0577>

Baardseth E. Localization and structure of alginate gels // Proc. Fifth Int. Seaweed Symp. (Halifax, August 25–28, 1966). P. 19–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-011841-3.50008-2>

Baardseth E., Cuesta M.A. Relationship between the diatom *Navicula endophytica* Hasle and the brown alga *Fucus vesiculosus* L., a statistical study // Sarsia. 1983. V. 68. P. 165–169. <https://doi.org/10.1080/00364827.1983.1042056>

Baardseth E., Taasen J.P. *Navicula dumontiae* sp. nov., an endophytic diatom inhabiting the mucilage of

- Dumontia incrassata* (Rhodophyceae) // Norw. J. Bot. 1973. V. 20. P. 79–87.
- Bavestrello G., Arillo A., Calcinai B. et al. Parasitic diatoms inside Antarctic sponges // Biol. Bull. 2000. V. 198. P. 29–33. <https://doi.org/10.2307/1542801>
- Blackburn M.V., Hannah F., Rogerson A. First account of apochlorotic diatoms from intertidal sand of a south Florida beach // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2009a. V. 84. P. 519–526. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.07.012>
- Blackburn M.V., Hannah F., Rogerson A. First account of apochlorotic diatoms from mangrove waters in Florida // J. Eukaryotic Microbiol. 2009b. V. 56. P. 194–200. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00388.x>
- Booth W.E. *Navicula climacospheniae* sp. nov., an endophytic diatom inhabiting the stalk of *Climacosphenia moniligera* Ehrenberg // Nova Hedwigia. 1986. V. 42. P. 295–300.
- Bouarab K., Potin P., Weinberger F. et al. The *Chondrus crispus*–*Acrochaete operculata* host-pathogen association, a novel model in glycobiology and applied phycopathology // J. Appl. Phycol. 2001. V. 13. P. 185–193. <https://doi.org/10.1023/A:1011164031386>
- Burkholder J.M., Wetzel R.G. Microbial colonization of natural and artificial macrophytes in a phosphorus-limited, hardwater lake // J. Phycol. 1989. V. 25. P. 55–65. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1989.00055.x>
- Burkholder J.M., Wetzel R.G. Epiphytic alkaline phosphatase on natural and artificial plants in an oligotrophic lake: re-evaluation of the role of macrophytes as a phosphorus source for epiphytes // Limnol. Oceanogr. 1990. V. 35. P. 736–747. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.3.0736>
- Correa J.A. Infections by pigmented algal endophytes: misuse of concepts and terminology // Rev. Chil. Hist. Nat. 1994. V. 67. P. 5–8.
- Costa M.M.S., Pereira S.M.B., Silva-Cunha M.G.G. et al. Community structure of epiphytic diatoms on seaweeds in Northeastern Brazil // Bot. Mar. 2016. V. 59. P. 231–240. <https://doi.org/10.1515/bot-2015-0014>
- Cox G., Larkum A.W.D. A diatom apparently living in symbiosis with a sponge // Bull. Mar. Sci. 1983. V. 33. P. 943–945.
- de Stefano M., Romero O.E., Totti C. A comparative study of *Cocconeis scutellum* Ehrenberg and its varieties (Bacillariophyta) // Bot. Mar. 2008. V. 51. P. 506–536. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.058>
- Frankovich T.A., Ashworth M.P., Sullivan M.J. et al. Epizoic and apochlorotic *Tursiocola* species (Bacillariophyta) from the skin of Florida Manatees (*Trichechus manatus latirostris*) // Protist. 2018. V. 169. P. 539–568. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2018.04.002>
- Halat L., Galway M.E., Gitto S., Garbary D.J. Epidermal shedding in *Ascopyllum nodosum* (Phaeophyceae): seasonality, productivity and relationship to harvesting // Phycologia. 2015. V. 54. P. 599–608. <https://doi.org/10.2216/15-32.1>
- Hasle G.R. *Navicula endophytica* sp. nov., a pennate diatom with an unusual mode of existence // Br. Phycol. Bull. V. 1968. V. 3. № 3. P. 475–480. <https://doi.org/10.1080/00071616800650071>
- Klochkova T.A., Pisareva N.A., Park J.S. et al. An endophytic diatom, *Pseudogomphonema* sp. (Naviculaceae, Bacillariophyceae), lives inside the red alga *Neobobbittella* (Halymeniaceae, Rhodophyta) // Phycologia. 2014. V. 53. P. 205–214. <https://doi.org/10.2216/13-229.1>
- Kocielek P.J., Hamsher S.E. Diatoms: by, with and as endosymbionts // Algal and cyanobacteria symbioses. World Scientific. 2017. P. 371–397. [https://doi.org/10.1142/9781786340580\\_0012](https://doi.org/10.1142/9781786340580_0012)
- Lee J.J. Algal symbiosis in larger Foraminifera // Symbiosis. 2006. V. 42. P. 63–75. <https://doi.org/10.1017/S2475262200002355>
- Lee J.J. Diatoms as endosymbionts // The diatom world: Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. Dordrecht: Springer, 2011. V. 19. P. 439–464.
- Letáková M., Fránková M., Pouličková A. Ecology and applications of freshwater epiphytic diatoms – review // Cryptogamie Algol. 2018. V. 39. P. 3–22. <https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss1.2018.3>
- Lewin J., Lewin R.A. Culture and nutrition of some apochlorotic diatoms of the genus *Nitzschia* // J. Gen. Microbiol. 1967. V. 46. P. 361–367. <https://doi.org/10.1099/00221287-46-3-361>
- Li C.W., Volcani B.E. Four new apochlorotic diatoms // Br. Phycol. J. 1987. V. 22. P. 375–382. <https://doi.org/10.1080/00071618700650441>
- Lopatina N.A., Klochkova N.G., Usov A.I. Polysaccharides of algae 69. Monosaccharide composition of polysaccharides of several Pacific red algae studied by reductive hydrolysis of biomass // Russ. Chem. Bull. 2017. V. 66. P. 915–921. <https://doi.org/10.1007/s11172-017-1829-1>
- Mayombo N.A.S., Majewska R., Smit A.J. Diatoms associated with two South African kelp species: *Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida* // Afr. J. Mar. Sci. 2019. V. 41. P. 221–229. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2019.1592778>
- Mayombo N.A.S., Majewska R., Smit A.J. An assessment of the influence of host species, age, and thallus part on kelp-associated diatoms // Diversity. 2020. V. 12. Art. ID 385. <https://doi.org/10.3390/d12100385>
- Moeller R.E., Burkholder J.M., Wetzel R.G. Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis*) and its algal epiphytes // Aquat. Bot. 1988. V. 32. P. 261–281. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(88\)90120-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(88)90120-9)

- Moss B.L. The control of epiphytes by *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. (Phaeophyta, Cystoseiraceae) // *Phycologia*. 1982. V. 21. P. 185–188.  
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-21-2-185.1>
- Neill K., Heesch S., Nelson W. Diseases, pathogens and parasites of *Undaria pinnatifida*. MAF Information Bureau. Wellington, New Zealand, 2008.
- Okamoto N., Nagumo T., Tanaka J., Inouye I. An endophytic diatom *Gyrosigma coelophilum* sp. nov. (Naviculales, Bacillariophyceae) lives inside the red alga *Coelarthrum opuntia* (Rhodymeniales, Rhodophyceae) // *Phycologia*. 2003. V. 42. P. 498–505.  
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-42-5-498.1>
- Potin P. Intimate associations between epiphytes, endophytes, and parasites of seaweeds // *Seaweed biology: Ecological studies*. V. 219. Berlin; Heidelberg: Springer, 2012. P. 203–234.
- Rogerson A., Hannah F.J., Wilson P.C. *Nitzschia albicostalis*: an apochloritic diatom worthy of ecological consideration // *Cah. Biol. Mar.* 1993. V. 34. P. 513–522.
- Ruesink J.L. Diatom epiphytes on *Odonthalia floccosa*: the importance of extent and timing // *J. Phycol.* 1998. V. 34. P. 29–38.  
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340029.x>
- Stancheva R., Lowe R., Lowe R. Diatom symbioses with other photoautotroph // *Diatoms: fundamentals and applications*. Scrivener Publishing, 2019. P. 225–244.  
<https://doi.org/10.1002/9781119370741.ch10>
- Stonik I.V., Skriptsova A.V. *Pseudogomphonema lukinicum* sp. nov. (Bacillariophyceae), a new endophytic diatom found inside multicellular red algae from the North-west Pacific // *Bot. Mar.* 2024. V. 67. P. 375–383.  
<https://doi.org/10.1515/bot-2024-0029>
- Taasen J.P. Observations on *Navicula endophytica* Hasle (Bacillariophyceae) // *Sarsia*. 1972. V. 51. P. 67–82.  
<https://doi.org/10.1080/00364827.1972.10411224>
- Taasen J.P. *Navicula fucicola* sp. nov., a diatom living in the apical slit of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // *Sarsia*. 1975. V. 59. P. 1–6.  
<https://doi.org/10.1080/00364827.1975.10411282>
- Tiffany M.A. Epizoic and epiphytic diatoms. The diatom world: Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. V. 19. Dordrecht: Springer, 2011. P. 196–209.
- Totti C., Poulin M., Romagnoli T. et al. Epiphytic diatom communities on intertidal seaweeds from Iceland // *Polar Biol.* 2009. V. 32. P. 1681–1691.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-009-0668-4>
- Tuchman N.C., Schollett M.A., Rier S.T., Geddes P. Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions // *Hydrobiologia*. 2006. V. 561. P. 167–177.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-005-1612-4>
- Ulanova A., Snoeijis P. *Lunella garyae* sp. nov. — a new polyhalobous diatom from the English Channel coast // *Diatom Res.* 2006. V. 21. P. 415–426.  
<https://doi.org/10.1080/0269249X.2006.9705679>
- Wang S., Wang G., Weinberger F. et al. Anti-epiphyte defences in the red seaweed *Gracilaria vermiculophylla*: non-native algae are better defended than their native conspecifics // *J. Ecol.* 2017. V. 105. P. 445–457.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12694>
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of marine coasts I. Iconographia Diatomologica. V. 7. Königstein: Koeltz Sci, 2000.
- Yamamoto K., Endo H., Yoshikawa S. et al. Various defense ability of four sargassacean algae against the red algal epiphyte *Neosiphonia harveyi* in Wakasa Bay, Japan // *Aquat. Bot.* 2013. V. 105. P. 11–17.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.10.008>

## Diatoms as Endophytes of Marine Macroalgae: Diversity and Relationships with Basiphyte

A. V. Skriptsova<sup>a</sup>, I. V. Stonik<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

In this review, all known information on endophytic diatom species and their macrophytic hosts is summarized and a history of studies of endophytic diatoms is provided. The mechanism by which endophytic diatoms penetrate into the thallus of macroalgae and the effect that the symbionts have on each other are discussed. The possible patterns of relationships between endophytic diatoms and basiphytes are analyzed based on literature data.

**Keywords:** endophytes, basiphytes, marine macroalgae, diatoms, symbiosis