

УДК 582.26:581.(4+5)+582.26+581.9

ЭКОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ *STEPHANODISCUS NIAGARAE* (BACILLARIOPHYTA) В РОССИИ

С.И. Генкал¹, Е.В. Лепская²

¹ Институт биологии внутренних вод РАН

Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок

² Камчатский институт рыбного хозяйства и океанографии

Россия, 683000, Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 31.07.08 г.

Экология, морфологическая изменчивость и распространение *Stephanodiscus niagarae* (Bacillariophyta) в России. – Генкал С.И., Лепская Е.В. – С помощью сканирующей электронной микроскопии изучена морфология центрической диатомовой водоросли *Stephanodiscus niagarae* из оз. Саранное (остров Беринга). Выявлена морфологическая изменчивость основных структурных элементов створки и ее закономерности, проведена оценка таксономической значимости исследованных количественных признаков. Уточнены данные по распространению и экологии этого вида.

Ключевые слова: Bacillariophyta, *Stephanodiscus niagarae*, морфология, экология, распространение, озеро Саранное, остров Беринга.

Ecology, morphological variability and distribution of *Stephanodiscus niagarae* (Bacillariophyta) in Russia. – Genkal S.I. and Lepskaya E.V. – The morphology of the centric diatom algae *Stephanodiscus niagarae* from Lake Sarannoe (Bering island) was studied by using scanning electron microscopy. Morphological variability of the main structural valve elements and its regularities were revealed, an assessment was made of the concernment of the quantitative features under study. Data on the distribution and ecology of the species were specified.

Key words: Bacillariophyta, *Stephanodiscus niagarae*, morphology, ecology, distribution, Lake Sarannoe, Bering island.

ВВЕДЕНИЕ

Stephanodiscus niagarae Ehrenberg, 1846 относится к редким видам. На территории России он был найден в планктоне Онежского озера и донных осадках Онежского и Ладожского озер (Определитель..., 1951; Козыренко и др., 1992). Н.Н. Давыдова (1985) обнаружила *S. niagarae* в поверхностном слое донных отложений Онежского и Белого озер и привела его в качестве массового планктонного вида для Онежского озера. С.П. Озорнина (1993) по данным как световой, так и электронной микроскопии зафиксировала *S. niagarae* в отложениях эоплейстоцен-верхнеплейстоценовых толщ Центральной Камчатской депрессии. О находке *S. niagarae* в плейстоцен-голоценовых диатомитах о-ва Кунашир сообщает также М.В. Черепанова (Черепанова, Гребенникова, 2001). В одной из первых отечественных систематических сводок приведен краткий диагноз этого вида и рисунок Ван Гейрка (Определитель..., 1951; рис. 57, 4). Более подробный диагноз с ориги-

нальными иллюстрациями по материалам из среднеплейстоценовых отложений Белоруссии (световые микрофотографии) и эоплейстоценовых – верхнеплейстоценовых толщ Центральной Камчатской депрессии (электронные микрофотографии) приводят Т.Ф. Козыренко с соавторами (1992; табл. 12, 1 – 3). Эти же авторы указывают на находки типовой разновидности по данным световой микроскопии в отложениях плиоцена (северо-западная область СССР), плейстоцена (Калининградская область, Западно-Сибирская низменность), раннего плейстоцена (центральные районы РСФСР), среднего плейстоцена (Тульская область). Впервые крупноклеточный стефаноидискус из оз. Саранное, идентифицированный как *Stephanodiscus* cf. *niagarae*, приводится в работе Е.В. Лепской (Lepskaya, 2000; fig. 31 – 33). Позже было предложено отнести эту форму к *S. neoastraea* f. *sarannoye* (Lepskaya, 2002). Результаты подробного изучения морфологии *S. niagarae* на основе световой и электронной микроскопии освещены в серии работ Э. Териот, Е. Стормер (1981, 1984 *a, b*, 1986), Э. Териот (1987), Э. Териот с соавторами (Theriot et al., 1988), а также других зарубежных исследователей (Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, Meyer, 1994; Håkansson, 2002).

Цель настоящего исследования – изучить морфологию створки *Stephanodiscus niagarae* по современным материалам, провести сравнительный морфологический анализ с другими популяциями этого вида и уточнить его распространение и экологические особенности в водоемах России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для наших исследований послужили пробы фитопланктона из озера Саранное, собранные батометром в летний период в слое 0 – 10 м в 1997 и 1999 – 2001 гг. Лагунно-лиманное озеро Саранное на острове Беринга с площадью зеркала 31.1 км² (рис. 1) является лососевым нерестово-нагульным водоемом (Куренков, 1970). Его средняя глубина 15 м, максимальная – 30 м. Период открытой воды длится шесть месяцев с июня до начала декабря.



Рис. 1. Карто-схема расположения озера Саранное

Для определения таксономической принадлежности стефаноидискуса и сопутствующих диатомовых пробы очищали методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Для светового микроскопирования (СМ) очищенный материал помещали в среду Эляшева (Диатомовые..., 1974). Этот же материал использовали для электронно-микроскопического исследования в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ, JSM-25S). Биогенные элементы в воде озера (PO_4 , NH_4 , NO_2 , NO_3 , Fe^{3+} , Si) определены инженером лаборатории мониторинга В.Д. Свириденко

общепринятыми методами (Алекин и др., 1973). Численность «живых» водорослей определяли в 50 мл пробы (ежемесячные сборы батометром в слоях 0 и 10 м в июне – сентябре 2001 г.), осажденной на мембранном фильтре «Millipore» с диаметром пор 0.8 мкм, после окрашивания осадка карболовым раствором эритрозина в СМ (Сорокин, Павельева, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованной популяции диаметр створки соответствовал диагнозу (табл. 1, 2; рис. 2), коэффициент вариации составлял 26.6%. Судя по другим исследованным популяциям, диапазон изменчивости диаметра створки из оз. Саранное был значительно больше, а по среднему значению этого признака последняя близка к популяции из оз. Эри (см. табл. 1). Минимальное значение диаметра створки по диагнозу составляет 15 мкм (Определитель..., 1951). Возможно, в данном случае имеет место путаница в определении со сходным по морфологии *Stephanodiscus astraea* (Ehrenberg) Grunow, 1882, что отмечали и другие исследователи (Theriot, Stoermer, 1981). В диатомитах оз. Кунашир (Курильские острова) диаметр створки *S. niagarae* по данным световой микроскопии варьировал в диапазоне 21 – 57 мкм (Черепанова, Гребенникова, 2001), который почти совпадает с тем, что приводится в «Определителе» (1951), и, вероятно, для более точной идентификации этой формы нужны электронно-микроскопические исследования (СЭМ).

Таблица 1

Морфологические особенности популяций *Stephanodiscus niagarae*

Признаки	Theriot, Stoermer, 1981						Theriot et al., 1988	Håkansson, Kling, 1989		Саранное, n = 36
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Диаметр створки, мкм	73–100* 86	60–75* 68	42–70* 60	51–60* 55	36–50* 43	43–52* 46	16–46 30.64	30–64	25–45	31.1–88.2 54.1
Высота загиба створки, мкм							1.2–2.9 1.99	4.0–4.5	4.3–5.6	3.3–8.5 5.0
Число штрихов в 10 мкм	4.7*	4.6*	4.3*	4.3*	5.2*	6.3*				3–6 4.2
Рядность штрихов	2.4**	2.3**	2.8**	2.7**	2.9**	2.4**				2–3, иногда 4
Число ареол в 10 мкм	10**	11.3**	12.5**	11.3**	14.1**	15.4**	10–20 16.46			11–14 12.4
Число центральных выростов	2–9						1–10 4.67			0
Число опор у центральных выростов	2						2–3	2, иногда 3		
Число опор у краевых выростов	3						3			3
Число двугубых выростов	3–7						2–5 2.96	1– несколько		2–8 4.9

Примечание. * – согласно измерений (Theriot, Stoermer, 1981, fig. 24; размах и среднее арифметическое значение), ** – согласно измерений (Theriot, Stoermer, 1981, figs. 22, 23; среднее арифметическое значение). 1 – оз. Западное Окобое, 2 – Ниагарский водопад, 3 – оз. Эри (отложения с глубины 6 см), 4 – оз. Эри (отложения с глубины 20 см), 5 – оз. Мичиган, 6 – оз. Гурон, 7 – отложения (Китай), 8 – Красная река (Канада), 9 – оз. Южное Индейское (Канада).

Таблица 2

Морфологические признаки *Stephanodiscus niagarae*

Признаки	1	2	3	4	5	6	7	8
Диаметр створки, мкм	30–135	15–55	35–100	21.3–70.7	30–64	25–135	25–90 (135)	26–90
Высота загиба створки, мкм				1.3–4.6*	4.0–5.6			3–5
Число штрихов в 10 мкм	5–6	10	4.2–6.3		6–7**	5–7	5–7	5–7
Рядность штрихов		2–3	2 или больше	2	2–3	2–3	2–3	2, редко 3
Число ареол в 10 мкм	12–14		10–15.5	11.5–20*	14–16**			12–30
Число выростов с опорами на створке			2–9	0–14	4–9**	несколько	несколько	1 – несколько
Число опор у краевых выростов			3		3	3	3	3
Число двугубых выростов на створке				1–13	1–несколько	1 – несколько	1 – несколько	до 7

Примечание. 1 – Huber-Pestalozzi; 1942. 2 – Определитель..., 1951; 3 – Theriot, Stoermer, 1981; 4 – Theriot, Stoermer, 1984 a; 5 – Håkansson, Kling, 1989; 6 – Håkansson, Meyer, 1994; 7 – Håkansson, 2002; 8 – Козыренко и др., 1992. * – средние значения признака, ** – подсчитано по микрофотографиям.

В настоящее время в России большинство крупноразмерных форм, исследованных с помощью СЭМ, которые имеют такой же общий абрис, как и *S. niagarae*, относят к *Stephanodiscus neoastreae* Håkansson et Hickel, 1986 (Генкал, 2005). Близкий к вышеуказанному диапазон изменчивости диаметра створки приводится для *S. niagarae* из отложений Китая (см. табл. 1). Вместе с тем приведенные авторами микрофотографии (СЭМ) свидетельствуют о гетеротопном расположении центральных выростов (Theriot et al., 1988; fig. 6, 7), что нехарактерно для *S. niagarae*, и, возможно, форма из отложений Китая относится к другому таксону (? *S. neoastreae*).

Высота загиба створки и среднее значение этого признака в исследованной популяции больше, чем приводится в литературе (см. табл. 1, 2) за счет больших максимальных значений. При этом с увеличением диаметра створки увеличивается и высота загиба створки, и большие значения этого признака характерны для створок предельного диаметра (рис. 3, з), что согласуется с литературными данными для *S. niagarae* и *Stephanodiscus rotula* (Kützing) Hendey, 1964 (Theriot, Stoermer, 1984 b).

Диапазон изменчивости числа штрихов на створке в 10 мкм в популяции из озера Саранное также больше, чем известно из литературных источников (см. табл. 1, 2), за счет меньших минимальных значений данного признака. При этом не отмечено какой-либо явной зависимости между диаметром створки и числом штрихов в 10 мкм (рис. 3, а) в отличие от более мелкоразмерных представителей этого рода, для которых выявлена определенная зависимость – с увеличением диаметра створки уменьшается число штрихов в 10 мкм (Генкал, 1984). Возможно,

отсутствие явных связей между диаметром створки и числом штрихов и ареол в 10 мкм связано с тем, что значения этих признаков у популяции из озера Саранное соответствуют значениям этих признаков в области выхода на плато (Генкал, 1984, рис. 5). Среднее значение числа штрихов в 10 мкм в исследованной выборке близко к значениям для выборок из озера Эри (см. табл. 1). В «Определителе» (1951) для этого признака приводится значение 10, что значительно отличается от других литературных данных (см. табл. 1, 2) и близко к таковому для *S. neoastraea* (Генкал, 2005).

Рядность штрихов в исследованной популяции также совпадает с литературными данными, хотя иногда на створках встречаются штрихи, которые заканчиваются четырьмя ареолами (см. табл. 1, 2; рис. 2, 1 – 3, 8; рис. 4, 7, 11).

Число ареол в 10 мкм штриха в популяции из озера Саранное соответствует приведенному в литературных источниках (см. табл. 1, 2). Здесь также не наблюдается явной связи между диаметром створки и числом ареол в 10 мкм (рис. 3, б), хотя для видов этого рода с меньшим диаметром створок выявлена общая зависимость – с увеличением диаметра створки число ареол в 10 мкм уменьшается (Генкал, 1984). Среднее значение этого признака также совпадает с таковым из оз. Эри и типового местонахождения (см. табл. 1). Т.Ф. Козыренко с соавторами (1992) приводят максимальное значение числа ареол в 10 мкм, значительно отличающееся от известных данных (см. табл. 1, 2), что, вероятно, требует уточнения.

В исследованной выборке на створке отсутствуют центральные выросты с опорами (см. рис. 2, 1 – 6), что совпадает с данными ряда исследователей (Theriot,

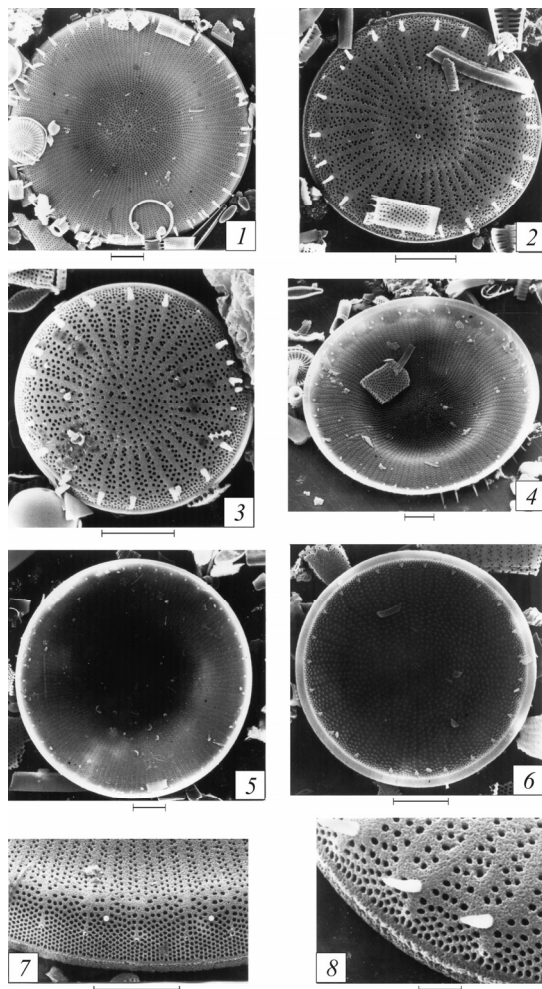


Рис. 2. *Stephanodiscus niagarae*: 1 – 3 – створка с наружной поверхности; 4 – 6 – створка с внутренней поверхности; 7, 8 – загиб створки, краевые выросты с опорами и шипы с наружной поверхности (СЭМ).

Масштаб, мкм: 1 – 6 – 10, 7 – 1, 8 – 2

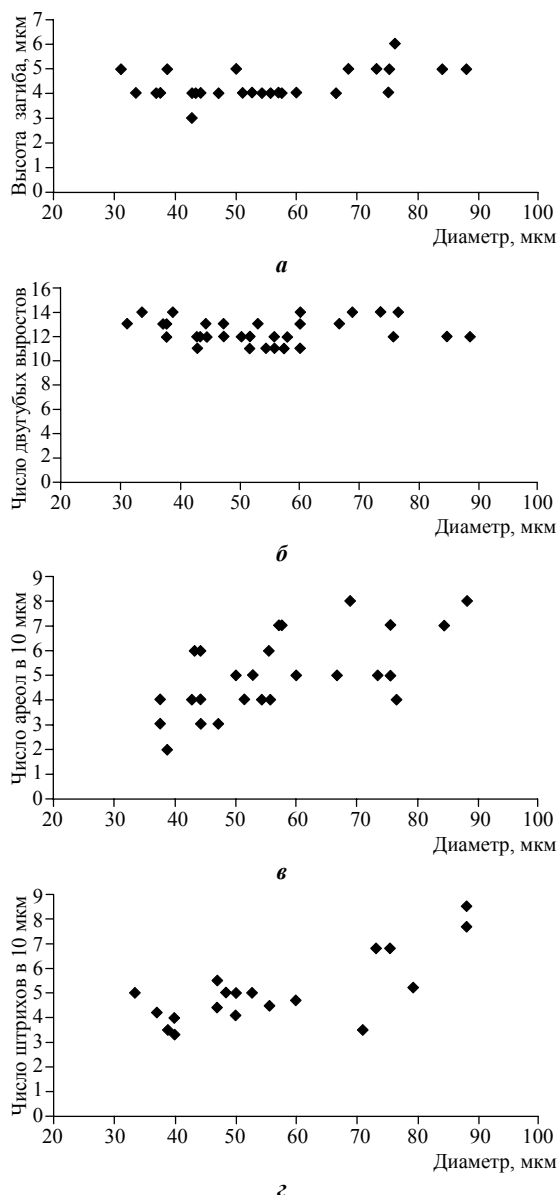


Рис. 3. Зависимость морфологических количественных признаков от диаметра створки: *а* – высота загиба створки в мкм, *б* – число двугубых выростов на створке, *в* – число ареол в 10 мкм, *г* – число штрихов в 10 мкм

Stoermer, 1984 *a*). Для некоторых представителей рода *Stephanodiscus* отсутствие центральных выростов или их присутствие служит хорошим диагностическим признаком (например, у *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, 1880; *Stephanodiscus minutulus* (Kützinger) Cleve et Möller, 1878). Вольф с соавторами (Wolf et al., 2002) показали, что для некоторых видов этого рода все не так однозначно и вполне вероятно, что отсутствие центральных выростов в популяции крупноразмерного стефанодиска из оз. Саранное может быть связано с морфотипической изменчивостью *S. niagarae*. Значительная вариабельность числа центральных выростов, включая и их отсутствие, имеет место и у других крупноразмерных видов *Stephanodiscus superiorensis* Theriot et Stoermer, 1984 (Theriot, Stoermer, 1984 *a*) и *S. neoastreae* (Генкал, 2005).

Расположение краевых выростов с опорами имеет важное значение для дифференциации сходных по морфологии *S. niagarae* и *S. neoastreae* (Генкал, 2005). Для первого характерно их расположение в средней части загиба створки. У второго они находятся ближе к лицевой части створки. В популяции из оз. Саранное краевые выросты также наблюдаются в средней части загиба створки (см. рис. 2, 7, 8; рис. 4, 1 – 3). С внутренней поверхности они окружены 3 опорами (см. рис. 4, 8 – 11), а с внешней – представляют собой

отверстие с утолщенным краем (см. рис. 2, 7, 8; рис. 4, 1, 2) либо короткую трубку (см. рис. 4, 3). Такие же особенности расположения и строения краевых выростов наблюдали и другие исследователи (Theriot, Stoermer, 1981, 1986; Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, Meyer, 1994; Håkansson, 2002).

Данные по числу двугубых выростов совпадают с литературными данными (см. табл. 1, 2). С увеличением диаметра створки их количество также изменяется в большую сторону (рис. 3, в). Аналогичная закономерность отмечена и для других представителей центрических диатомовых водорослей с варьирующим числом двугубых выростов (Kiss et al., 1996). С наружной поверхности они представляют собой конусообразную трубку (см. рис. 4, 2 – 7, 12), располагаются в одном ряду с шипами (см. рис. 4, 2, 3, 5) или несколько ниже (см. рис. 2, 7; рис. 4, 1, 4) и имеют меньшие размеры, чем шипы. С внутренней поверхности они состоят из небольшой трубки с уплощенным щелевидным расширением на конце с различной ориентацией щели (см. рис. 4, 9 – 12). Аналогичные ситуации в отношении расположения и строения двугубых выростов наблюдали и другие исследователи (Theriot, Stoermer, 1981, 1986; Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, 2002).

Исследованные морфологические количественные признаки в популяции из озера Саранное варьируют в разной степени. Если их расположить согласно убывающей таксономической ценности (на основе величины коэффициента вариации), то мы будем иметь следующую последовательность: число ареол в 10 мкм ($CV = 7.8\%$), число штрихов в 10 мкм (13.1%), диаметр створки (26.6%), высота загиба створки (28.0%), число двугубых выростов (31.3%). Такой порядок в отношении числа ареол и штрихов в

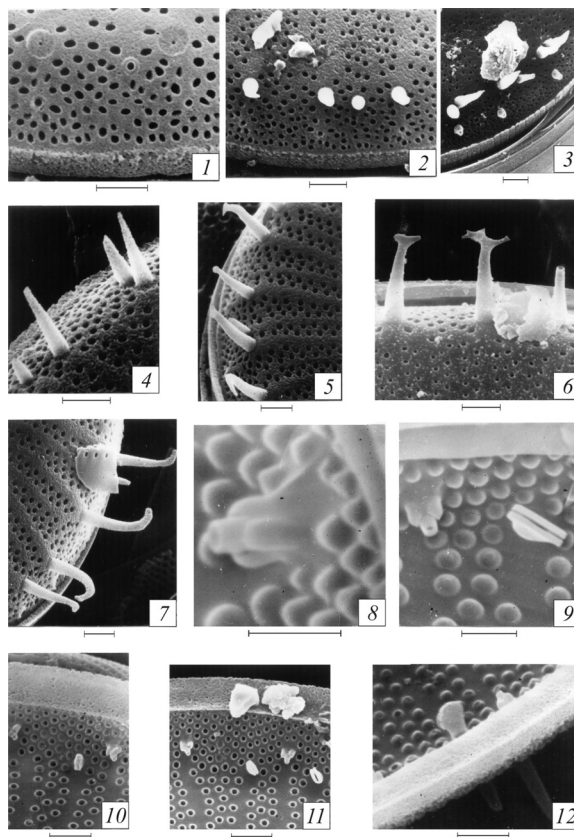


Рис. 4. *Stephanodiscus niagarae*: 1 – 3 – загиб створки, краевые выросты с опорами и шипы с наружной поверхности; 4 – 7 – вариации формы и расположения шипов; 8 – 12 – краевые и двугубые выросты на внутренней поверхности створки (СЭМ). Масштаб, мкм: 1 – 7, 10 – 12 – 2; 8, 9 – 1

10 мкм и диаметра створки наблюдается и у других представителей рода *Stephanodiscus* (Генкал, Кузьмин, 1979). Высокая вариабельность числа двугубых выростов на створке имеет место и среди других видов рода – *Stephanodiscus yellowstonensis* Theriot et Stoermer, 1984 (CV = 34.5%), *S. rotula* (23.8%) (Theriot et al., 1988). Изменчивость других признаков (диаметр створки, число штрихов и ареол в 10 мкм) по коэффициентам вариации совпадает с таковой для других крупно размерных видов этого рода – *Stephanodiscus agassizensis* Håkansson et Kling, 1989, *S. neoastreae*, *S. species* (Genkal, 1993).

На границе лицевой части створки с ее загибом расположены шипы (см. рис. 2, 1 – 3; рис. 4, 2 – 7), которые иногда отсутствуют, вероятно, вследствие предварительной обработки панцирей при подготовке препаратов, но места их «крепления» к створке хорошо видны (см. рис. 2, 7; рис. 4, 1). Впервые мы наблюдали близко находящиеся шипы, расположенные в общем кольце (см. рис. 2, 1; рис. 4, 3) или один под другим вертикально на загибе створки (рис. 4, 4). Шипы имеют форму заостренного конуса (см. рис. 2, 1 – 3, 4; рис. 4, 1 – 4) с притупленным или разветвленным (рис. 4, 5, 6), а иногда с загнутым (см. рис. 2, 5, 7) концом. Другие исследователи приводят только заостренную и притупленную форму шипов (Theriot, Stoermer, 1981, 1986; Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, Meyer, 1994; Håkansson, 2002).

Согласно литературным источникам, *S. niagarae* на территории России отмечен в озерах Ладожском, Онежском, Белом (северо-запад России) и эоплейстоценоголоценовых отложениях бывшего СССР (Определитель..., 1951; Давыдова, 1985; Козыренко и др., 1992; Озорнина, 1993; Черепанова, Гребенникова, 2001). Наши данные на основе электронно-микроскопических исследований (СЭМ) показали, что крупноразмерные формы из названных озер, хотя и имеют сходную с *S. niagarae* морфологию, но относятся к другим видам (Генкал, 1997, 2005; Генкал, Трифонова, 2001, 2003; неопубликованные данные С.И. Генкала по Онежскому озеру). Данные о находках *S. niagarae* в отложениях разного возраста требуют, по нашему мнению, исследования морфологии панциря с использованием современных методов и с учетом новых данных по элементам ультраструктуры створки, поскольку широкое распространение в водоемах России имеет другой сходный по морфологии вид – *S. neoastreae* (Генкал, 2005). Электронные иллюстрации (СЭМ) этого вида из позднего плиоцена (?) – раннего плейстоцена (Центральная Камчатская депрессия) (Козыренко и др., 1992, табл. 12, 2, 3) не позволяют точно идентифицировать изображенные на них формы, поскольку на них невозможно рассмотреть расположение краевых выростов.

S. niagarae предпочитает крупные озера (Определитель..., 1951; Козыренко и др., 1992; Черепанова, Гребенникова, 2001; Theriot, Stoermer, 1981), однако вид зафиксирован и в реках и озерах Канады (Håkansson, Kling, 1989), и мы его нашли в сравнительно небольшом оз. Саранное. Это свидетельствует о том, что *S. niagarae* может развиваться в водоемах разного типа.

В оз. Саранное в летний период (июнь – сентябрь) температура воды в слое 0 – 10 м колеблется от 4.0 до 13.0°C; атомное соотношение минеральных фосфора, азота, железа и кремния (P:N:Fe:Si) равно 7:6:10:900, прозрачность воды по диску

Секки – 2.2 – 3.2 м. Из атомного соотношения биогенных элементов в вегетационный период следует, что лимитирующим элементом в оз. Саранное является минеральный азот. Такие условия благоприятствуют массовому развитию комплекса цианобактерий из родов *Anabaena*, *Aphanothece*, *Microcystis*, а среди диатомовых в планктоне постоянно встречаются *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth, 1988, *Stephanodiscus* cf. *alpinus* Hustedt, 1942 и *Stephanodiscus* sp., морфологически сходный со *Stephanodiscus* sp. из оз. Курильское (Lepsкая, 2000), а также диатомовые из родов *Staurosira*, *Staurosirella*, *Asterionella*, *Nitzschia*. В период летнего «цветения» общая численность планктонных диатомовых на порядок ниже, чем цианобактерий (806 и 7269 клеток/мл соответственно). Численность *S. niagarae* в летний период невысока – 3 – 21 клетка/мл. По средней за вегетационный период биомассе фитопланктона – 51 мг/м³ в летний период – оз. Саранное следует отнести к олиготрофному типу (Китаев, 1986).

Н. Håkansson, Н. Kling (1989) нашли *Stephanodiscus niagarae* в р. Красная и оз. Круглое (Канада), которые имеют низкую прозрачность и высокое содержание биогенных элементов. При этом в качестве сопутствующих видов выступали *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen, 1979, *Cyclotella meneghiniana* Grunow, 1978, *Cyclotella bodanica* var. *affinis* (Grunow) Cleve-Euler, 1951, несколько видов рода *Anabaena* и некоторые другие виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день с уверенностью можно говорить о единственной находке *Stephanodiscus niagarae* в России – в оз. Саранное (о-в Беринга), остальные требуют уточнения с использованием современных методов электронной микроскопии.

В оз. Саранное отмечена большая изменчивость ряда морфологических признаков у *S. niagarae* по сравнению с другими исследованными популяциями. Вариабельность количественных признаков и их таксономическая ценность соответствуют таковым других представителей этого рода.

S. niagarae предпочитает крупные озера, но может вегетировать и в небольших водоемах такого же типа и реках при разных экологических условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48173).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 269 с.
- Балонов И.М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 87 – 90.
- Генкал С.И. О морфологической изменчивости основных элементов створки у видов рода *Stephanodiscus* (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 403 – 408.
- Генкал С.И. О новом для науки представителе рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Биол. внутр. вод. 1997. № 1. С. 32 – 35.
- Генкал С.И. Новые данные по морфологии, таксономии, экологии и распространению *Stephanodiscus agassizensis* (Bacillariophyta) // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей: Сб. тез. IX школы диатомологов России и

стран СНГ / Под ред. С.И. Генкала; Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, 2005. С. 9.

Генкал С.И., Кузьмин Г.В. Биометрический анализ основных структурных элементов створки у видов рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 9. С. 1237 – 1244.

Генкал С.И., Трифонова И.С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики // Биол. внутр. вод. 2001. № 3. С. 11 – 19.

Генкал С.И., Трифонова И.С. К изучению центрических водорослей (Centrophyceae, Bacillariophyta) Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13, № 3. С. 293 – 304.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 244 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1974. Т. 1. 403 с.

Китаев С.П. О соотношении некоторых трофических уровней и «шкалах трофности» озер разных природных зон // Тез. докл. V Съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Куйбышев: Волж. коммуна, 1986. Ч. 2. С. 254 – 255.

Козыренко Т.Ф., Хурсевич Г.К., Логинова Л.П., Генкал С.И., Шешукова-Порецкая В.С. *Stephanodiscus* Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука, 1992. Т II, вып. С. 7 – 20.

Куренков С.И. *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Саранное (Командорские острова) // Изв. Тихоокеанского ин-та рыбного хозяйства и океанографии. 1970. № 78. С. 49 – 60.

Озорнина С.П. Диатомовые водоросли и вопросы стратиграфии эоплейстоцена – позднего плейстоцена Центральной Камчатской депрессии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 21 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М.: Сов. наука, 1951. Вып. 4. 619 с.

Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. Ин-та биол. внутренних вод АН СССР. 1972. Вып. 23(26). С. 24 – 38.

Черепанова М.В., Гребенникова Т.А. Флора Bacillariophyta из озерных диатомитов острова Кунашир (Курильские острова) // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 2. С. 26 – 38.

Genkal S.I. Large-celled, undulate species of the genus *Stephanodiscus* Her. In USSR reservoirs: morphology, ecology and distribution // Diatom Research. 1993. Vol. 8, №1. P. 45 – 64.

Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclotellus* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae // Diatom Research. 2002. Vol. 17, №1. P. 1 – 139.

Håkansson H., Kling H. A light and electron microscope study of previously described and new *Stephanodiscus* species (Bacillariophyceae) from Central and Northern Canadian Lakes, with ecological notes on the species // Diatom Research. 1989. Vol. 4, №2. P. 269 – 288.

Håkansson H., Meyer B. A comparative study of species in the *Stephanodiscus niagarae*-complex and a description of *S. heterostylus* sp. nov. // Diatom Research. 1994. Vol. 9, №1. P. 65 – 85.

Kiss K.T., Rojo C., Cobelas M.A. Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) population in the Lake Las Madres (Spain) // Algological Studies. 1996. Vol. 82. P. 37 – 55.

Lepskaya E.V. Common *Stephanodiscus* Ehrenberg species in salmon lakes of Kamchatka // Proc. of 16th Intern. Diatom Symp. / University of Athens. Athens, 2000. P. 333 – 346.

Lepskaya E.V. *Stephanodiscus neoastreae* Håkansson et Hickel from the red salmon spawning-nursery lake Sarannoye (Bering Island, Commander Islands, North Pacific) // Abstr. 17th Intern. Diatom Symp. Ottawa, 2002. P. 76.

Theriot E. Principal component analysis and taxonomic interpretation of environmentally related variation in silicification in *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) // Br. Phycol. J. 1987. Vol. 22. P. 359 – 373.

Theriot E., Stoermer E. Some aspects of morphological variation in *Stephanodiscus niagarae* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. 1981. Vol. 17. P. 64 – 72.

Theriot E., Stoermer E. Principal component analysis of *Stephanodiscus*: observations on two new species from the *Stephanodiscus niagarae* complex // Bacillaria. 1984 a. Vol. 7. P. 37 – 58.

Theriot E., Stoermer E. Principal component analysis of variation in *Stephanodiscus rotula* and *S. niagarae* (Bacillariophyceae) // Systematic Botany. 1984 b. Vol. 9, №1. P. 53 – 59.

Theriot E., Stoermer E. Morphological and ecological evidence for two varieties of the diatom *Stephanodiscus niagarae* // Proc. of the Eighth Intern. Diatom Symp. / Ed. M. Richard. Koeltz, Koenigstein, 1986. P. 385 – 394.

Theriot E., Qi Yu-zao, Yang Jing-rong, Ling Ling-yang. Taxonomy of the diatom *Stephanodiscus niagarae* from a fossil deposit in jingyu county, Jilin Province, China // Diatom Research. 1988. Vol. 3, №1. P. 159 – 167.

Wolf M., Scheffler W., Nicklisch A. *Stephanodiscus neoastraea* and *Stephanodiscus heterostylus* (Bacillariophyta) are one and the same species // Diatom Research. 2002. Vol. 17, № 2. P. 445 – 451.