

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ «НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР МОРСКОЙ БИОЛОГИИ
ИМ. А.В. ЖИРМУНСКОГО» ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ШУЛЬГИНА МАРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
РОДА *THALASSIOSIRA* В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО,
ЯПОНСКОЕ МОРЕ**

1.5.16. Гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
Шевченко Ольга Геннадьевна

Владивосток – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ | 4 |
| ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА <i>THALASSIOSIRA</i> | 10 |
| 1.1 Морфологические и таксономические исследования | 10 |
| 1.2 Флористические исследования в Японском море | 13 |
| ГЛАВА 2. СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ РОДА <i>THALASSIOSIRA</i> | 17 |
| 2.1 Положение рода в современных системах классификации | 17 |
| 2.2 Внутриродовая классификация | 19 |
| 2.3 Основные морфологические признаки | 22 |
| ГЛАВА 3. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ..... | 28 |
| ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ..... | 33 |
| 4.1 Материал, методы сбора и количественной обработки фитопланктона | 33 |
| 4.2 Микроскопические исследования | 34 |
| 4.3 Лабораторное культивирование | 35 |
| 4.4 Гидрохимические исследования..... | 41 |
| 4.5 Основные понятия..... | 41 |
| 4.6 Методы статистического анализа..... | 43 |
| ГЛАВА 5. ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА И ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ В БУХТЕ ПАРИС | 44 |
| 5.1 Динамика гидрохимических параметров среды | 44 |
| 5.2. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы фитопланктона | 49 |
| ГЛАВА 6. РОЛЬ РОДА <i>THALASSIOSIRA</i> В ФИТОПЛАНКТОНЕ БУХТЫ ПАРИС..... | 61 |
| 6.1 Сезонная и межгодовая динамика количественных параметров видов рода <i>Thalassiosira</i> в б. Парис | 61 |
| 6.2 Комплексы видов рода в б. Парис | 74 |
| 6.3 Зависимость между видами рода <i>Thalassiosira</i> и гидрохимическими параметрами среды | 78 |

| | |
|---|-----|
| ГЛАВА 7. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ВИДОВ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА THALASSIOSIRACEAE В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЯ | 84 |
| 7.1 Таксономический состав некоторых родов семейства Thalassiosiraceae | 84 |
| 7.2 Диагнозы видов рода <i>Thalassiosira</i> , обнаруженных в заливе Петра Великого | 89 |
| 7.3 Изменчивость некоторых морфологических признаков | 112 |
| 7.4 Диагнозы видов родов <i>Shionodiscus</i> , <i>Conticribra</i> , <i>Bacterosira</i> , <i>Minidiscus</i> , обнаруженных в заливе Петра Великого | 117 |
| ГЛАВА 8. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ РОДА THALASSIOSIRA В ЯПОНСКОМ МОРЕ | 121 |
| 8.1 Экологическая структура | 121 |
| 8.2 Географический анализ | 123 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 126 |
| ВЫВОДЫ | 128 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | 129 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ | 156 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Род *Thalassiosira* Cleve – один из основных компонентов морского фитопланктона. Виды рода широко распространены во всех климатических зонах Мирового океана, вызывают «цветения» воды в умеренных и полярных широтах, в том числе вредоносные для гидробионтов (Hasle, Syvertsen, 1997; Fryxell, Hasle, 2004; Ianora et al., 2004). По оценкам различных исследователей род объединяет от 100 до 400 видов и внутривидовых таксонов, большинство из которых являются представителями морского планктона (Round et al., 1990; Alverson et al., 2006; Guiry, Guiry, 2022). По видовому разнообразию среди центрических диатомовых водорослей *Thalassiosira* находится на втором месте после рода *Chaetoceros*.

Составляя в определенные сезоны значительную долю планктона, виды рода обуславливают продуктивность экосистем, формируют структуру сообщества. Так, *Thalassiosira nordenskioeldii* вызывает зимние и ранневесенние «цветения» воды в прибрежной зоне северо-западной части Японского моря подо льдом и в открытой части акватории, достигая численности свыше миллиона клеток в литре (Пономарева, 1954; Зернова, 1980; Макарова, 1988; Шевченко и др., 2020б). С декабря по март доля вида может составлять 70–90% от общей численности фитопланктона. В летний и осенний периоды представители *Thalassiosira* также отмечены в числе доминирующих видов микроводорослей (Коновалова, 1987; Stonik et al., 2009; Shevchenko et al., 2019; Шевченко и др., 2020б).

Практическое значение рода возрастает в условиях интенсивного антропогенного воздействия и глобального изменения климата. Изучение биологического разнообразия и структурно-функциональной организации водной биоты – актуальное направление современных гидробиологических и экологических исследований (Воденеева и др., 2020).

Одной из особенностей рода *Thalassiosira* является наличие большого числа мелкоклеточных видов. В публикациях гидробиологической направленности отсутствует фокус на идентификацию видов диаметром менее 15 мкм из-за сложности и трудоемкости определения их видовой принадлежности. Трудности в идентификации неизбежно приводят к недооценке их роли в сообществе. В целом, в гидробиологических работах существуют проблемы достоверного определения клеток *Thalassiosira* из-за ограниченных возможностей световой микроскопии – традиционного метода в таких исследованиях. Для четкого определения основных диагностических признаков необходимо использование методов электронной микроскопии.

Сложности в идентификации *Thalassiosira* отмечаются уже на уровне порядка. Привлечение молекулярно-генетических исследований для изучения *Thalassiosirales* показало, что род *Thalassiosira* является парафилетическим (Kaczmarek et al., 2006). Так, на основании исследований, проведенных в последние десятилетия, состав семейства *Thalassiosiraceae* увеличился втрое. В 1988 г. семейство включало 9 родов, в настоящее время насчитывает 28 родов (Диатомовые водоросли СССР, 1988; Guiry, Guiry, 2022). Из состава рода *Thalassiosira* выделены *Roundia* Makarova и *Takanoa* Makarova (Makarova, 1994), *Shionodiscus* Alverson, Kang et Theriot (Alverson et al., 2006), *Conticribra* Stachura-Suchoples et Williams (Stachura-Suchoples, Williams, 2009) и другие. Некоторые виды *Thalassiosira* перенесены в другие рода, так *T. constricta* отнесен к роду *Bacterosira* Gran (Park et al., 2016a), *T. proschkinae* и *T. spinulata* к роду *Minidiscus* Takano (Park et al., 2017).

Комплексные исследования отдельных видов *Bacillariophyta*, включающие изучение морфологии, сезонную и многолетнюю динамику количественных характеристик, определение роли вида в сообществе, особенностей экологии, уточнения распределения вида в Мировом океане актуальны в том числе и для биотехнологии, направленной на использование местных видов для решения прикладных задач.

Результатом данной работы является комплексное изучение рода *Thalassiosira* в зал. Петра Великого, Японское море, с привлечением современных методов исследования, выявление таксономического состава, определение роли рода в планктоне района исследования.

Степень разработанности темы. Сведения о видах рода *Thalassiosira* в северо-западной части Японского моря крайне ограничены; в нескольких работах представлены морфологические описания, иллюстрированные микрофотографиями (Коновалова, 1987; Макарова, 1988; Шевченко и др., 2003). Информация о видах рода приведена в публикациях, посвященных исследованию видового состава фитопланктона в целом (Коновалова и др., 1989; Коновалова, Орлова, 1991; Орлова и др., 2009; Shevchenko et al., 2018). В отечественной литературе существует единственный труд, посвященный роду в морях России (Макарова, 1988). С тех пор сведения о видах рода *Thalassiosira* в мировой научной литературе значительно приумножились, насчитывается более чем 200 видов, тогда как в Японском море по литературным данным известно около 20 видов. В юго-восточной части Японского моря детально изучен видовой состав рода *Thalassiosira*, составлены диагнозы, опубликованы микрофотографии каждого вида (Park et al., 2009; Park et al., 2016b).

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы – исследовать, оценить и показать роль рода *Thalassiosira* в заливе Петра Великого, Японское море. Для ее осуществления были поставлены следующие задачи:

1. Изучить сезонную и межгодовую динамику численности и биомассы микроводорослей и основных гидрохимических параметров на мониторинговой станции в б. Парис в 2016–2019 гг.
2. Изучить сезонную, межгодовую и многолетнюю динамику видов рода *Thalassiosira*, в том числе доминирующих видов.
3. Провести инвентаризацию видов рода *Thalassiosira* в Японском море на основании оригинальных исследований и данных литературы.

4. Определить эколого-географическую характеристику представителей рода *Thalassiosira* в районе исследования.

Научная новизна. На основе оригинальных исследований и данных литературы впервые составлен аннотированный список видов *Thalassiosira*, включающий сведения о 41 виде и внутривидовом таксоне в Японском море, из них 11 видов являются новыми для морей России, 5 – новыми для Японского моря. Для 23 видов составлены диагнозы с учетом данных, полученных с помощью электронной микроскопии. Показано, что *Thalassiosira aestivalis*, *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. lundiana*, *T. tenera*, *T. pseudonana* являются доминирующими видами фитопланктона в районе исследования. Впервые в зал. Петра Великого изучена сезонная и межгодовая динамика видов рода *Thalassiosira*, описана роль рода в сообществе.

Теоретическая и практическая значимость. 1. Установлен видовой состав обширного рода, играющего важную роль в фитопланктоне прибрежных вод северо-западной части Японского моря. 2. Исследована сезонная и межгодовая динамика видового состава и количественных характеристик рода *Thalassiosira*. 3. Показана незаменимость применения методов электронной микроскопии при изучении структуры диатомовых водорослей, в том числе для идентификации видов рода в пробах при обработке гидробиологических сборов. 4. Расширен таксономический список видов, полученные сведения дополняют знания о фитопланктоне в районе исследования.

Методология и методы диссертационного исследования. Методы исследования описаны в главе 4. Пробы фитопланктона отбирали и обрабатывали по стандартной гидробиологической методике. Для идентификации и исследования морфологии применяли методы световой и электронной микроскопии. Полученные данные анализировали с помощью стандартных математических методов.

Положения, выносимые на защиту. 1. Виды рода *Thalassiosira* являются постоянным компонентом планктона, доминируя в разные сезоны.

2. Виды *T. allenii* var. *allenii*, *T. allenii* var. *striata*, *T. hispida*, *T. levanderi*, *T. lundiana*, *T. minicosmica*, *T. ordinaria*, *T. conferta*, *T. minima*, *T. oceanica*, *T. tealata* – новые для морей России. Виды *T. allenii* var. *striata*, *T. favosa*, *T. hispida*, *T. levanderi* и *T. conferta* – впервые отмечены в Японском море.

3. Изучение видов *Thalassiosira* в прибрежных водах зал. Петра Великого Японского моря расширило сведения по морфологии, экологии и распределению рода в Мировом океане.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечена репрезентативностью материала, положенного в основу работы; применением современных апробированных методик; использованием методов математической статистики для количественной оценки полученных результатов.

Личный вклад автора. Сбор и обработка проб материала, определение видовой принадлежности фитопланктона с применением методов электронной микроскопии; выделение альгологически чистых культур, поддержание клонов *Thalassiosira* в культуре; графическое представление данных, анализ и обобщение полученных материалов и сопоставление их с данными, представленными в литературе.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на российских и международных конференциях: Всероссийская научная конференция молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана» (Севастополь, 2019), Международная конференция «PICES-2019 Annual Meeting: Connecting Science and Communities in a Changing North Pacific» (Виктория, Канада, 2019), Всероссийская научная конференция молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана» (Москва, 2021), Международная конференция «26 International Diatom Symposium» (Ямагата, Япония, 2021), Всероссийская конференция «Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов» (памяти академика Олега Григорьевича Кусакина) (Владивосток, 2022).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из них 5 статей в рецензируемых журналах.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 192 страницах и включает введение, 8 глав с 29 рисунками и 9 таблицами, заключение, основные выводы и приложения. Список литературы состоит из 276 названий, из которых 185 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность своему научному руководителю к.б.н. Ольге Геннадьевне Шевченко за всестороннее содействие, опытное руководство и поддержку на протяжении всех лет работы. Благодарю коллегу и верного друга к.б.н. Пономареву Анну Андреевну за ценную помощь и абсолютное взаимопонимание. Искренне признательна коллективу Лаборатории морской микробиоты ННЦМБ ДВО РАН и ее руководителю к.б.н. Татьяне Юрьевне Орловой, а также заведующему лабораторией геохимии ТИГ ДВО РАН д.б.н. Владимиру Марковичу Шулькину за консультирование и сотрудничество. Особую благодарность выражаю сотрудникам отдела электронной микроскопии ННЦМБ ДВО РАН Денису Владимировичу Фомину и Кириллу Александровичу Шеферу за помощь в освоении методов электронной микроскопии. Отдельно хочу выразить признательность отделу Центральной научной библиотеки в ННЦМБ ДВО РАН и его руководителю Ермоленко Виктории Владимировне за помощь в поиске литературы. Исследования были выполнены на площадке ЦКП «Приморский океанариум».

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА *THALASSIOSIRA*

1.1 Морфологические и таксономические исследования

Род *Thalassiosira* Cleve описан в 1873 году при изучении «цветения» воды в прол. Дейвиса (Cleve, 1873) с определением вида *T. nordenskiöldii*. Род был выделен по типу соединения клеток в гибкие цепочки посредством слизистого тяжа. Это один из наиболее обширных и сложных в идентификации родов планктонных диатомовых водорослей. Возникновение таксона относят к эоцену, для этого периода известны самые древние находки трех видов рода (De Toni, 1891–1894; Hanna, 1927; Cleve-Euler, 1951, 1953). Формирование рода происходит в позднем миоцене, обнаружено около 30 ископаемых видов этой геологической эпохи. В современной флоре по оценкам различных исследователей известно от 100 до 400 видов *Thalassiosira*, подавляющее число из которых – морские (Round et al., 1990; Catalogue of Diatom Names, 2009; Guiry, Guiry, 2022).

В истории изучения рода *Thalassiosira* выдающийся отечественный диатомолог И.В. Макарова выделила три этапа (Макарова, 1988). Первый период базовый, особенностью которого являются формирование рода, описание новых видов, накопление сведений о диагностических признаках. Второй вид рода – *T. gravida* был описан спустя два десятилетия после первого, тоже из Северной Атлантики (Cleve, 1896). Следующий вид описан из антарктических вод – *T. antarctica* (Comber, 1896). В 1900 г. род пополнился еще двумя видами – *T. condensata* и *T. monile* (Cleve, 1900a, b). Последний описан как вид, клетки которого размещены в студенистой массе, что также является морфологическим признаком рода *Thalassiosira* (Cleve, 1900a, b). На рубеже XIX–XX веков ряд видов, ранее описанные как представители рода *Coscinodiscus* (Cleve, Grunow, 1880; Grunow, 1884), были переведены в род *Thalassiosira* (Gran, 1897; Ostensfeld, 1900, 1903; Jørgensen, 1905). Так же состав рода увеличивался за счет описания новых видов (Ostensfeld, 1908; Meunier,

1910; Peragallo, 1921; Husted, 1926; Gran, Angst, 1931; Порецкий, Анисимова, 1933; Киселев, 1935; Gaarder, 1938). Всего первый этап охватывает около 70 лет с момента описания рода, на протяжении которых было описано около 25 видов.

Второй этап, берущий начало с 40-х годов, характеризовался как накопительный и продолжался около 25 лет. Сформировано представление о структуре панциря, морфологии, распределении в современных морях и отложениях различного геологического возраста, биогеографии видов рода. Обобщающим трудом стал каталог С. Ван Ландингхема (VanLandingham, 1968), согласно которому род пополнился ещё более чем 30 видами. На этом этапе впервые исследована морфология панциря *Thalassiosira* в электронном микроскопе (Kolbe, 1948). Опубликованы микрофотографии с электронного микроскопа для четырех видов (Helmcke, Krieger, 1953; Okuno, Kurosava, 1957; Paasche, 1961; Hasle, 1962; Takano, 1963, 1964). Большой вклад в изучение *Thalassiosira* внесли советские диатомологи, которыми были описаны новые для науки виды (Прошкина-Лавренко, 1956, 1959, 1960а, 1961а, б; Макарова, 1957, 1959, 1962) и обобщены сведения о составе, распределении, экологии видов рода *Thalassiosira* (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Информация по составу рода в водах России была обобщена в монографии Диатомовый анализ (Диатомовый анализ, 1949).

Третий этап, начавшийся в 1965 г., ознаменовался широким применением методов электронной микроскопии для видовой идентификации. Была предложена современная схема описания вида, включающая структуры двугубого и краевых выростов с опорами с наружной и внутренней стороны створки, морфологию ареол и поясковых ободков. Установлены разграничения между трудно различимыми родами *Coscinodiscus* и *Thalassiosira* (Fryxell, 1977; Fryxell, Hasle, 1977; Hasle, 1987b; Hasle, Syvertsen, 1982; Макарова, 1983), переведены в *Thalassiosira* ряд видов из родов *Cyclotella* (Hasle, Heimdal, 1970), *Coscosira* (Hasle, 1972c; Fryxell, Hasle, 1983). Описаны новые рода, в состав которых вошли некоторые виды

Thalassiosira: *Takanoa* Makarova (Makarova, 1994), *Roundia* Makarova (Makarova, 1994), *Shionodiscus* Alverson, Kang et Theriot (Alverson et al., 2006), *Spicaticribr*a Johansen, Kociolek et Lowe (Johansen et al., 2008), *Conticribr*a Stachura-Suchoples et Williams (Stachura-Suchoples, Williams, 2009), *Livingstonia* Prasad et Nienow (Prasad, Nienow, 2011). Описание морфологии видов *Thalassiosira*, в том числе новых для науки, проводится с использованием микрофотографий (Hasle, Heimdal, 1970; Fryxell, Hasle, 1972, 1977, 1979; Hasle, 1972, 1973a, b, 1978a, b; Somers, 1972; Fryxell, 1975). Появились исследования, посвященные детальному изучению представителей *Thalassiosira* из разных акваторий (Hallegraeff, 1984; Herzig, Fryxell, 1986; Mahood et al., 1986; Takano, 1990; Harris et al., 1995; Muylaert, Sabbe, 1996; Sar et al., 2002). Неоценимый вклад в исследование рода внесла И.В. Макарова, обобщившая в своей монографии сведения о почти 140 таксонах рода (Макарова, 1988). В рукописи представлены диагностические описания видов по данным электронной микроскопии, дано распределение видов в морях России и Мировом океане, составлены ключи для определения видов и секций, предложена система рода и принципы его систематики.

Мы выделяем еще один – четвертый период в истории изучения рода, который характеризуется обязательным применением электронной микроскопии и привлечением молекулярно-генетических методов для видовой идентификации *Thalassiosira*. Этот период берет начало с 2000-х годов и наблюдается в систематике в целом, когда можно говорить о молекулярной революции, произошедшей на рубеже столетий. Определен первый полный геном диатомовых водорослей для *T. pseudonana* (Armbrust et al., 2004). К настоящему времени известны геномы для шести видов диатомей, среди них *T. oceanica* (Lommer et al., 2012). Выпущен ряд публикаций, посвященных эволюции и филогенетическому анализу диатомовых, в том числе и *Thalassiosira* (Medlin et al., 1996b; Medlin, Kaczmarek, 2004; Sims et al., 2006; Alverson et al., 2007; Medlin, 2016). Привлечение молекулярно-генетических исследований для изучения порядка *Thalassiosirales* показало,

что род *Thalassiosira* является парафилетическим (Kaczmarska et al., 2005). С привлечением данных молекулярно-генетического анализа ряд видов *Thalassiosira* перенесен в другие роды, так *T. constricta* отнесен к роду *Bacterosira* Gran (Park et al., 2016a), *T. proschkinae* Makarova и *T. spinulata* Takano к роду *Minidiscus* Takano (Park et al., 2017). Молекулярно-генетические методы получили широкое применение в исследованиях, посвященных морфологии отдельных видов *Thalassiosira* и видовому разнообразию рода в отдельных районах Мирового океана (Hoppenrath et al., 2007; Park, Lee, 2015; Li et al., 2012, 2013; Shevchenko et al., 2022).

1.2 Флористические исследования в Японском море

Начало исследований микроводорослей в Японском море относится к началу XX века. Первые сведения о видах *Thalassiosira* – видовой состав и распределение в составе всего фитопланктона – представлены из прибрежных вод Японии, у побережья о-вов Хокайдо и Хонсю (Akatsuka, 1914; Kokubo, 1926; Skvortzow, 1932).

С 20-х годов XX века берут начало исследования в российских водах Японского моря. Крупнейший отечественный планктонолог И.А. Киселев изучил видовой состав фитопланктона в б. Патрокл по материалам, собранным в 1925–1927, 1929 гг. (Киселев, 1934). В результате исследования выявлены сезонные изменения микроводорослей в связи с годовыми гидрологическими изменениям. Автор приводит сведения только о двух видах *Thalassiosira*: для зимнего планктона характерно развитие *T. gravida* и *T. nordenskioldii*, в весенний период отмечено увеличение доли *T. nordenskioldii* в сообществе. Продолжением исследований являются многолетние 1931–1935 гг. мониторинговые наблюдения, выполненные в прибрежных водах о-ва Петрова и в б. Ольга (Гайл, 1936). В результате изучения батометрических сборов фитопланктона отмечены два вида рода: *T. nordenskioldii* и *T. decipiens*. Наиболее часто в планктоне встречался *T. nordenskioldii* в марте–

мае, октябре–ноябре. Обобщающие сведения того периода о планктоне Японского моря представлены в труде Г.И. Гайла (Гайл, 1950). В публикации собраны сведения о 9 видах *Thalassiosira*, краткое морфологическое описание дополнено экологической характеристикой, распределением в Тихом океане и сведениями о численности некоторых видов.

Исследования открытых вод Японского моря были начаты в 50-х годах XX века. В работе И.М. Мещеряковой представлены данные только о *T. nordenskioldii*, вызывающем массовое развитие в прибрежных водах о-ва Сахалин с ссылкой на исследования Г.И. Гайла (Мещерякова, 1960). Опубликованные результаты многолетних исследований (1949–1955 гг.) Татарского пролива содержат сведения о шести видах рода (Гайл, 1963). Обсуждается сезонная динамика *T. gravida*, *T. decipiens*, *T. hyalina*. Массовое развитие этих аркто-бореальных видов характерно для наступления биологической весны в прибрежных водах о-ва Сахалин, начиная с февраля. В отдельном разделе статьи *T. nordenskioldii* рассмотрен как индикатор подхода нерестовой сельди – проведен анализ сезонной динамики, определен температурный оптимум вегетации ($-1,8-3^{\circ}\text{C}$), выдвинуто предположение, что массовое развитие вида является сигналом о сроке подхода сельди к нерестилищам.

Большой вклад в изучение фитопланктона прибрежных вод Японского моря, в частности зал. Петра Великого, внесла основоположница дальневосточной школы фитопланктонологии Г.В. Коновалова. В ранних публикациях, посвященных сезонной динамике и видовому составу микропланктона Амурского залива, она приводит сведения о двух видах: *T. nordenskioldii* и *T. decipiens*. *Thalassiosira nordenskioldii* указывается как вид, обуславливающий «цветение» фитопланктона в зимний период (Коновалова, 1972, 1974; Sorokin, Konovalova, 1973). Показано, что для сезонного распределения *T. nordenskioldii* в зал. Петра Великого характерно тяготение к зимне-весеннему сезону, что обусловлено низкой температурой и высокой соленостью воды, благоприятными для развития вида (Коновалова, 1987). В

гидробиологических публикациях, посвященных многолетним сезонным исследованиям, этот вид обязательно указывается как ведущий в зимне-весеннем сообществе для разных районов зал. Петра Великого (Коновалова, Тяпкин, 1982; Паутова, 1987; Коновалова, Орлова, 1988; Паутова, 1990; Паутова, Силкин, 2000; Бегун и др., 2003; Морозова, Орлова, 2005 и др.). В обобщающей работе О.Г. Шевченко с соавторами (Шевченко и др., 2020б) представлен анализ многолетней динамики вида, оценена роль *T. nordenskioeldii* в сообществе, показано, что низкий уровень биогенных элементов не служит лимитирующим фактором для численности вида ни в районе исследования, ни в морях умеренной зоны Мирового океана.

Большее число представителей *Thalassiosira* в зал. Петра Великого указано в публикациях флористического характера. Так, в теплый период в зал. Посъета отмечено восемь видов, в б. Витязь – пять (Коновалова, 1979; Орлова, 1984), в зал. Восток – шесть, в б. Мелководная – восемь (Коновалова, 1984; Коновалова, Орлова, 1991). В монографии Г.В. Коноваловой с соавторами обобщены флористические исследования микроводорослей зал. Петра Великого, в ней представлены морфологические описания, рисунки, микрофотографии со сканирующего электронного микроскопа, сведения о численности и распределении в северо-западной части Японского моря семи видов *Thalassiosira* (Коновалова и др., 1989). Аннотированный список микроводорослей Амурского залива содержит сведения о 13 таксонах *Thalassiosira* (Орлова и др., 2009). В публикации обобщены результаты исследований, проведенных в 1991–2006 гг., приведены данные о годовой динамике численности некоторых видов рода.

Существенным вкладом в изучение видового состава рода в Японском море стало введение в альгологическую практику методов электронной микроскопии. Из прибрежных вод Японии были описаны новые для науки виды *T. mala*, *T. binata*, *T. curviseriata*, *T. tealata*, *T. bingensis*, *T. kushirensis*, *T. rosulata* (Takano, 1976, 1978, 1980a, b, 1985). В морях России, в том числе в российских водах Японского моря, изучение рода с помощью сканирующего

и трансмиссионного электронных микроскопов были начаты И.В. Макаровой (Макарова, 1988). Это направление получило продолжение в диссертационном исследовании Т.Ю. Орловой: в работе приведены сведения о 22 видах рода, среди которых четыре новые для морей СССР; представлены подробные диагнозы на основе данных сканирующей микроскопии, иллюстрированные микрофотографиями (Орлова, 1990). В отдельном исследовании, посвященном морфологии *Thalassiosira* из дальневосточных морей России, приводятся сведения о 5 видах рода. Среди них *T. binata*, *T. guillardii* и *T. curviseriata* впервые отмечены в российских морских водах, *T. mala* и *T. proschkinae* var. *spinulata* – в Японском море. Для каждого вида дано морфологическое описание по данным электронной микроскопии, приведены сведения об экологии и распространении в дальневосточных морях и в Мировом океане (Шевченко и др., 2003). Следующая морфологическая работа (Shevchenko et al., 2022) посвящена идентификации *T. tenera* из северо-западной части Японского моря с применением методов световой и сканирующей электронной микроскопии, сравнительного молекулярно-генетического анализа последовательности 28S рДНК. Исследована морфологическая изменчивость *T. tenera* на основе полевого и культурального материала, приведен расширенный диагноз, представлены особенности развития вида в лабораторной культуре и вариативность морфологии панциря на разных стадиях развития. Впервые показано, что в планктоне северо-западной части Японского моря клетки вида присутствуют круглый год, доминируя в сообществе в ноябре-феврале.

К настоящему времени накоплены данные по морфологии *Thalassiosira* Японского моря (Макарова, 1988; Шевченко и др., 2003; Park et al., 2008, 2009, 2016; Shevchenko et al., 2022). Наиболее полные сведения о представителях рода опубликованы в работах И.В. Макаровой (12 таксонов – Макарова, 1988) и Дж.С. Пак с соавторами (22 – Park et al., 2016b). В данной работе приведены данные о 41 таксоне *Thalassiosira*, отмеченные в Японском море (Приложение А).

ГЛАВА 2. СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ РОДА *THALASSIOSIRA*

2.1 Положение рода в современных системах классификации

Первоначально род *Thalassiosira* был помещен в семейство *Coscinodiscaceae* Kützing, которое характеризовалось клетками в форме барабана или шаровидной формы, одиночными или объединенными в цепочку посредством слизистого тяжа или выростов створки, с круглой или эллиптической створкой (Cleve, 1873). Позже было описано семейство *Xanthiopyxidaceae* Petit к которому был отнесен род *Thalassiosira*. Характерные особенности этого семейства – круглые или эллиптические створки, сильно вздутые, с многочисленными шипами (Petit, 1889). В системе, предложенной Ф. Шюттом (Shütt, 1896), род *Thalassiosira* был отнесен к подсемейству *Skeletonemoidea* Shütt, включенного в семейство *Coscinodiscaceae*. К этому подсемейству относились виды, клетки которых объединялись в цепочки посредством студенистых тяжей или щетинок (Hustedt, 1927–1966; Cupp, 1943; Диатомовый анализ, 1949–1950).

В системе классификации А. Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951–1953), род *Thalassiosira* не являлся самостоятельным, а входил в ранге подрода в род *Coscinodiscus*. Ряд исследователей включал род *Thalassiosira* в семейство *Coscinodiscaceae*, не разделяя его на подсемейства (Hendey, 1937; Прошкина-Лавренко, 1963; Жузе, 1963; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968).

В таксономической системе, предложенной М. Лебур (Lebour, 1930), впервые было выделено самостоятельное семейство *Thalassiosiraceae* Lebour, которое включало 5 родов: *Thalassiosira*, *Coscinosira* Gran, *Lauderia* Cleve, *Schroederella* Pavillard, *Bacterosira* Gran. В семейство были объединены виды с низкоцилиндрическими клетками, объединенными в цепочки студенистыми тяжами, либо погруженными в студенистую массу, чаще с шипиками.

Подтверждает самостоятельность семейства *Thalassiosiraceae* и Г. Хасле (Hasle, 1973a), включая в него десять родов: *Thalassiosira*, *Bacterosira*, *Porosira* Jørgensen, *Lauderia*, *Detonula* Gran, *Skeletonema* Greville, *Planktoniella* Shütt, *Minidiscus* Hasle, *Cyclotella* Kützing, *Stephanodiscus* Ehrenberg. Объединение этих родов в одно семейство основано на сходстве структуры панцирей, установленном при изучении в электронном микроскопе (Hasle, 1972a, 1973a, 1973b), с типовым родом *Thalassiosira* в семействе (Hasle, 1973b; Fryxell, Hasle, 1973; Глезер, Макарова, 1986).

Применение методов электронной микроскопии для идентификации показало наличие достоверных отличий между семействами *Thalassiosiraceae* и *Coscinodiscaceae* (Hasle, 1973b; Ross, Sims, 1972). Семейства отличаются деталями строения ареол, включая положение велума. Для *Thalassiosiraceae* характерно то, что велум закрывает ареолы на внутренней стороне створки, у *Coscinodiscaceae* велум закрывает ареолы на внешней стороне створки. Существует различие в морфологии краевого кольца выростов – у *Thalassiosiraceae* это краевые выросты с опорами, у *Coscinodiscaceae* – двугубые выросты, у представителей этого семейства выросты с опорами отсутствуют.

Семейство *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle P. Симонсен помещает в подпорядок *Coscinodiscineae* (Simonsen, 1979). З.И. Глезер и И.В. Макарова предложили поднять семейство *Thalassiosiraceae* до уровня порядка *Thalassiosirales* Glezer et Makarova (Глезер, Макарова, 1986), в состав которого в настоящее время входят четыре семейства – *Thalassiosiraceae*, *Stephanodiscaceae* Glezer et Makarova, *Lauderiaceae* (Schütt) emend Medlin et Kaczmarska, *Skeletonemataceae* Lebour. Отличия семейств в первую очередь основаны на структуре и расположении ареол, а также структуре и расположению выростов с опорами.

Более поздние исследования подтвердили изолированное таксономическое положение порядка, основываясь на морфологических

особенностях строения панциря (Round et al., 1990) и на исследованиях рибосомальной РНК (Medlin et al., 1996a, b).

В нашей работе мы придерживаемся классификации, принятой отечественной школой диатомологии (Диатомовые водоросли СССР, 1988) и которая соответствует мировым системам (Guiry, Guiry, 2022). Род *Thalassiosira* входит в семейство Thalassiosiraceae, порядок Thalassiosirales.

В монографии И.В. Макаровой объединены сведения о роде *Thalassiosira* в морях России (Макарова, 1988), позже исследования, посвященные отдельно роду, не проводились. В рамках настоящей работы будут обновлены сведения из литературы для *Thalassiosira* и видов, отнесенных в другие роды в свете современных таксономических изменений. Информация о видах, переведенных в другие роды из состава рода *Thalassiosira*, также представлена в данной работе.

2.2 Внутривидовая классификация

На протяжении истории изучения рода *Thalassiosira* было разработано несколько систем внутривидовой классификации. В основу первой системы, предложенной Г.Р. Хасле, легло разделение рода на две не таксономические группы (Hasle, 1968; Hasle, Syvertsen, 1997). В группу А было отнесено большинство известных видов. Отличительными морфологическими признаками этой группы являлись наличие длинных трубок у краевых выростов с опорами на наружной стороне створки и наличие двугубого выроста в кольце краевых. В группу Б были определены виды, у которых длинные трубки краевых выростов с опорами располагались на внутренней стороне створки, а двугубый вырост находился на створке вне кольца краевых выростов. Позже, большинство видов группы Б было перенесено в новый самостоятельный род *Shionodiscus* (Alverson et al., 2006).

В 1971 г. И.В. Макаровой было предложено разделить род по характеру расположения ареол на поверхности створки (Макарова, 1971а). Были

выделены три постоянные секции: *Tangentales*, *Fasciculigera*, *Thalassiosira* и временная четвертая секция *Inconspicuae*, для видов, ареоляция створки которых не видима в световом микроскопе и требует уточнения. Внутри секций были выделены группировки, по таким признакам как число и расположение центральных и краевых выростов с опорами, положение двугубого выроста, экологические и географические особенности.

1. Секция *Tangentales* Makarova. Створки плоские или слегка выгнутые. Ареолы расположены в прямых или изогнутых тангенциально, или линейных рядах, иногда намечаются отдельные радиальные ряды. По краю створки одно кольцо краевых выростов с опорами, обычно трубки выростов на наружной стороне створки длиннее. В центре створки обычно один вырост с опорами, реже больше, либо много по всей поверхности створки. Двугубый вырост один или несколько, расположен на краю створки в кольце краевых выростов с опорами. В прикраевой зоне створки иногда расположены шипы или замкнутые выросты.

2. Секция *Fasciculigera* Makarova. Створки плоские, выпуклые или со складкой в центре створки. Ареолы в радиальных рядах, образующих отчетливые пучки, в которых ряды ареол параллельны среднему ряду. По краю створки одно кольцо выростов с опорами, реже их два, иногда расположены в шахматном порядке. В центре створки один вырост с опорами или их несколько, они имеют более длинную внутреннюю или наружную часть. Двугубый вырост обычно один, реже несколько, расположен на краю створки в кольце краевых выростов с опорами, иногда отступя от края или ближе к центру створки. Могут быть замкнутые выросты.

3. Секция *Thalassiosira* Makarova. Створки обычно плоские, редко выпуклые или волнистые. Ареолы в радиальных рядах, иногда с тенденцией к образованию неотчетливых пучков или с выраженными вторичными концентрическими рядами. По краю створки одно кольцо редко или часто расположенных выростов с опорами, иногда расположенными в шахматном порядке или по всей створке. В центре створки один вырост с опорами или

несколько, собранных в пучок или образующих кольцо близ центра створки. Трубки выростов с опорами обычно длиннее на наружной стороне створки. Двугубый вырост один, расположен на краю створки в кольце краевых выростов с опорами, или между центром и краем створки.

4. Секция *Inconspicuae* Makarova. Ареолы мелкие, неразличимы в световом микроскопе. По краю створки одно кольцо выростов с опорами. В центре створки один вырост с опорами. В секцию определены виды с неуточненной структурой створки, объединение условно.

Доказанная парафилетичность рода и наметившаяся тенденция по выделению из состава *Thalassiosira* новых родов показывают, что предложенные системы внутривидовой классификации нуждаются в уточнении. Выделение групп А и Б (Hasle, 1968) стало не актуальным, так как виды, отнесенные к группе Б, вошли в состав выделенного из *Thalassiosira* самостоятельного рода *Shionodiscus* (Alverson et al., 2006). Диагноз секций, предложенных И.В. Макаровой (Макарова, 1971а) также нуждается в корректировке. Так, согласно произошедшим таксономическим изменениям, виды, размещенные в разные секции на основании различия в расположении ареол на поверхности створки, которые имеют трубки выростов с опорами на внутренней стороне створки длиннее, чем на внешней, должны быть отнесены к роду *Shionodiscus* (Alverson et al., 2006). Чтобы исключить эти виды, в описаниях всех секций необходимо внести следующие изменения: наружная часть трубки выростов с опорами длиннее или равна внутренней.

В настоящей работе придерживаемся системы внутривидовой классификации, предложенной И.В. Макаровой (Макарова, 1988), морфологические описания видов представлены по секциям: *Tangentales*, *Fasciculigera*, *Thalassiosira* (Приложение А).

2.3 Основные морфологические признаки

В настоящее время, как и со времени зарождения и становления диатомологии, основным критерием для разграничения таксонов является форма и структура панциря клеток диатомовых водорослей. Долгое время единственным инструментом для исследования оставался световой микроскоп. С применением методов электронной микроскопии для видовой идентификации получены принципиально новые сведения о строении панциря с наружной и внутренней поверхности, тонком строении двугубого и выростов с опорами, поясковой зоне.

Морфологическими признаками служат: тип образования цепочки; форма и размеры панциря; ареоляция створки, количество ареол в 10 мкм; краевые выросты с опорами, их расположение, форма, количество в 10 мкм; форма и расположение двугубого выроста; морфология поясковых ободков.

Основные термины, используемые для обозначения морфологических элементов проиллюстрированы в Приложении Б.

Клетка (Приложение Б). Элементарная морфологически и физиологически дифференцированная единица. Клетки цилиндрической формы, состоят из двух створок (эпитека и гипотека), соединенных пояском. В проекции со стороны створки, всегда округлой формы. В проекции с пояска, клетки могут быть от овальной до восьмиугольной, чаще прямоугольной формы.

Размеры клетки определяют, используя две оси и две плоскости симметрии.

Внутри клетки расположены цитоплазма, ядро, хлоропласты и другие клеточные органеллы. Хлоропласты, в виде мелких пластин, зерен, чаще многочисленные, расположены пристенно, цвет золотисто-желтый. Мало различаются между видами, не являются таксономическим признаком.

Створка (Приложение Б). Всегда округлой формы. Наружная поверхность створки чаще плоская или выпуклая, или вогнутая в центральной

части, или волнистая тангентально. В проекции со створки, ее диаметр совпадает с параметрами клетки. Базальный кремнеземный слой створки перфорирован порами, открытыми с обеих концов – ареолами. На наружной поверхности располагается форамен ареолы, на внутренней противоположной стороне створки ареола затянута кривбрумом.

Структурно на створке выделяют лицевую поверхность и загиб. Характерными особенностями лицевой поверхности створки являются: расположение ареол; наличие, форма, расположение центрального выроста с опорами; размещение краевых выростов с опорами и двугубого выроста; наличие / отсутствие пор, шипов, гранул. Загиб створки занимает краевую часть, бывает низким или высоким. Структура загиба створки чаще иная, чем наружная поверхность створки.

В основу систематики рода положены расположение структурных элементов, их количество в 10 мкм, форма и величина выростов.

Цепочка (Приложение В). Клетки объединены в цепочку посредством тонкого (Приложение В, 1, 2) или толстого тяжа (Приложение В, 3) или нескольких тонких тяжей (Приложение В, 4), выходящими из центральных выростов с опорами. Тяжи состоят из хитина (McLachlan et al., 1965; Fryxell, Hasle, 1977). Либо одиночные клетки некоторых видов заключены в желатиновую слизь (Приложение В, 5, 6). При активном делении в культуре клетки плотно соединяются друг с другом выростами с опорами (Приложение В, 7).

Перфорация створки (Приложение Г).

Ареола – регулярно повторяющаяся перфорация базального кремнеземного слоя. Ареола размещены радиальными рядами (Приложение Г, 1), имеют тангенциальное (Приложение Г, 2) или прямое (Приложение Г, 3) расположение, собраны в пучки (Приложение Г, 4). Строение ареол локулярное, камера в толще базального слоя заметно сужается к наружной поверхности и заканчивается фораменом. Диаметр камеры больше диаметра форамена. Форамены ареол различных размеров и форм, чаще круглые,

шестиугольные, неправильной формы, круглые с зубчиками или тонкими пальцевидными выростами, иногда затянутые кремнеземной пленкой. На створках некоторых видов ареолы без поперечных перегородок, расположены в радиальных рядах, разделенных гиалиновыми ребрами (Приложение Г, 5).

Количество ареол в 10 мкм является постоянным признаком для вида и служит одним из основных таксономических признаков.

Крибрум – тонкий перфорированный слой кремнезема, закрывающий ареолу на внутренней стороне створки. Поры располагаются прямыми косопересекающимися неправильными или концентрическими рядами. Образуют плотную сомкнутую сеть или располагаются редко (Приложение Г, б).

Выросты с опорами (Приложение Д). Трубка, открытая с обоих концов и проходящая через стенку створки или состоящая из двух трубочек, вложенных одна в другую (Приложение Д, 1, 2). Наружная часть трубки значительно длиннее, чем внутренняя, или наружная и внутренняя части схожего размера. Ранее, виды, трубка выростов которых была значительно длиннее на внутренней части створки, чем на наружной, также относили к роду *Thalassiosira*. Позже, их перенесли в самостоятельный род *Shionodiscus* (Приложение Д, 3) (Alverson et al., 2006).

Строение выростов с опорами принципиально одинаковое. На внутренней стороне створки основание выроста окружено 2–4 сопутствующими порами (Приложение Д, 4–6). На наружной поверхности створки сопутствующие поры не наблюдаются.

Расположение и число выростов с опорами в 10 мкм являются основными таксономическими признаками.

Структурно выделяют центральные и краевые выросты с опорами.

Центральный вырост с опорами (Приложение Е). Число центральных выростов с опорами варьируемо. Располагается в центре или на некотором удалении от центра створки, либо отсутствует (Приложение Е, 1–3). Если более одного, то они могут образовывать правильное или неправильное

кольцо, пучок, ряды, располагаться беспорядочно, плотно примыкая друг к другу или на расстоянии (Приложение Е, 3–5). Дистальная часть наружной трубки с ровными краями, иногда не выходит за поверхность створки (Приложение Е, 6).

Краевые выросты с опорами (Приложение Ж). Расположены либо на границе с загибом, либо по всей створке (Приложение Ж, 1, 2). У большинства видов одно кольцо краевых выростов с опорами, иногда в шахматном порядке. Расположение краевых выростов с опорами на всей лицевой части створки в форме концентрических кругов, радиальных рядов, беспорядочное.

Наружная трубка в дистальной части чаще расширенной формы либо цилиндрическая. Завершаться наружная трубка может ровными краями, воронкой, бокаловидно, скошенным краем, шипообразными выростами (Приложение Ж, 3–6). В основании наружной трубки могут располагаться ребровидные подставки, отходящие от наружной поверхности створки.

У некоторых видов (*T. tenera*) в зависимости от стадии развития и содержания растворенных в воде веществ, поверхность створки с выростами с опорами может быть покрыта кремнеземовым слоем.

Расположение и число выростов с опорами в 10 мкм являются основными таксономическими признаками.

Двугубый вырост (Приложение И). Полая трубка, пронизывающая створку насквозь (Приложение И, 1). Отличается от краевых выростов с опорами строением, величиной, местоположением. Трубка двугубого выроста на наружной стороне створки длиннее, короче или равна величине трубок краевых выростов с опорами (Приложение И, 2–5). Форма наружной трубки чаще конусообразная или цилиндрическая. На внутренней части створки трубка заканчивается узкой прямой щелью, окруженной двумя кремнеземными утолщениями – «губами» (Приложение И, 6). Направление щели по радиусу створки или тангенциально, или редко под углом.

Располагается двугубый вырост чаще в одном кольце краевых выростов с опорами либо отступя к центру или к краю створки. У некоторых видов два и более двугубых выроста.

Расположение и форма двугубого выроста служат основными диагностическими признаками.

Дополнительные элементы створки (Приложение К).

Гранулы – маленькие округлые кремнеземные выступы на поверхности створки (Приложение К 1,2).

Замкнутые выросты – длинная полая трубка, закрытая у основания на наружной поверхности створки, открытая с противоположной стороны. Не проходят сквозь стенку створки. Могут быть направлены перпендикулярно к плоскости створки, соединяясь с такими же выростами соседней клетки могут формировать цепочку (Приложение К, 3).

Шипы – кремнеземные образования, выступающее из наружной поверхности створки, не проникающие внутрь стенки. Конической формы, обычно остроконечные, чаще располагаются на границе с загибом створки (Приложение К, 4).

Поясок (Приложение К).

Часть панциря, расположенная между створками одной клетки – эпитекой и гипотекой. Структура элементов пояска отлична от структуры створки. Поясок состоит из вальвовокопулы, копулы и соединительных ободков (Приложение К, 5,6). Вальвокопула – ближайший к створке узкий или чаще широкий ободок, который примыкает к загибу створки. Отличается от других элементов пояска сложной мелкоареолированной структурой, перемежающейся крупными перфорациями. За вальвокопулой следует копула – вставочный ободок с более простой структурой, чаще с одним рядом пор. Соединительные ободки – элементы пояска различной ширины, удаленные от створки. Форма ободков воротничковидная, не соединенные концы предыдущего ободка закрываются лигулой последующего.

Структура вальвокопулы и копулы являются надежным таксономическим признаком. Однако, этот признак не получил широкого распространения в морфологических работах; чаще всего исследователи составляют диагнозы на основании количества ареол, краевых выростов в 10 мкм, расположению выростов с опорами. По нашим наблюдениям, именно количество рядов и форма ареол на вальвокопуле и копуле являются самыми постоянными для видовой идентификации.

ГЛАВА 3. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Японское море располагается в северо-западной части Тихого океана между материком, Японскими островами и о-вом Сахалин. Зал. Петра Великого является самым большим заливом Японского моря у берегов России. Он находится в северо-западной части Японского моря, его граница проходит от устья р. Туманной на западе до м. Поворотный на востоке (Люция..., 1996). Площадь залива составляет около 9 тыс. км², а протяженность береговой линии свыше 1500 км. П-ов Муравьев-Амурский разделяет зал. Петра Великого на два больших внутренних залива – Уссурийский и Амурский (рис. 1). Также в состав зал. Петра Великого входят еще четыре больших залива – Стрелок, Восток и Находка в восточной части и зал. Посъета в западной части.

Границы Амурского залива определяются на западе материком, на востоке п-овом Муравьева-Амурского и островами Русский, Попова, Рейнеке и Рикорда. На юге Амурский залив простирается до о-ва Желтухина. Длина залива около 65 км, минимальная ширина составляет 9 км, максимальная 20 км.

Уссурийский залив занимает северо-восточную часть зал. Петра Великого. На западе ограничен п-овом Муравьева-Амурского и островами, на востоке – материком. На юг также простирается до о-ва Желтухина. Длина составляет около 67 км, ширина у входа 55 км, в средней части около 30 км.

Остров Русский отделен от п-ова Муравьева-Амурского прол. Босфор-Восточный. Он является крупнейшим из островов зал. Петра Великого: в длину около 18 км, в ширину до 13 км. Западный берег острова омывается водами Амурского залива, а восточный – Уссурийского. Юго-западный берег отделен от о-ва Попова прол. Старка. Береговая линия имеет сложное очертание, остров имеет большое количество бухт. Самая крупная – б. Новик, которая делит остров на две неравные части. Изучаемая нами мелководная б. Парис находится в северо-восточной части о-ва Русский и омывается водами

прол. Босфор-Восточный (рис. 1). Длина пролива составляет около 9 км, глубина доходит до 50 м, а ширина в самом узком месте меньше километра.

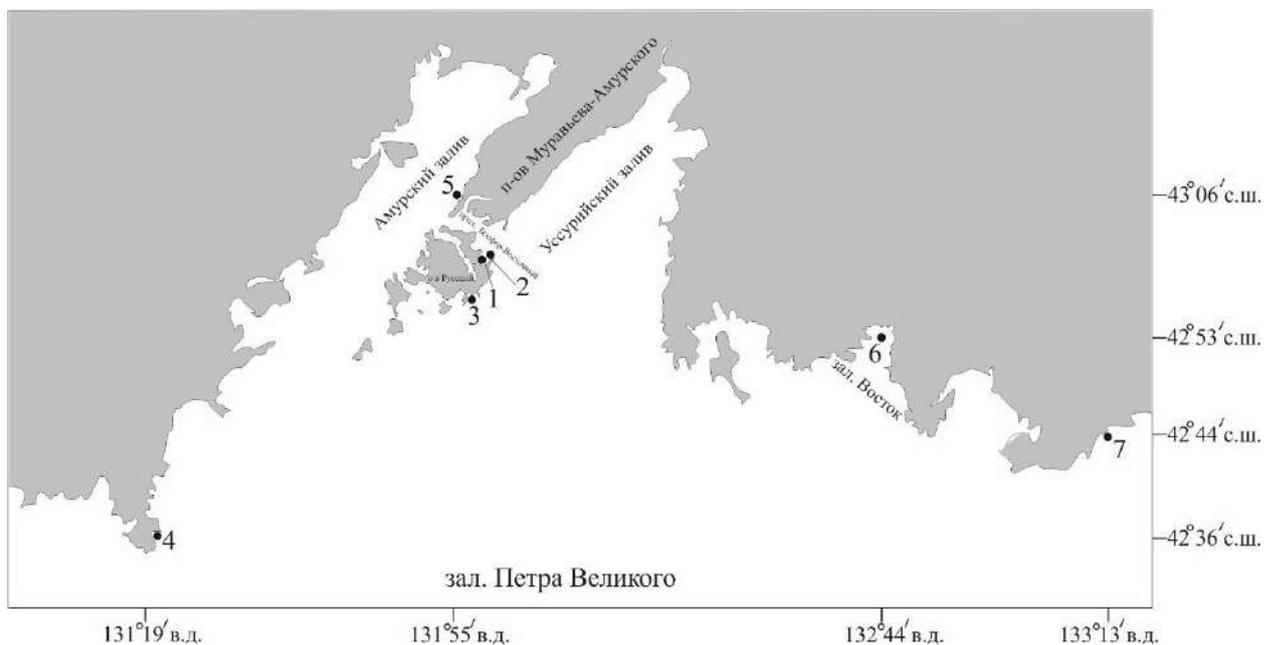


Рисунок 1 – Карта-схема района исследования: 1 – б. Парис, 2 – б. Житкова, 3 – б. Чернышева, 4 – б. Теляковского, 5 – гавань Спортивная, 6 – б. Восток, 7 – б. Триозерье.

Японское море располагается в субтропической и умеренной климатических зонах. Основным фактором, определяющим климат моря, является муссонная циркуляция атмосферы. С запада на восток давление понижается, а с севера на юг – повышается; присутствует резко выраженная сезонная изменчивость. В зимнее время в результате переноса холодного континентального воздуха с материка на море, в зал. Петра Великого устанавливается морозная, солнечная погода, с преобладанием северного и северо-западного ветров. Весной ветровой режим неустойчивый, температура воздуха сравнительно низкая. Летом происходит обратный перенос морского воздуха на материк, устанавливается теплая погода с большим количеством осадков и туманов. Осенью теплая погода держится в отдельные годы до конца ноября. В целом, осенью устойчивый муссонный характер погоды часто нарушается интенсивной циклонической деятельностью. Прохождение

циклонов сопровождается увеличением облачности, выпадением ливневых осадков и значительной штормовой деятельностью.

Максимальные колебания температуры на большей части акватории зал. Петра Великого характерны только для поверхностного слоя. Весной температура воды в поверхностном слое изменяется в пределах 0–14°C. Летом воды хорошо прогреваются, в неглубоких бухтах температура приповерхностного слоя воды может достигать 26°C (Климат..., 1987). Осенью воды остывают, температура понижается до 10–14°, в открытой части акватории до 8–9°C. Зимой температура воды колеблется от 0 до -2°C.

Образование льда в мелководных бухтах зал. Петра Великого обычно начинается ближе к середине ноября. Практически вся территория Амурского залива покрывается льдами с середины декабря и достигает максимального развития к середине февраля. На акватории прол. Босфор-Восточный, кроме б. Золотой Рог, ледовый режим устанавливается с конца декабря. В открытом Уссурийском заливе наблюдаются дрейфующие льдины и ледяной припай у берегов. В среднем льдом покрывается 56% площади зал. Петра Великого. Таяние льдов начинается в первой половине марта, полное очищение от льда происходит к концу апреля.

Сезонные изменения солености в зал. Петра Великого значительны в поверхностном слое. В связи с отсутствием материкового стока зимой, соленость акватории сильно повышается, средние значения в поверхностном слое составляют 33,0–35,0‰. Весной, за счет интенсивного таяния льдов, соленость прибрежных вод резко уменьшается и может достигать 21,0‰. На режим солености в Амурском заливе во многом влияет сток полноводной р. Раздольной, а также р. Амба, р. Шмидтовка и др. Значения солености в отдельных бухтах могут колебаться в районе 13,0–35,6‰ (Шулькин и др. 2013). В связи с атмосферными осадками в летний период, в Уссурийском заливе характерны менее экстремальные колебания значений солености: показатели могут снижаться до 17,5‰.

Движение воды в районе зал. Петра Великого осуществляется под воздействием общей циркуляции вод Японского моря, ветрового режима, приливов (Лоция..., 1996). На район исследования мощное влияние оказывает направленное вдоль северо-западного берега Японского моря, холодное Приморское течение. В Амурском и Уссурийском заливах наблюдается местная циркуляция вод, которая образуется под влиянием атмосферных явлений, речного стока, течений из открытых районов (рис. 2). В Амурском заливе течения незначительные, в основном вызванные ветровым режимом. На севере залива влияние на движение вод оказывает речной сток рек Раздольная и Амба. Течения в Уссурийском заливе также слабые. В прол. Босфор-Восточный поверхностные течения имеют реверсивный характер и определяются движением вод из Амурского залива в Уссурийский на юге, из Уссурийского залива в Амурский на севере; приливные течения слабые. В верхнем слое воды влияние на скорость и направление течений в большей степени зависят от скорости и направления ветра. С октября по март действует северо-западный муссон, с марта по август – юго-восточный. При умеренных и сильных ветрах происходит вынос вод из зал. Петра Великого в открытое море.

Исследуемая нами б. Парис, где находится мониторинговая станция, располагается в укрытом месте между м. Житкова и м. Балка. Летом во время прилива поверхностное течение направлено со стороны прол. Босфор Восточный ко входу в бухты; придонное течение – обратно в сторону пролива. На входе течение в поверхностном слое направлено в бухту с восточной стороны, с западной – из бухты; течение в придонном слое направлены в бухту. При смене фазы течения меняются на противоположные, т. е. при отливе и поверхностное, и придонное течения направлены из пролива на восток и юго-восток (Храпченков и др., 2008).

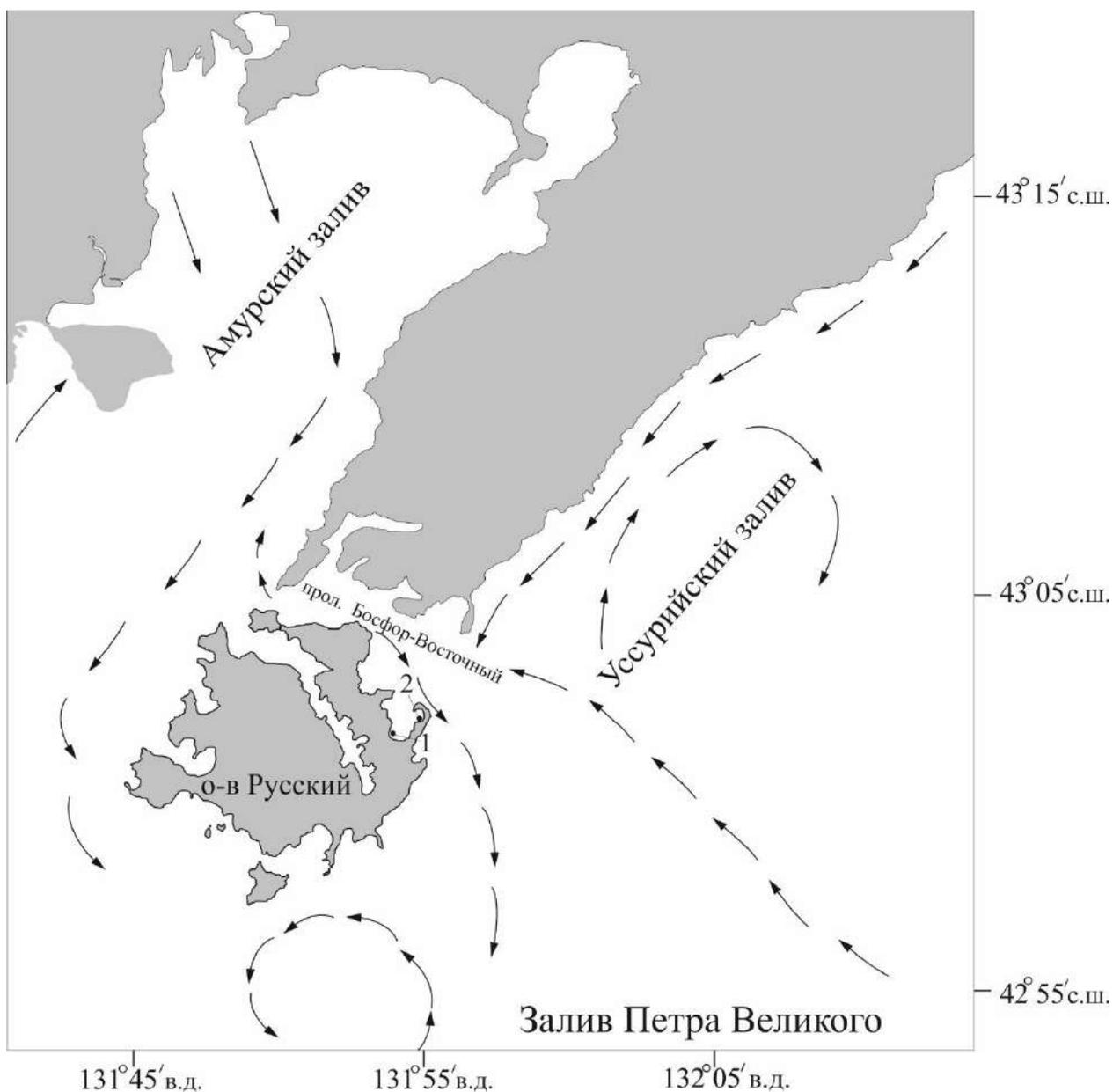


Рисунок 2 – Карта-схема постоянных поверхностных течений в районе исследования, 1 – б. Парис, 2 – б. Житкова.

Зимой течения достаточно слабые. В поверхностном слое преобладающими направлениями течений являются южное и юго-восточное, а в придонном – юго-восточное и восточное направления.

В целом, характер течений в районе исследования определяется ветровым режимом и подвержен значительной изменчивости.

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

4.1 Материал, методы сбора и количественной обработки фитопланктона

В основу работы легли количественные сборы фитопланктона, выполненные автором в прибрежных водах зал. Петра Великого в 2016–2021 гг. (табл. 1). Исследования сезонной и межгодовой динамики фитопланктона выполнены на материале, собранном на мониторинговой станции в б. Парис, северо-западная часть о-ва Русский, с января 2016 г. по декабрь 2018 г. (рис. 1). Одновременно с отбором проб фитопланктона измеряли температуру и соленость, а также отбирали пробы воды для гидрохимических исследований.

Таблица 1 – Материал, использованный в работе

| № станции | Район | Год | | | | | | |
|-----------|--------------------------------------|------|------|------|------|------|------|-------|
| | | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | 2020 | 2021 | Итого |
| 1 | б. Парис (мониторинговая станция) | 25 | 24 | 25 | 24 | 27 | 25 | 150 |
| 2 | б. Житкова | | | | | 27 | 25 | 50 |
| 3 | б. Чернышева | | | | | | 2 | 2 |
| 4 | б. Теляковского | | | | 3 | | | 3 |
| 5 | гавань Спортивная | | | | | 8 | 5 | 13 |
| 6 | б. Восток | | | | | 11 | | 11 |
| 7 | б. Триозерье | | | | | | 2 | 2 |
| | Всего проб | | | | | | | 231 |

Наряду с отбором проб фитопланктона на мониторинговой станции, осуществляли сбор проб в различных бухтах, с целью выделения клоновых культур микроводорослей (табл. 2).

Пробы фитопланктона на мониторинговой станции собирали с горизонта 0,5 м при помощи 5-ти литрового батометра Нискина два раза в месяц круглогодично. Температуру и соленость поверхностного слоя воды измеряли с помощью многопараметрического зонда HORIBA U-52G (HORIBA Advanced Techno Co, Япония).

Для исследования микроводорослей материал фиксировали раствором Утермеля до бледно-желтого цвета. Концентрирование проб объемом 1 литр производили методом осаждения (Utermöhl, 1958).

4.2 Микроскопические исследования

Исследование полевого материала проводили с помощью светового микроскопа (СМ) Carl Zeiss Scope A1. (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия). Численность клеток микроводорослей подсчитывали в счетной камере типа Нажотта объемом 0,05 мл (Федоров, 1979; Andersen, Throndsen, 2003). Микропланктон подсчитывали в камере «Сэдвик-Рафтер» (Sedgewick Rafter Counting cells) объемом 1 мл, с учетом минимальной репрезентативной выборки просчитанного числа клеток (Кольцова и др., 1971).

Изолирование и мониторинг культур *Thalassiosira* выполняли в инвертированном микроскопе Carl Zeiss AxioVert.A1 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany), оснащенном фотокамерой ZeissAxioCam 105 color camera (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия).

Исследование тонкой структуры панцирей *Thalassiosira* проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss Sigma 300 (СЭМ) (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия) и трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) Carl Zeiss Libra 120 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия).

Для СЭМ материал промывали дистиллированной водой, затем обезвоживали в этиловом спирте, выдерживая в разведениях 25, 50, 75 и 96% по 30 мин (Truby, 1997). Очищенные створки на нуклеопоровом фильтре помещали на предметный столик и высушивали на воздухе. В вакуумном посту AUTO 306 (BOC Edwards, Crawley, Великобритания) на поверхность образцов было нанесено электропроводящее покрытие из углерода.

Для ТЭМ на материал воздействовали концентрированной серной кислотой при высокой температуре, затем пробу многократно центрифугировали с дистиллированной водой. Каплю отмытой пробы наносили на бленды, покрытые формваром и высушивали на воздухе (Hasle, Fryxell, 1970).

Всего под СЭМ изучили 231 полевую пробу фитопланктона и 61 культуральный клон. Электронно-микроскопические исследования проводили в Дальневосточном центре электронной микроскопии Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук.

4.3 Лабораторное культивирование

Для получения клоновых культур *Thalassiosira* клетки или цепочки изолировали с помощью стеклянной пипетки из свежей, не фиксированной пробы воды. Каждую клетку/цепочку отмывали 5–7 раз в стерильной морской воде, затем помещали в лунку 96-луночного планшета для дальнейшего культивирования, предварительно заполненную 200 мкл среды f/2. Планшеты помещали в климатическую камеру (BINDER, Германия) в условия: температура $20 \pm 2^\circ\text{C}$ или $15 \pm 2^\circ\text{C}$, освещение 3500 лк лампами флюоресцентного света, световой период 12 ч свет :12 ч темнота (Andersen, 2005).

Ежедневно мониторинг изолированных клеток включал в себя просмотр содержимого каждой ячейки планшета под микроскопом, при обнаружении

посторонних организмов повторяли процедуру изолирования клетки/цепочки. При отсутствии в ячейке других видов микроводорослей и увеличении количества клеток до 500, клон переносили в колбы Эрленмейера с питательной средой f/2 объемом 50 мл для последующего культивирования. Колбы с культурами ежедневно перемешивали. Был изолирован 61 клон из разных районов зал. Петра Великого (табл. 2).

Скорость роста выражали числом делений в сутки и рассчитывали по следующей формуле (Guillard, Ryther, 1962):

$$d = \text{Ln} \frac{C_t}{C_0} \left(\frac{1}{t \text{Ln} 2} \right),$$

где C_t и C_0 – численность клеток на t сутки и в начале фазы роста соответственно.

Культуральные клоны *Thalassiosira* размещены на хранение в Центре коллективного пользования «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru/index.php/ru/>).

Таблица 2 – Характеристика клоновых культур, использованных в исследовании

| Клон | Дата сбора | Место сбора | Координаты | Таксон |
|---------------|------------|-----------------|-------------------------------------|--------------------------|
| ThPar150119 | 15.01.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. nordenskioldii</i> |
| ThPar310519-1 | 31.05.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThPar310519-2 | 31.05.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThPar310519-3 | 31.05.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThPar310519-4 | 31.05.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThTlk310519 | 31.05.2019 | б. Теляковского | 42°35'06.8"с.ш. 131°12'46.1"в.д. | <i>T. nordenskioldii</i> |

Продолжение таблицы 2

| | | | | |
|---------------|------------|----------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|
| ThPar200819-2 | 20.08.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>striata</i> |
| ThPar170919-1 | 17.09.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. rotula</i> |
| ThPar170919-2 | 17.09.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. rotula</i> |
| ThPar200919-1 | 20.09.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThPar200919-2 | 20.09.2019 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThSn270720-1 | 27.07.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. minima</i> |
| ThSn270720-2 | 27.07.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThSn270720-3 | 27.07.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThZh250820-1 | 25.08.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThZh250820-2 | 25.08.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThSn250820-1 | 25.08.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThZh220920-2 | 22.09.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. rotula</i> |
| ThZh061020 | 06.10.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. tealata</i> |
| ThSn201020-1 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |

Продолжение таблицы 2

| | | | | |
|---------------|------------|----------------------|-------------------------------------|---------------------------|
| ThSn201020-2 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn201020-3 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn201020-4 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn201020-5 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn201020-6 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn201020-7 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn201020-8 | 20.10.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThPar201020-1 | 20.10.2020 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. gravida</i> |
| ThPar201020-2 | 20.10.2020 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. gravida</i> |
| ThPar201020-3 | 20.10.2020 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. gravida</i> |
| ThZh031120-2 | 03.11.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. tealata</i> |
| ThZh031120-3 | 03.11.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThZh031120-5 | 03.11.2020 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. anguste-lineata</i> |
| ThSn151220 | 15.12.2020 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. nordenskioldii</i> |

Продолжение таблицы 2

| | | | | |
|---------------|------------|-------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| ThPar120121 | 12.01.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. nordenskioldii</i> |
| ThPar250221 | 25.02.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. oceanica</i> |
| ThPar060421 | 06.04.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. minima</i> |
| ThVostok 1-1 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-2 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-3 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-4 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-5 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-6 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-7 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-8 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>T. pseudonana</i> |
| ThVostok 1-9 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>Conticribra guillardii</i> |
| ThVostok 12-1 | 28.04.2021 | б. Восток | 42°53'37.7"с.ш. 132°44'07.6"в.д. | <i>Conticribra guillardii</i> |
| ThAMZ | 20.07.2021 | Амурский залив | 43°12'01.9"с.ш. 131°55'07.7"в.д. | <i>T. tenera</i> |

Окончание таблицы 2

| | | | | |
|----------------|------------|----------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|
| ThSn270721-1 | 27.07.2021 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThSn270721-3 | 27.07.2021 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThSn270721-4 | 27.07.2021 | гавань Спортивная | 43°06'53.5"с.ш. 131°52'22.0"в.д. | <i>T. oceanica</i> |
| ThZh270721 | 27.07.2021 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThPar270721-1 | 27.07.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. oceanica</i> |
| ThPar270721-2 | 27.07.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. oceanica</i> |
| ThVtl270721 | 27.07.2021 | б. Чернышева | 42°57'39.8"с.ш. 131°54'13.3"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| ThZh100821-1 | 10.08.2021 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThZh100821-2 | 10.08.2021 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThZh100821-3 | 10.08.2021 | б. Житкова | 43°00'59.6"с.ш. 131°55'45.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| A1 | 24.08.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. tenera</i> |
| B4 | 24.08.2021 | б. Парис | 43°00'45.2"с.ш. 131°54'47.9"в.д. | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| ThTriozi140921 | 14.09.2021 | б. Триозерье | 42°44'47"с.ш. 133°13'45"в.д. | <i>T. minicosmica</i> |

4.4 Гидрохимические исследования

На мониторинговой станции в б. Парис одновременно с отбором проб фитопланктона отбирали воду для гидрохимических исследований в полиэтиленовые емкости с глубины 0,5 м. Содержание и концентрацию биогенных элементов (растворенный кремний, нитраты, нитриты, фосфаты и органические формы фосфора) определяли сотрудники Лаборатории геохимии Тихоокеанского института географии ДВО РАН.

Воду фильтровали через капсульные фильтры Pall GWV с размером пор 0,45 мкм с последующим определением в фильтрах концентрации биогенных веществ (N, P, Si). Нефильтрованную аликвоту пробы использовали для кондуктометрического определения солености на приборе YSI, а также для оценки химического потребления кислорода (COD), которое отражает содержание органических веществ (COD), окисляемых KMnO_4 в H_2SO_4 по Скопинцеву (Шишкина, 1974). Кроме этого, 2 л пробы фильтровали через предварительно взвешенный мембранный фильтр Millipore с размером пор 0,45 мкм для определения содержания в воде взвеси (SS). Концентрацию нитритов, нитратов, их суммы (DIN), фосфатов (DIP) и растворенных силикатов (DSi) определяли стандартными спектрофотометрическими методами (РД 52.10.738–2010; РД 52.10.745–2010; РД 52.10.744–2010), совпадающими с международными (Grasshoff et al., 1983). Растворенные органические формы фосфора (DOP) определяли как фосфаты после окисления фильтрованных проб воды кипячением с персульфатом К (РД 52.10.739–2010).

4.5 Основные понятия

Под численностью понимали количество клеток в литре воды. Доминирующими считали виды, численность или биомасса которых составляла не менее 20% от общей численности или биомассы всех видов

микроводорослей (Коновалова, 1984). Из-за сложности разделения под световым микроскопом мелкоклеточных одноразмерных центрических диатомей (диаметр створки менее 15 мкм), доминирующих в планктоне, численность подсчитывали для совокупности этих видов.

Биомассу микроводорослей оценивали объемным методом, используя оригинальные и литературные данные измерений объема клеток каждого вида (Sun, Liu, 2003; Olenina et al., 2006).

«Цветение» воды рассматривали как массовое развитие водорослей, численность клеток которых превышала 10^6 кл./л (Colijn, 1992).

В работе использована терминология, принятая для диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Предложения для стандартизации..., 1977; Ross et al., 1979; Гогорев и др., 2018), с уточнениями и дополнениями, приводимыми для рода *Thalassiosira* (Макарова, 1988; Round et al., 1990; Hasle, Syvertsen, 1997). Синонимы указаны в Приложении А.

Для проведения фитогеографического анализа использовали типы ареалов, предложенные Г.И. Семиной (Семина, 1967, 1974) на основе различий в широто-зональном распространении видов микроводорослей. Согласно данной классификации, в Мировом океане выделяют семь типов ареалов (тропический, антарктический, космополитический, тропическо-бореальный, биполярный, тропическо-антарктический, тропическо-аркто-бореальный) и три фитогеографические области: аркто-бореальную, тропическую и антарктическую.

По типам биотопов придерживались следующих групп: неритические, океанические виды (Киселев, 1969) и панталасные (Hart, Currie, 1960). Согласно этой классификации неритические виды обитают в прибрежных районах в пределах континентальной ступени, океанические виды – обитатели открытого моря за пределами континентальной ступени, панталасные – обитают как в прибрежных, так и в открытых водах.

Для идентификации видов рода *Thalassiosira*, их географической и экологической принадлежности использовали следующие определители,

монографии и сводки: Gran, Angst, 1931; Cupp, 1943; «Диатомовый анализ», 1949; Cleve-Euler, 1951; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Hasle, Heimdal, 1970; Somers, 1972; Hasle, 1972, 1973a, b, 1976a, b, 1978a, b; Fryxell, 1975; Fryxell, Hasle, 1972, 1979, 2004; Hasle, Fryxell, 1977; Takano, 1980a, 1990; Mahood et al., 1986; Макарова 1988; Диатомовые водоросли СССР..., 1988; Harris et al., 1995; Muylaert, Sabbe, 1996; Hasle, Syvertsen 1997; Шевченко и др., 2003; Hoppenrath et al., 2007; Park et al., 2009; Li et al., 2013, 2014; Park et al., 2016a, b; и др.

4.6 Методы статистического анализа

Для изучения параметров видового разнообразия применяли индекс Маргалефа:

$$d = \frac{W-1}{\ln N},$$

где N – общая численность сообщества, W – число обнаруженных видов (Margalef, 1958).

Для оценки сходства и различия видового состава и количественных характеристик были построены дендрограммы в программе PAST. В качестве исходных данных использовали данные численности видов рода *Thalassiosira*. В качестве меры сходства применяли коэффициент Брея-Кертиса, определяющий общие виды между разными выборками (Clarke, Gorley, 2006).

Для анализа взаимосвязи между доминирующими видами *Thalassiosira* и гидрохимическими параметрами среды был использован метод ССА – (канонический анализ соответствий). Для значений параметров среды был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона в программе PAST (Hammer et al., 2001).

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА И ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ В БУХТЕ ПАРИС

5.1 Динамика гидрохимических параметров среды

Одним из важных факторов, контролирующих развитие фитопланктона в прибрежных водах, является уровень содержания основных биогенных элементов, прежде всего их растворенных форм: кремния, нитратов, нитритов и неорганического фосфора, которые не только контролируют развитие микроводорослей, но и сами зависят от хода продукционных процессов (Peierls et al., 2012; Carstensen et al., 2015; Watanabe et al., 2017). При этом ключевой особенностью прибрежных морских экосистем является сезонная неравномерность поступления биогенных веществ в сочетании с сезонностью развития водорослей (Gle et al., 2008; Van Beusekom et al., 2009).

Сезонный ход температуры воды изменялся от $-1,8^{\circ}\text{C}$ с декабря по март до $22,4\text{--}25,6^{\circ}\text{C}$ в июле-августе (рис. 3). Значительный прогрев воды был характерен для конца июля (2017 г.) или августа (2016, 2018 гг.). Максимальное значение отмечали в 2018 г. Сезонная изменчивость температурного режима б. Парис сопоставима с акваторией зал. Петра Великого. С декабря по март отмечается гомогенное распределение температуры воды. Для теплого периода характерно схожее время максимального прогрева поверхностного слоя вод (август) от 20°C до 23°C (Винокурова, 1977; Лучин и др., 2005).

Сезонная изменчивость солености поверхностного слоя воды в период исследования изменялась в пределах $24,7\text{--}35,05\text{‰}$ и ежегодно характеризовалась одним весенним минимумом, к которому, в зависимости от года наблюдения, добавлялся один осенний (2016, 2018 гг.) и один (2017 г.) или два (2018 г.) летних минимума (рис. 3). В осенне-зимний период за счет снижения объема атмосферных осадков и материкового стока, а также

интенсивного перемешивания водной толщи, соленость в поверхностном слое воды возрастала (Лучин и др., 2005; Зуенко, Рачков, 2015). Наиболее значительное в каждый год исследования понижение солености наблюдали в августе-сентябре (рис. 3). Особенности сезонного распределения солености в районе исследования были распреснение поверхностного слоя воды в конце марта-апреле за счет таяния ледового покрова и более интенсивное распреснение прибрежных вод в летне-осеннее время за счет стока с суши, обеспеченного атмосферными осадками (Зуенко и др., 2003).

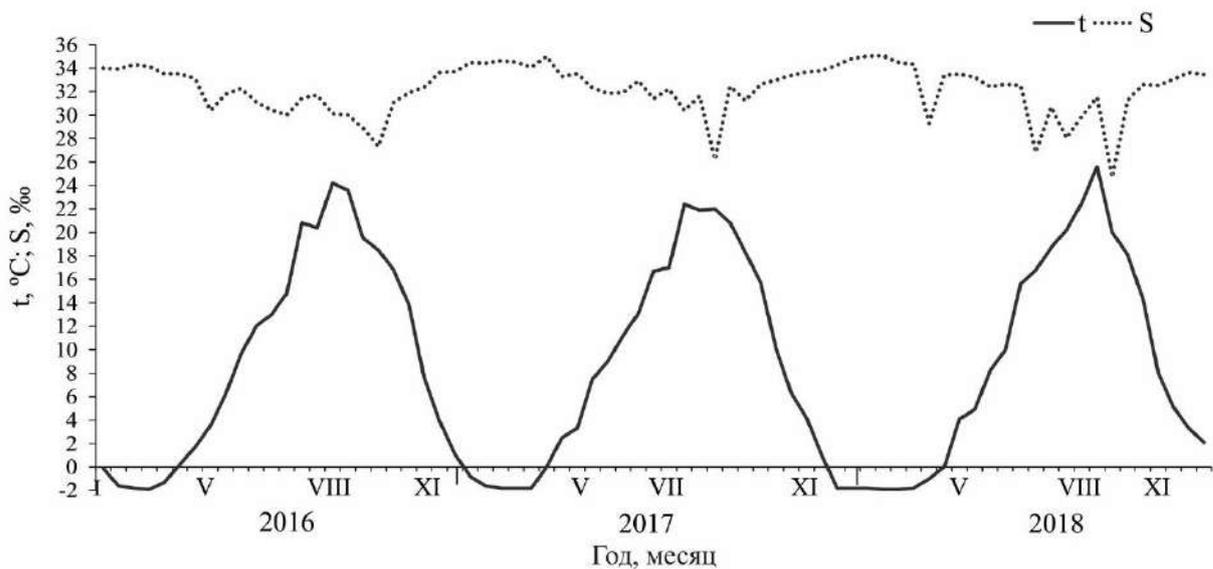


Рисунок 3 – Динамика температуры (t , °C) и солености (S , ‰) воды на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

Максимумы сезонной изменчивости растворенного кремния (DSi) и химического потребления кислорода (COD), отражающих количество органического вещества в воде, совпадали с минимумами солености на протяжении всего периода исследования (рис. 4). Наиболее резкие скачки солености (35,0–24,7‰), DSi (1,3–57,5 μM) и COD (0,4–3,28), а также максимальные значения DSi и COD за весь период исследования отмечали в 2018 г. Общее сходство сезонного распределения DSi и COD (рис. 4) в водах б. Парис обусловлено единым доминирующим источником этих соединений в

прибрежных водах, а именно стоком с суши. Аналогичный характер сезонной изменчивости этих показателей определен и в Амурском заливе, где он подтвержден значимой отрицательной корреляционной связью с соленостью (Шулькин и др., 2013). Минимальные значения DSi и COD в районе исследования наблюдали в зимне-весенний подледный период.

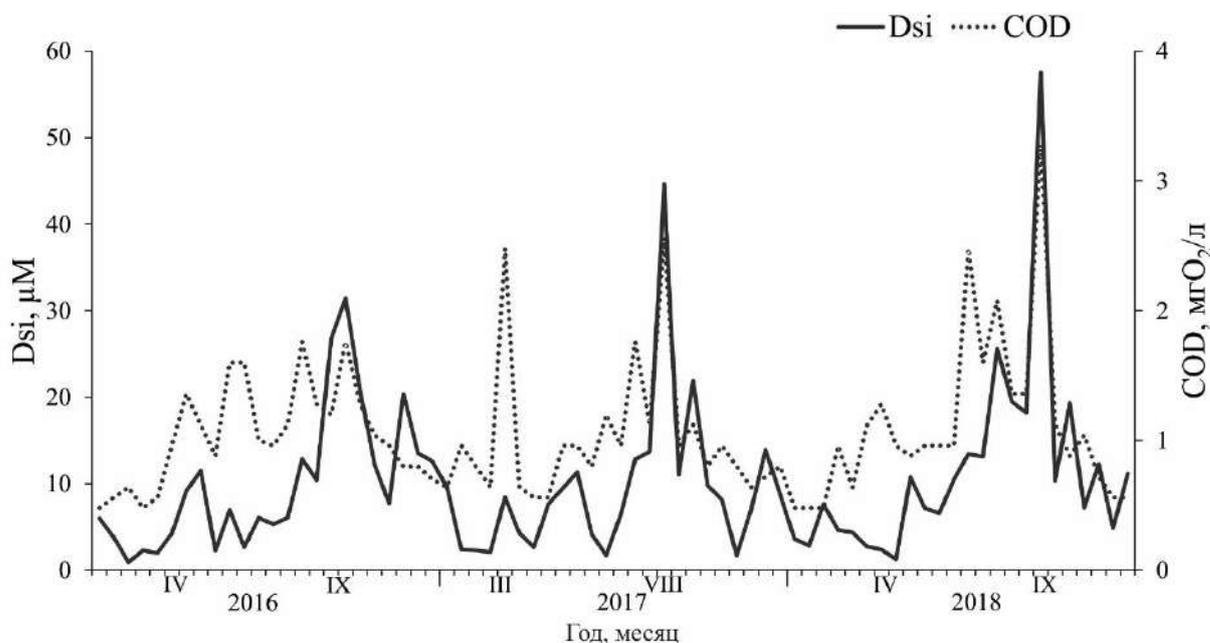


Рисунок 4 – Динамика уровня содержания растворенного кремния (DSi, μM) и химического потребления кислорода (COD, $\text{mgO}_2/\text{л}$) на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

Сезонное изменение минерального растворенного фосфора (DIP) характеризовалось пониженным уровнем в летний период и постепенным повышением с максимумом в конце осени для всего периода исследования (рис. 5). С конца весны до августа регистрировали значительное снижение DIP до значений, не превышающих $0,02 \mu\text{M}$. Наблюдаемое снижение концентрации фосфора в летнее время ранее было отмечено в прибрежных водах северо-западной части Японского моря (Звалинский и др., 2008; Шулькин и др., 2013). Сезонная изменчивость содержания фосфатов в водах исследуемой акватории определяется, в первую очередь, его поступлением за

счет адвекции вод внешней части зал. Петра Великого, содержащих 0,8–0,9 μM фосфатов (Тищенко и др., 2003). Этот процесс доминирует во второй половине осени и в начале зимы, в результате чего концентрация фосфатов в б. Парис повышается в это время до 0,52–0,65 μM , максимум за весь период исследования был отмечен в ноябре 2016 г. (рис. 5). Повышенная концентрация органического фосфора (DOP) так же была характерна для осеннего периода (рис. 5), максимальный пик этого показателя (31,1 μM) регистрировали в сентябре 2018 г. Пики максимумов растворенного минерального и органического фосфора преимущественно совпадали.

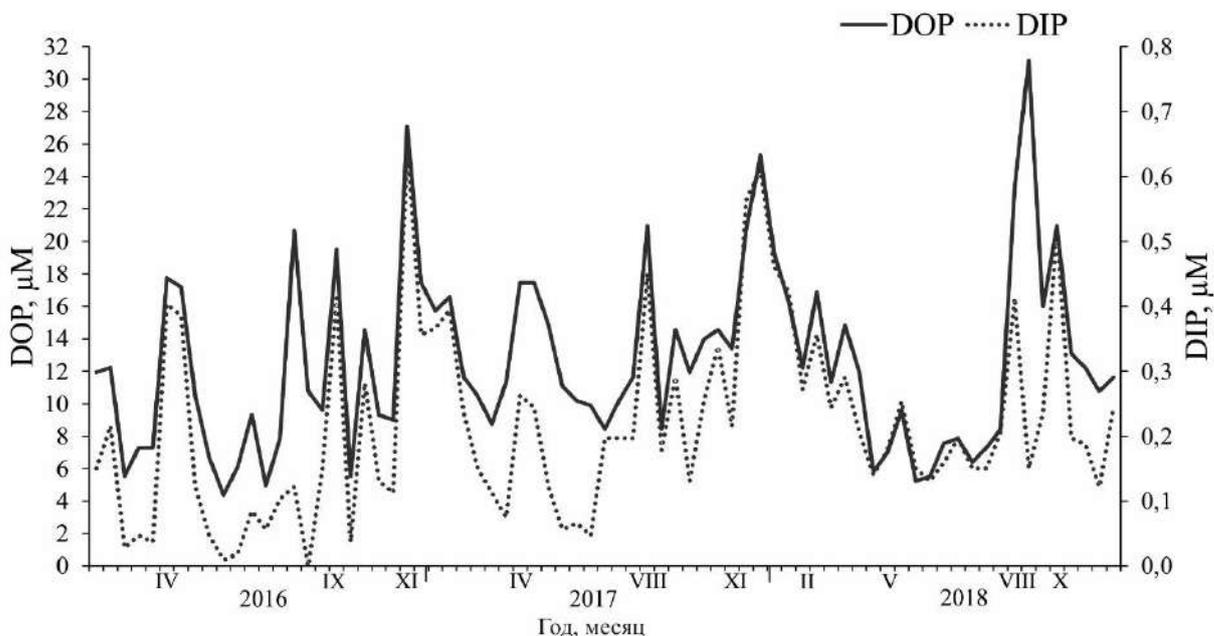


Рисунок 5 – Динамика уровня содержания растворенного неорганического фосфора (DIP, μM) и растворенного органического фосфора (DOP, μM) на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

Сезонное изменение содержания растворенного неорганического азота (DIN) в водах б. Парис характеризовалось повышенным уровнем в холодное время года с абсолютным максимумом 10,02 μM в конце марта 2017 г., и с понижением концентрации до нуля в теплый период. Наблюдались межгодовые различия. Так, летом 2017 г. наблюдали однократный пик

концентрации DIN, а в 2016 г. характер его сезонной динамики в летне-осенний период характеризовался многовершинной кривой (рис. 6). Для сезонности растворенных неорганических форм азота характерно наличие периода повышенной концентрации в конце осени – начале зимы вследствие адвекции вод открытой части зал. Петра Великого, содержащих 6–7 μM нитратов (Тищенко и др., 2003). Во второй половине зимы содержание DIN устойчиво снижается за счет потребления фитопланктоном (рис. 6). Значительные колебания концентрации этого показателя в б. Парис весной и летом отражают как его активное потребление всеми видами фитопланктона вплоть до полного поглощения, так и его поступление со стоком с суши.

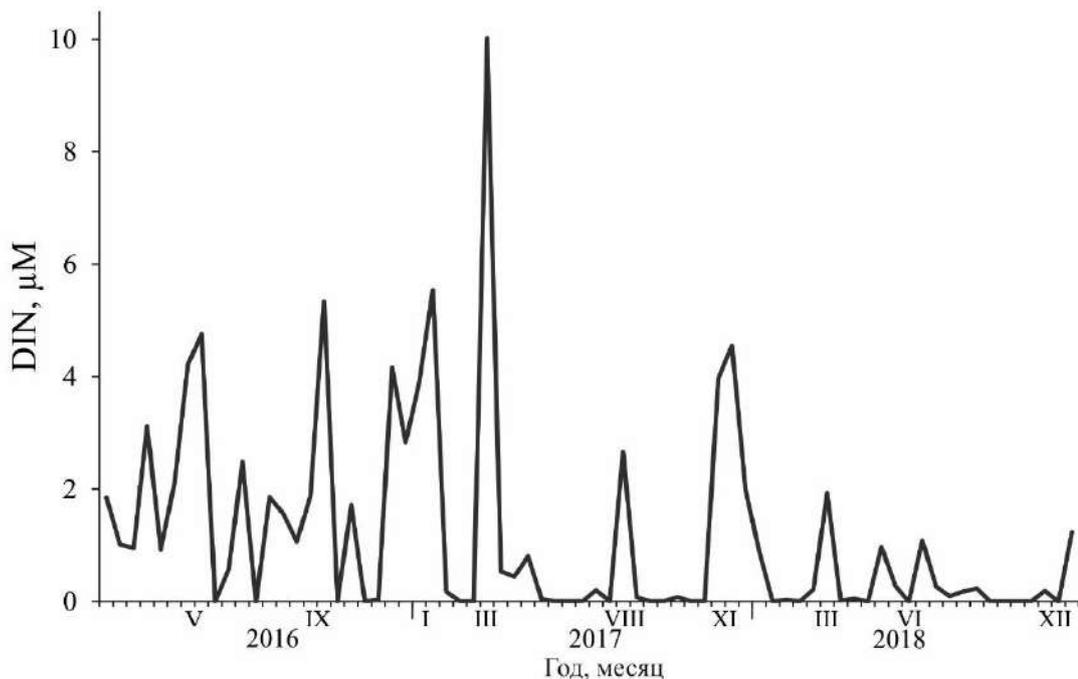


Рисунок 6 – Динамика уровня содержания растворенного неорганического азота (DIN, μM) на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

В целом, для прибрежных акваторий северо-западной части Японского моря характерно понижение концентрации DIP и DIN в летний период, обусловленное повышенным уровнем продукции фитопланктона (Звалинский и др., 2008, Шулькин и др., 2013). В осенний и зимний периоды повышение концентрации фосфатов и нитратов обеспечивается за счет адвекции вод

открытой части зал. Петра Великого (Тищенко и др., 2003). В период исследования в б. Парис эти тренды сохранялись, что указывает на существенное влияние на акваторию бухты вод прилегающих заливов.

Основными факторами, воздействующими на гидрохимические параметры бухт, являются таяние льда, береговой сток, водообмен с прилегающими морскими акваториями.

5.2. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы фитопланктона

Исследования сезонной и межгодовой динамики фитопланктона основаны на сборах фитопланктона, выполненных в б. Парис (прол. Босфор-Восточный, о-в Русский) в январе 2016 г. – декабре 2018 г. За период исследования обнаружено 163 вида и внутривидовых таксона фитопланктона, относящихся к семи классам: Bacillariophyceae – 99 видов и внутривидовых таксонов, Dinophyceae (52), Chrysophyceae (4), Chlorophyceae (2), Cryptophyceae (2), Euglenophyceae (2), Raphidophyceae (2). Больше половины обнаруженных видов составляли диатомеи – 60,8% от видового богатства всех микроводорослей, среди которых значительное число видов относилось к родам *Thalassiosira* (22) и *Chaetoceros* (20). Динофлагелляты составляли 31,9% от общего числа видов, наиболее разнообразным был род *Protoperidinium* (13). Доля других классов была не более 2,5% для каждого. Сравнение видового состава фитопланктона б. Парис с приведенными в литературе данными, показало, что число обнаруженных нами видов больше, чем ранее указано в литературе для этой бухты – 128 видов и внутривидовых таксонов (Shevchenko et al., 2018) и для Уссурийского залива – 119 видов (Бегун, 2004).

Доминировали по численности 38 видов микроводорослей из 6 классов, (табл. 3), по биомассе доминировал 31 вид микроводорослей из 3 классов (табл. 4). Анализ состава видов-доминант по годам показал, что общими для всего периода исследования было около трети видов.

Таблица 3 – Виды микроводорослей, доминирующие по численности в 2016–2018 гг. в б. Парис

| Год | | |
|---|--|--|
| 2016 | 2017 | 2018 |
| Bacillariophyceae | | |
| <i>Bacterosira constricta</i> | <i>Chaetoceros debilis</i> | <i>Bacterosira constricta</i> |
| <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | <i>Chaetoceros decipiens</i> | <i>Chaetoceros contortus</i> |
| <i>Ditylum brightwellii</i> | <i>Ditylum brightwellii</i> | <i>Chaetoceros curvisetus</i> |
| <i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i> | <i>Mediolabrus comicus</i> | <i>Chaetoceros debilis</i> |
| <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> | <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> | <i>Chaetoceros pseudocrinitus</i> |
| <i>Skeletonema dohrnii</i> | <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> | <i>Chaetoceros radicans</i> |
| <i>Skeletonema japonica</i> | <i>Skeletonema dohrnii</i> | <i>Chaetoceros socialis</i> |
| <i>Thalassionema frauenfeldii</i> | <i>Skeletonema japonica</i> | <i>Cylindrotheca closterium</i> |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> | <i>Thalassiosira allenii</i> var. <i>allenii</i> | <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> |
| <i>Thalassiosira aestivalis</i> | <i>Thalassiosira lundiana</i> | <i>Skeletonema dohrnii</i> |
| <i>Thalassiosira anguste-lineata</i> | <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> | <i>Thalassionema nitzschioides</i> |
| <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> | <i>Thalassiosira rotula</i> | <i>Thalassiosira allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| <i>Thalassiosira pseudonana</i> | Dinophyceae | |
| <i>Thalassiosira tenera</i> | <i>Oxytoxum sceptrum</i> | <i>Thalassiosira binata</i> |
| <i>Thalassiothrix longissima</i> | <i>Prorocentrum triestinum</i> | <i>Thalassiosira gravida</i> |
| | <i>Scrippsiella trochoidea</i> | <i>Thalassiosira lundiana</i> |
| | | <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> |
| | | <i>Thalassiosira tenera</i> |
| | | Dinophyceae |
| | | <i>Protoperdinium minutum</i> |
| | | <i>Scrippsiella trochoidea</i> |
| | Euglenophyceae | |
| | <i>Eutreptia lanowii</i> | |
| | | Chrysophyceae |
| | | <i>Dictyocha fibula</i> |
| | | Chlorophyceae |
| | | <i>Scenedesmus quadricauda</i> var. <i>quadricauda</i> |
| | | Cryptophyceae |
| | | <i>Plagioselmis prolunga</i> |

Таблица 4 – Виды микроводорослей, доминирующие по биомассе в 2016–2018 гг. в б. Парис

| Год | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|
| 2016 | 2017 | 2018 |
| Bacillariophyceae | | |
| <i>Bacterosira constricta</i> | <i>Chaetoceros debilis</i> | <i>Bacterosira constricta</i> |
| <i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> | <i>Chaetoceros decipiens</i> | <i>Chaetoceros decipiens</i> |
| <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> | <i>Ditylum brightwellii</i> | <i>Ditylum brightwellii</i> |
| <i>Ditylum brightwellii</i> | <i>Mediolabrus comicus</i> | <i>Coscinodiscus granii</i> |
| <i>Pleurosigma formosum</i> | <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> | <i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> |
| <i>Rhizosolenia setigera</i> | <i>Rhizosolenia setigera</i> | <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> |
| <i>Skeletonema dohrnii</i> | <i>Skeletonema dohrnii</i> | <i>Rhizosolenia fragilissima</i> |
| <i>Skeletonema japonica</i> | <i>Thalassiosira anguste-lineata</i> | <i>Thalassiosira gravida</i> |
| <i>Thalassionema frauenfeldii</i> | <i>Thalassiosira lundiana</i> | <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> | <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> | <i>Thalassiosira tenera</i> |
| <i>Thalassiosira aestivalis</i> | <i>Thalassiosira rotula</i> | |
| <i>Thalassiosira anguste-lineata</i> | | Dinophyceae |
| <i>Thalassiosira gravida</i> | | <i>Gyrodinium spirale</i> |
| <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> | Dinophyceae | <i>Protoperidinium thorianum</i> |
| <i>Thalassiosira pseudonana</i> | <i>Gyrodinium fusiforme</i> | |
| | <i>Gyrodinium spirale</i> | Chrysophyceae |
| | <i>Protoperidinium depressum</i> | <i>Dictyocha fibula</i> |
| | <i>Protoperidinium pallidum</i> | |
| Dinophyceae | <i>Scrippsiella trochoidea</i> | |
| <i>Gyrodinium fusiforme</i> | | |
| <i>Gyrodinium spirale</i> | | |
| Chrysophyceae | | |
| <i>Dictyocha fibula</i> | | |

Анализ видового разнообразия микроводорослей показал, что максимальное значение индекса Маргалефа отмечали в 2018 г. ($d=8,2$) при наибольшем видовом богатстве (120 видов), в то время как в 2017 г. при

минимальном числе таксонов (62 вида) видовое разнообразие было несколько ниже ($d=3,9$). В 2016 г. (88 видов) показатель был средним ($d=6,0$).

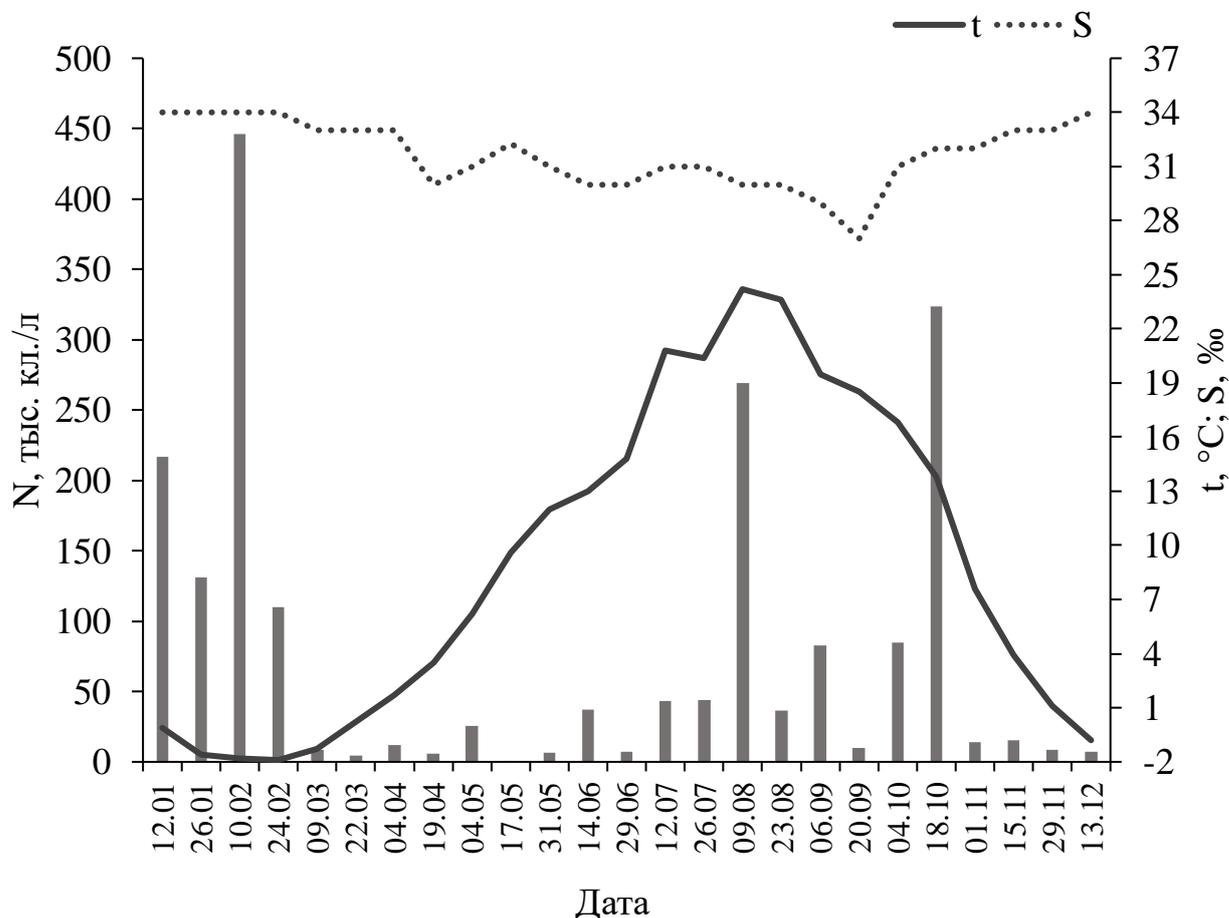


Рисунок 7 – Динамика общей численности микроводорослей (N), температуры (t) и солёности (S) воды на станции в б. Парис в 2016 г.

В 2016 г. численность и биомасса фитопланктона изменялись в пределах 0,6–445,8 тыс. кл./л и 0,019–4,0 г/м³ соответственно, было отмечено 3 пика численности и биомассы микроводорослей: в зимний, летний и осенний периоды (рис. 7, 8). Максимум численности фитопланктона – 445,8 тыс. кл./л, зарегистрировали зимой в феврале подо льдом ($t_{\text{воды}}=-1,8^{\circ}\text{C}$, $S=34\text{‰}$); биомасса достигала 3,3 г/м³. В начале февраля в планктоне доминировали *T. nordenskiöldii* и *T. pseudonana*, суммарная доля видов достигала 96,9% от общей численности и 76,9% от общей биомассы фитопланктона. В конце февраля доминирующие виды сообщества сменились: *T. aestivalis* – 58% и 43%

от общей численности и биомассы фитопланктона, *T. tenera* – 39% от общей численности микроводорослей. Наименее значительный пик численности фитопланктона – (269 тыс. кл./л) – наблюдали при максимальном прогреве воды в августе ($24,2^{\circ}\text{C}$, $S=30\text{‰}$). В этот же период зарегистрирован максимум биомассы – $4,0 \text{ г/м}^3$. Пики были обусловлены массовым развитием диатомовой водоросли *Dactyliosolen fragilissimus* (76,2% от общей численности и 72,2% от общей биомассы фитопланктона). Осенний пик развития микроводорослей – 323,8 тыс. кл./л и $1,7 \text{ г/м}^3$ – отмечали в октябре ($t_{\text{воды}}=13,8^{\circ}\text{C}$, $S=32\text{‰}$), доминировала диатомея *Thalassionema nitzschioides* (87,9% и 72,5% от общей численности и биомассы микроводорослей соответственно).

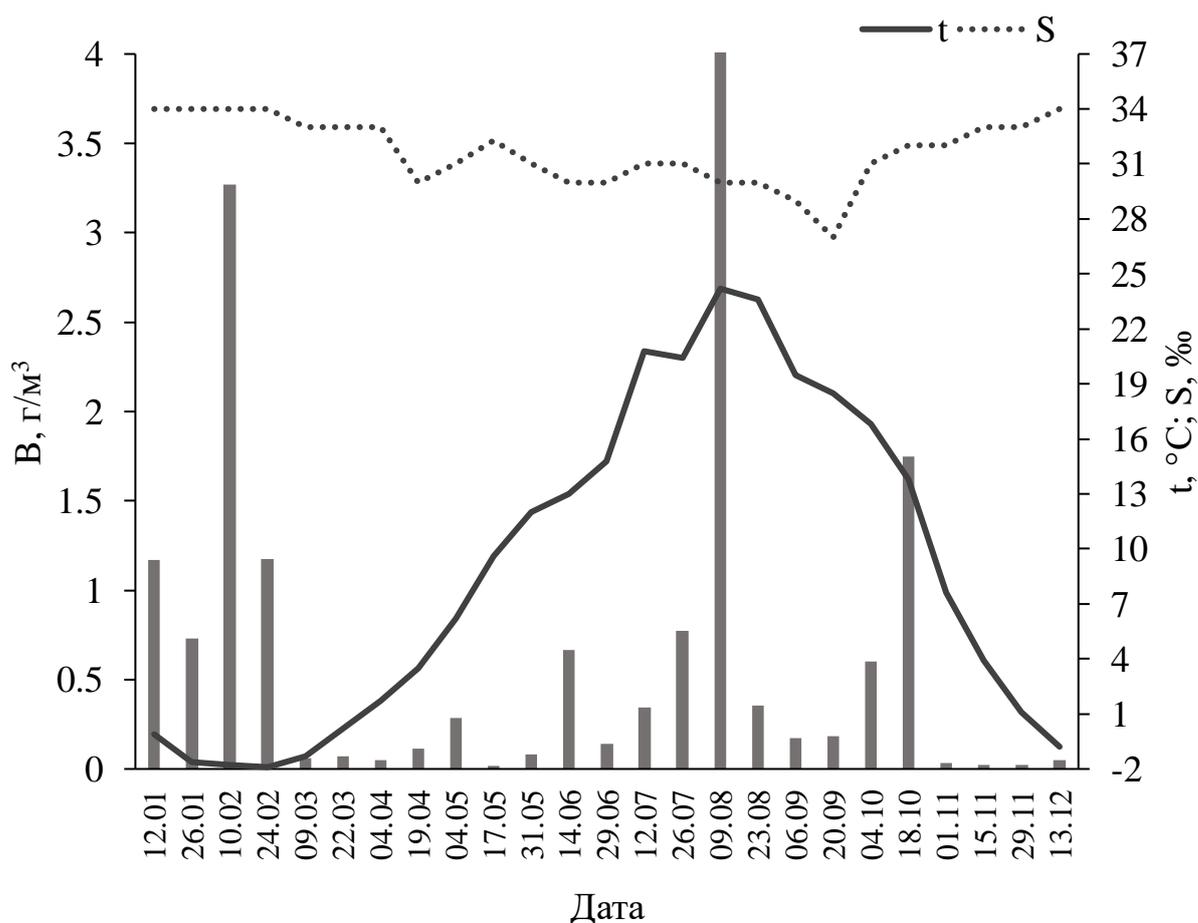


Рисунок 8 – Динамика общей биомассы микроводорослей (B), температуры (t) и солёности (S) воды на станции в б. Парис в 2016 г.

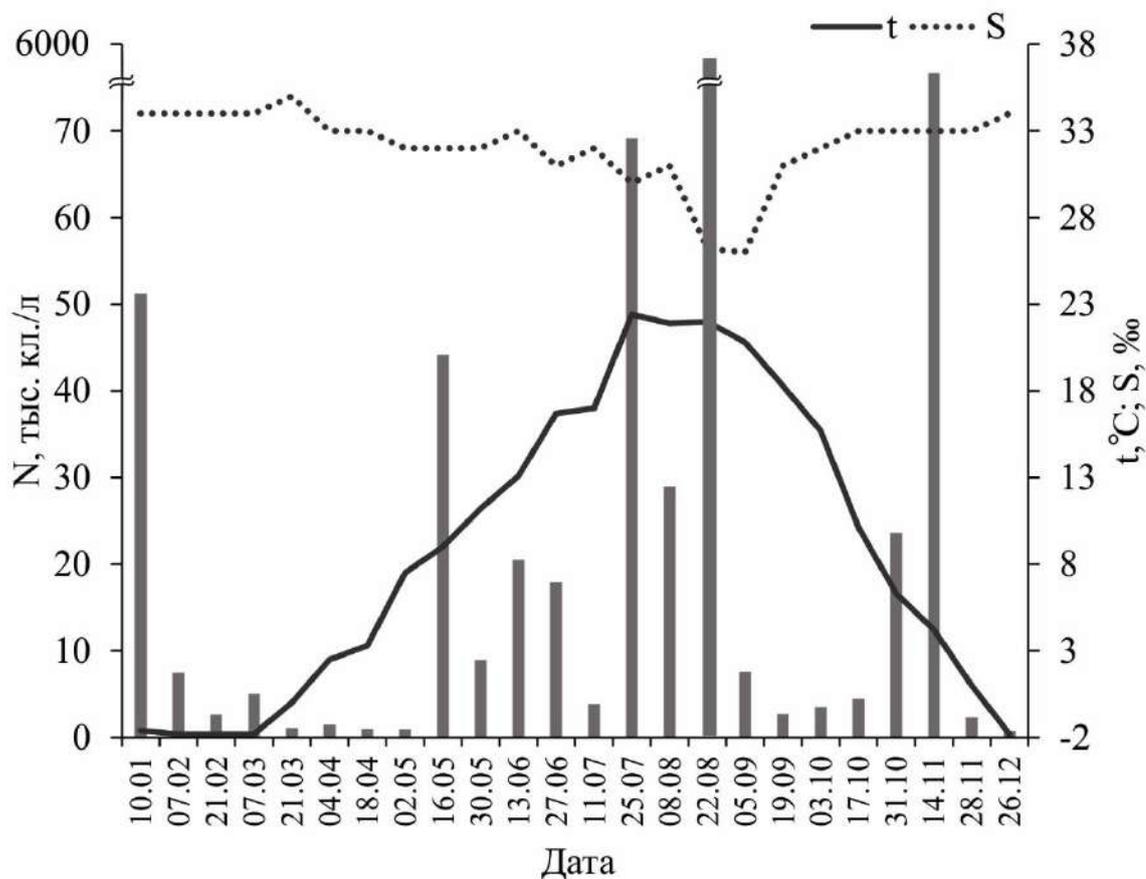


Рисунок 9– Динамика общей численности микроводорослей (N), температуры (t) и солёности (S) воды на станции в б. Парис в 2017 г.

В 2017 г. количественные параметры численности и биомассы варьировали в пределах 0,78–5548 тыс. кл./л и 0,02–3,19 г/м³ соответственно, наблюдали пять пиков численности и четыре биомассы (рис. 9, 10). Зимний пик численности (52 тыс. кл./л) и биомассы (1 г/м³) отмечали в январе ($t_{\text{воды}} = -1,6^{\circ}\text{C}$, $S = 34\text{‰}$). Подо льдом массово развивался диатомовый планктон – *Chaetoceros debilis* (72,3% от общей численности и 41,6% от общей биомассы микроводорослей), *T. anguste-lineata* и *T. nordenskioldii* (20,0% и 28,0% от общей биомассы фитопланктона соответственно). Второй пик регистрировали весной в мае, численность микроводорослей составляла 44,2 тыс. кл./л, биомасса – 2,8 г/м³ ($t_{\text{воды}} = 9^{\circ}\text{C}$, $S = 32\text{‰}$), доминировали виды родов *Chaetoceros* и *Thalassiosira*: *Chaetoceros decipiens* (45,1% и 62,2% от общей численности и биомассы микроводорослей соответственно), *T. nordenskioldii* (30,7% и

32,7%), *T. allenii* var. *allenii* (28% от общей численности фитопланктона). В летний период наблюдали два пика численности и два пика биомассы. Первый летний пик биомассы регистрировали в июне ($t_{\text{воды}}=13,1^{\circ}\text{C}$, $S=33\text{‰}$), массовое развитие крупноклеточного *Rhizosolenia setigera* (71,7%) формировало биомассу микроводорослей. В конце июля ($t_{\text{воды}}=22,4^{\circ}\text{C}$, $S=30\text{‰}$) пики количественных параметров совпадали (69,2 тыс. кл./л, 3,19 г/м³); по численности доминировал *Skeletonema dohrnii* (65,7%), по биомассе – крупноклеточные *Ditylum brightwellii* (50,1%) и *T. lundiana* (32,5%).

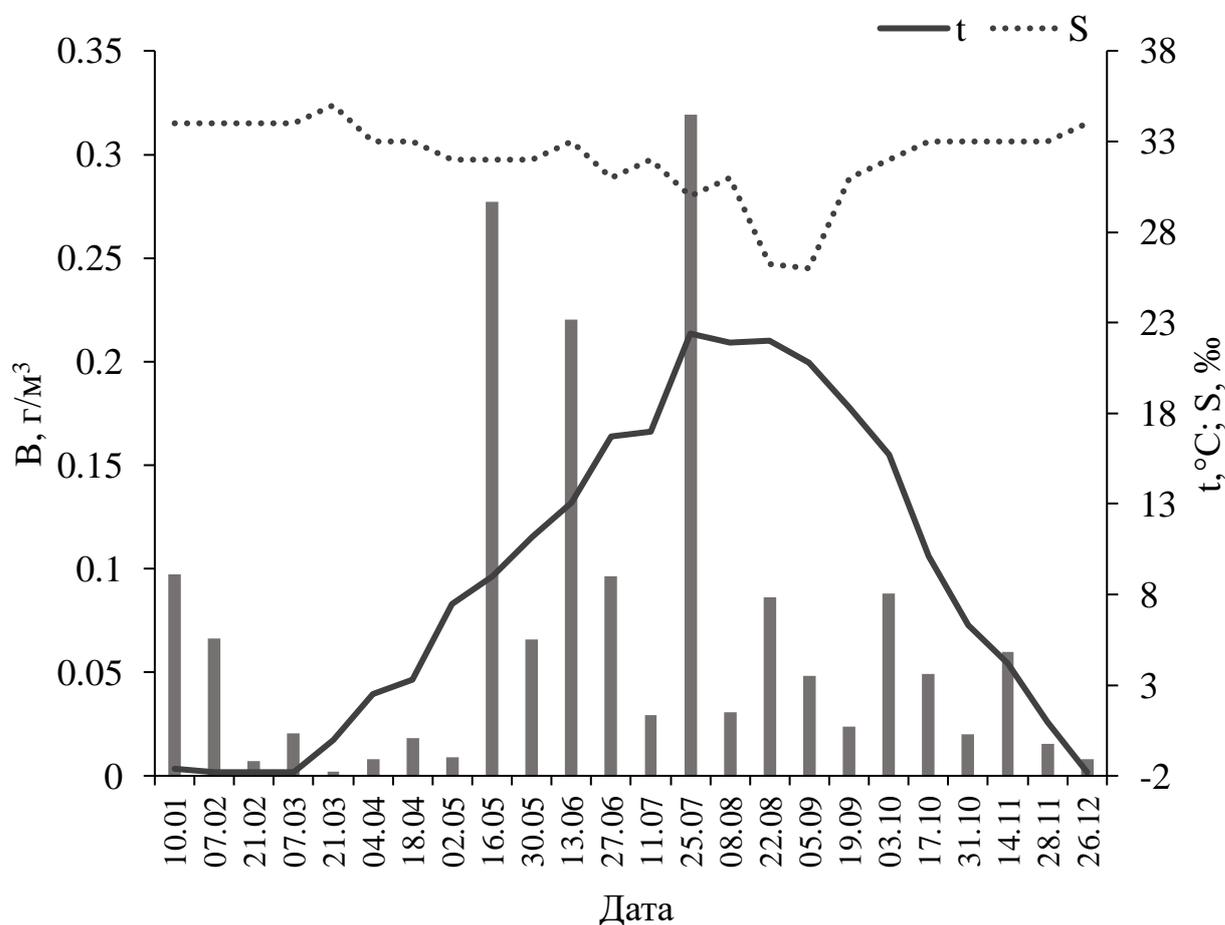


Рисунок 10 – Динамика общей биомассы микроводорослей (B), температуры (t) и солености (S) воды на станции в б. Парис в 2017 г.

В августе при температуре воды $22,0^{\circ}\text{C}$ и солености $26,2\text{‰}$ был зарегистрирован наиболее значительный за весь период исследования пик

численности фитопланктона (5548 тыс. кл./л). «Цветение» воды было связано с развитием диатомовой микроводоросли *Mediolabrus comicus* (99,6% от общей численности микроводорослей), это первый случай доминирования этого вида в морях России. Осенью в ноябре ($t_{\text{воды}}=4,2^{\circ}\text{C}$, $S=33\text{‰}$) регистрировали второй по интенсивности пик численности фитопланктона (76,7 тыс. кл./л), обусловленный массовым развитием *Skeletonema japonica* (98,4%).

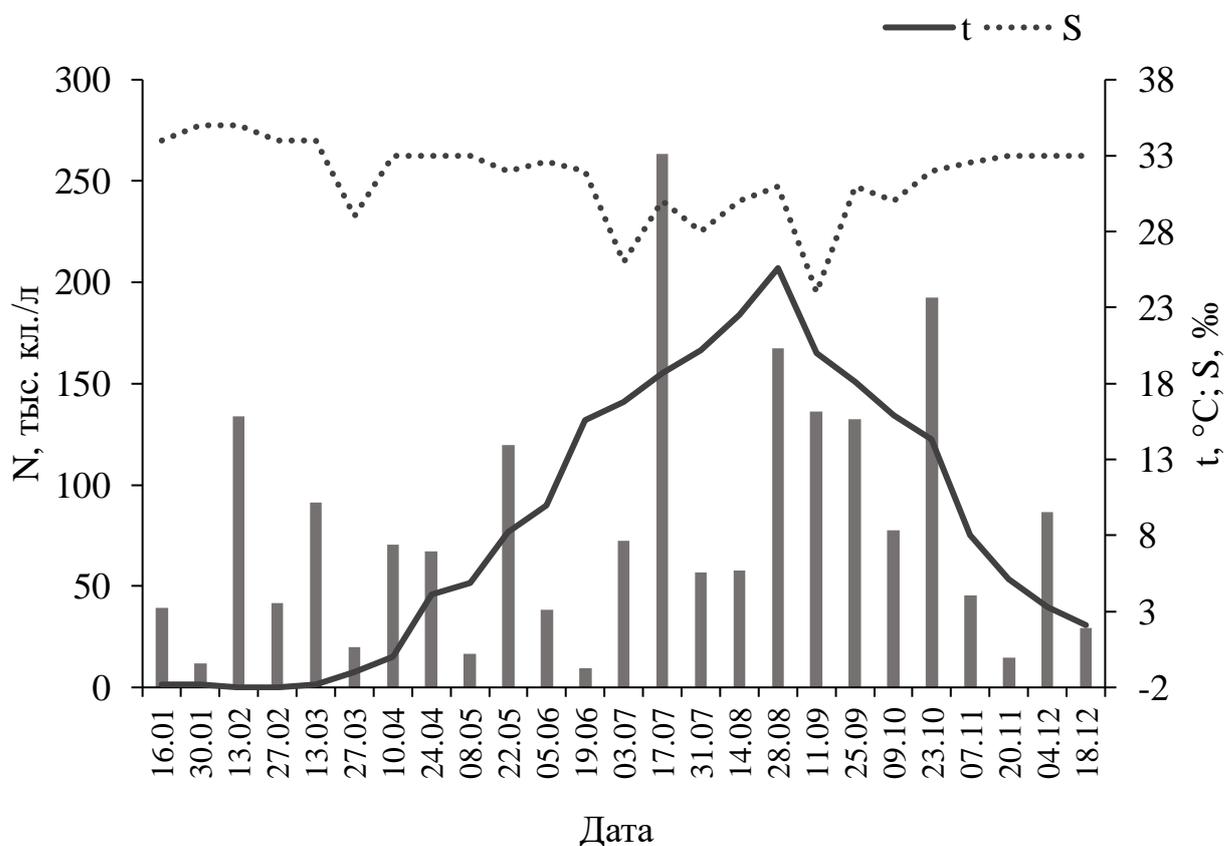


Рисунок 11 – Динамика общей численности микроводорослей (N), температуры (t) и солёности (S) воды на станции в б. Парис в 2018 г.

В 2018 г. численность микроводорослей изменялась в пределах 9,29–263,6 тыс. кл./л, биомасса 0,1–16,65 г/м³ (рис. 11, 12). Отмечали по пять пиков плотности и биомассы, сезонная динамика предельных значений количественных характеристик различалась. Зимний пик численности и

биомассы наблюдали в феврале ($t_{\text{воды}}=-1,8^{\circ}\text{C}$, $S=35\%$), он был обусловлен развитием *T. gravida* и *Bacterosira constricta* (по 23,58% и 20,7% от общей численности и биомассы соответственно), также значительный вклад в биомассу сообщества вносил крупноклеточный *Coscinodiscus oculus-iridis* (53,0%).

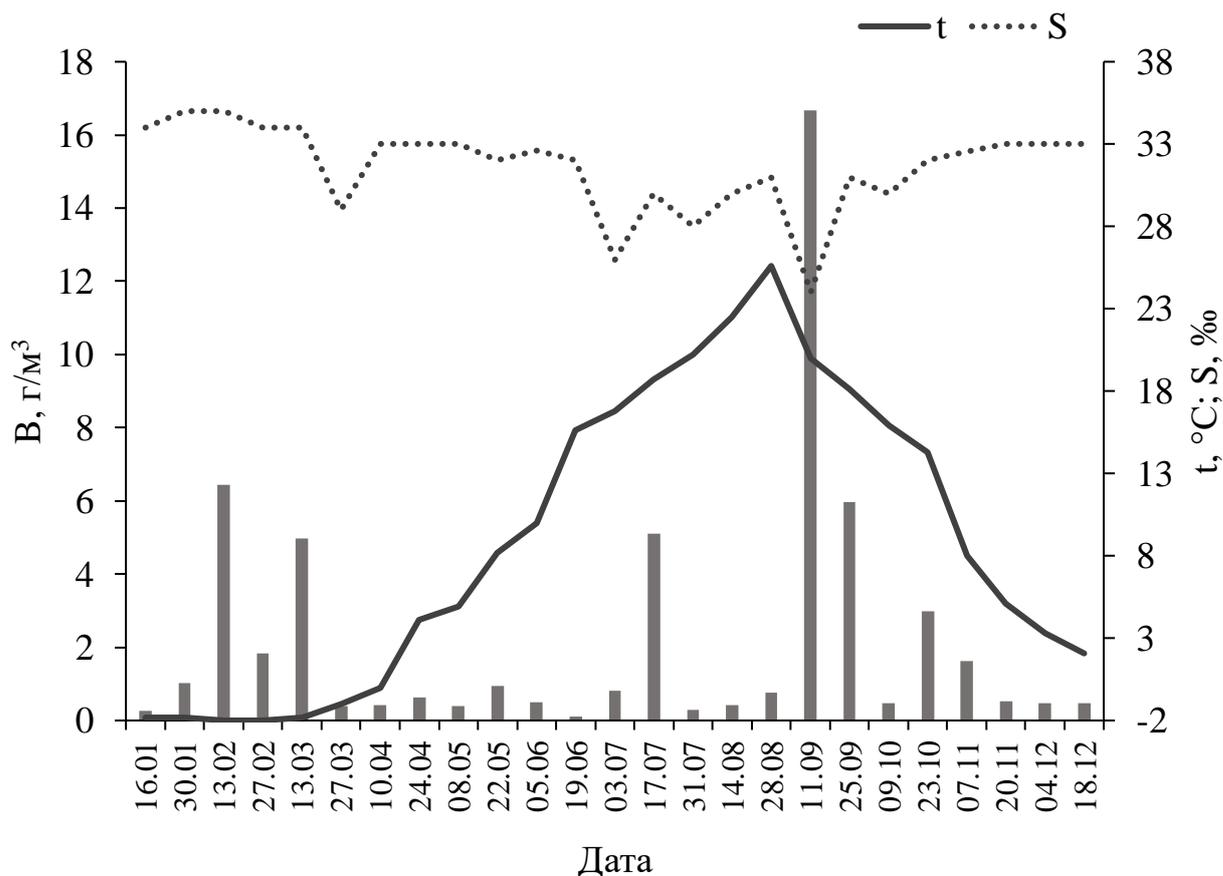


Рисунок 12 – Динамика общей биомассы микроводорослей (B), температуры (t) и солености (S) воды на станции в б. Парис в 2018 г.

Весенний пик уступал зимнему, вспышку численности микроводорослей отмечали в конце мая ($t_{\text{воды}}=8,2^{\circ}\text{C}$, $S=32\%$), в планктоне доминировали *C. debilis*, *C. decipiens*; пик биомассы пришелся на середину марта ($t_{\text{воды}}=-1,8^{\circ}\text{C}$, $S=34\%$) и был обусловлен массовым развитием *C. oculus-iridis* (49,7%) и *T. nordenskiöldii* (45,2%). В летний период зарегистрированы два пика численности и один биомассы: в июле ($t_{\text{воды}}=18,7^{\circ}\text{C}$, $S=30\%$)

регистрировали максимум численности фитопланктона, основу сообщества формировали *S. dohrnii* (75% от общей численности фитопланктона) и *C. oculus-iridis* (58,3% от общей биомассы микроводорослей), в августе ($t_{\text{воды}}=25,6^{\circ}\text{C}$, $S=31\text{‰}$) продолжалось массовое развитие *S. dohrnii* (68,5% от общей численности фитопланктона). Максимальный пик биомассы отмечали в начале сентября ($t_{\text{воды}}=20,0^{\circ}\text{C}$, $S=24\text{‰}$), он был сформирован *C. oculus-iridis* (92,7%). Также осенью в конце октября ($t_{\text{воды}}=14,3^{\circ}\text{C}$, $S=32\text{‰}$) значительную долю численности составлял *Pseudo-nitzschia calliantha* (20,3%), биомассы – *C. oculus-iridis* (22,1%).

Анализ полученных данных показал, что количественные параметры микроводорослей в б. Парис в период исследования в целом сопоставимы с таковыми в соседних акваториях (Коновалова, 1972; Стоник, Орлова, 1998; Бегун, 2004) и одного порядка с высокопродуктивными акваториями умеренных широт (Škaloud et al., 2006; Degerlund, Eilertsen, 2010). Пики развития микроводорослей, за исключением весны 2016 г., были отмечены в каждый сезон, в сообществе доминировали диатомовые водоросли. В динамике количественных параметров фитопланктона наблюдали межгодовые различия: в 2017 и 2018 гг. преобладали летние пики численности, а в 2016 г. максимум численности регистрировали зимой; наиболее высокие значения биомассы были характерны для летнего периода в 2016 и 2017 гг., и осеннего в 2018 г.

Доминирование диатомовых водорослей характерно для фитопланктона северо-западной части Японского моря (Паутова, Силкин, 2000; Алексанин и др., 2012). Большинство отмеченных в б. Парис видов-доминант широко распространены и преобладают в планктоне умеренных широт Мирового океана (Trigueros, Orive, 2001; Škaloud et al., 2006; Hernández-Becerril et al., 2007).

Сравнение полученных данных с результатами исследования фитопланктона, проведенными в б. Парис в 2013 г. (Shevchenko et al., 2018), показало, что для акватории характерно массовое подледное развитие *T.*

nordenskioeldii в зимне-весенний период и видов рода *Skeletonema* летом и осенью. *Thalassiosira nordenskioeldii* вызывает зимние и ранневесенние «цветения» воды в прибрежной и открытой зонах в северо-западной части Японского моря (Пономарева, 1954; Зернова, 1980; Макарова, 1988; Шевченко и др., 2003). Виды рода *Skeletonema* традиционно являются важным компонентом северо-западной части Японского моря, вызывая «цветения» воды в летне-осенний период (Стоник, Селина, 1995; Стоник, Орлова, 1998; Морозова, Орлова, 2005; Бегун, 2006).

Доминирование *C. debilis* и *C. decipiens* весной в планктоне района исследования отмечали в 2017 и 2018 гг. Схожий характер развития видов *Chaetoceros* отмечен в Амурском заливе Японского моря (Шевченко и др., 2004; Шевченко, Орлова, 2007). Данные виды известны как широко распространенные, развивающиеся в заметном количестве в зимне-весенний период в морях умеренных широт (Rines, Hargraves, 1988; Jensen, Moestrup, 1998). Одним из осенних доминирующих видов в б. Парис был *Pseudo-nitzschia calliantha*. Этот вид известен как вызывающий «цветения» воды в осенний период в Уссурийском заливе (Stonik, 2021). В целом виды рода *Pseudo-nitzschia* являются доминирующей группой токсичных микроводорослей планктона в северо-западной части Японского моря (Orlova et al., 2008; Stonik et al., 2011).

Исследования последних десятилетий показали, что «цветение» воды, вызванное массовым развитием микроводорослей в морской прибрежной зоне, может быть обусловлено многочисленными факторами среды: апвеллингом, речным стоком, вертикальным и горизонтальным перемешиванием, стратификацией, сезонными изменениями температуры, солнечной радиацией и др. (Brown, Ozretich, 2009; Carstensen et al., 2015; Cloern, 1996; Hall et al., 2013; Peierls et al., 2012; Shikata et al., 2008; Yin, 2003). Показана зависимость между обилием биогенных веществ и количественным развитием фитопланктона (Егоров и др., 2018; Hodgkiss, Songhui, 2004), в некоторых исследованиях установлено отсутствие связи между наличием

биогенов и «цветением» воды (Carstensen et al., 2015). Проведенные ранее исследования в локальных районах прибрежной зоны о-ва Русский показали отсутствие стойкой взаимосвязи между количественными характеристиками фитопланктона и основными биогенными веществами (Шевченко и др., 2020а, Shevchenko et al., 2018). Схожие сведения для зал. Петра Великого в целом представлены в работе В.А. Лучина и Е.А. Тихомировой (Лучин, Тихомирова, 2012), которые свидетельствуют о том, что содержание фосфатов и силикатов не лимитируют уровень первичной продукции.

Особенностью сезонной динамики фитопланктона в районе исследования являлось массовое развитие *Mediolabrus (=Minidiscus) comicus*, впервые зарегистрированное для морей России. Вид доминировал в б. Парис в августе 2017 г. при температуре воды 22,0°C. По данным литературы известны случаи «цветения» воды, вызванные этим видом, весной в Средиземном море (13°C) и в прибрежных водах Норвегии (6–7°C) (Daniels et al., 2015; Leblanc et al., 2018). *M. comicus* – вид нанопланктона (размер створки менее 5 мкм); такие организмы невозможно достоверно идентифицировать на световом уровне, что зачастую приводит к недооценке их роли в сообществе.

ГЛАВА 6. РОЛЬ РОДА *THALASSIOSIRA* В ФИТОПЛАНКТОНЕ БУХТЫ ПАРИС

6.1 Сезонная и межгодовая динамика количественных параметров видов рода *Thalassiosira* в б. Парис

Видовой состав и межгодовую динамику рода изучали на мониторинговой станции. За период исследования 2016–2018 гг. в б. Парис обнаружено 22 вида *Thalassiosira*, что составляет более половины видов рода, известных для зал. Петра Великого (32 вида) и для Японского моря (41 вид). Максимум видов – 17, отмечали в 2018 г., в 2016 и 2017 гг. количество видов составляло по 12. Наблюдали межгодовые различия в видовом составе, так *T. pseudonana* зарегистрирован только в 2016 г., *T. hyalina* и *T. levanderi* – в 2018 г. *Thalassiosira favosa* и *T. minima* отмечали в 2016 и 2018 гг., *T. oceanica* и *T. tealata* – в 2017 и 2018 гг. Доминировали в сообществе на протяжении периода исследования 10 видов *Thalassiosira* (табл. 5).

Таблица 5 – Виды *Thalassiosira*, доминирующие по численности в 2016–2018 гг. в б. Парис

| 2016 | 2017 | 2018 |
|--------------------------------------|-----------------------------------|--|
| <i>Thalassiosira aestivalis</i> | <i>Thalassiosira allenii</i> var. | <i>Thalassiosira allenii</i> var. <i>allenii</i> |
| <i>Thalassiosira anguste-lineata</i> | <i>allenii</i> | <i>Thalassiosira binata</i> |
| <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> | <i>Thalassiosira lundiana</i> | <i>Thalassiosira gravida</i> |
| <i>Thalassiosira pseudonana</i> | <i>Thalassiosira</i> | <i>Thalassiosira lundiana</i> |
| <i>Thalassiosira tenera</i> | <i>nordenskioldii</i> | <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> |
| | <i>Thalassiosira rotula</i> | <i>Thalassiosira tenera</i> |

Виды рода *Thalassiosira* вегетировали в планктоне б. Парис круглогодично. На протяжении периода исследования их суммарная численность варьировала от 35 кл./л до 434 тыс. кл./л, биомасса – 0,1 мг/м³–2,56 г/м³ (рис. 13, 14, 15).

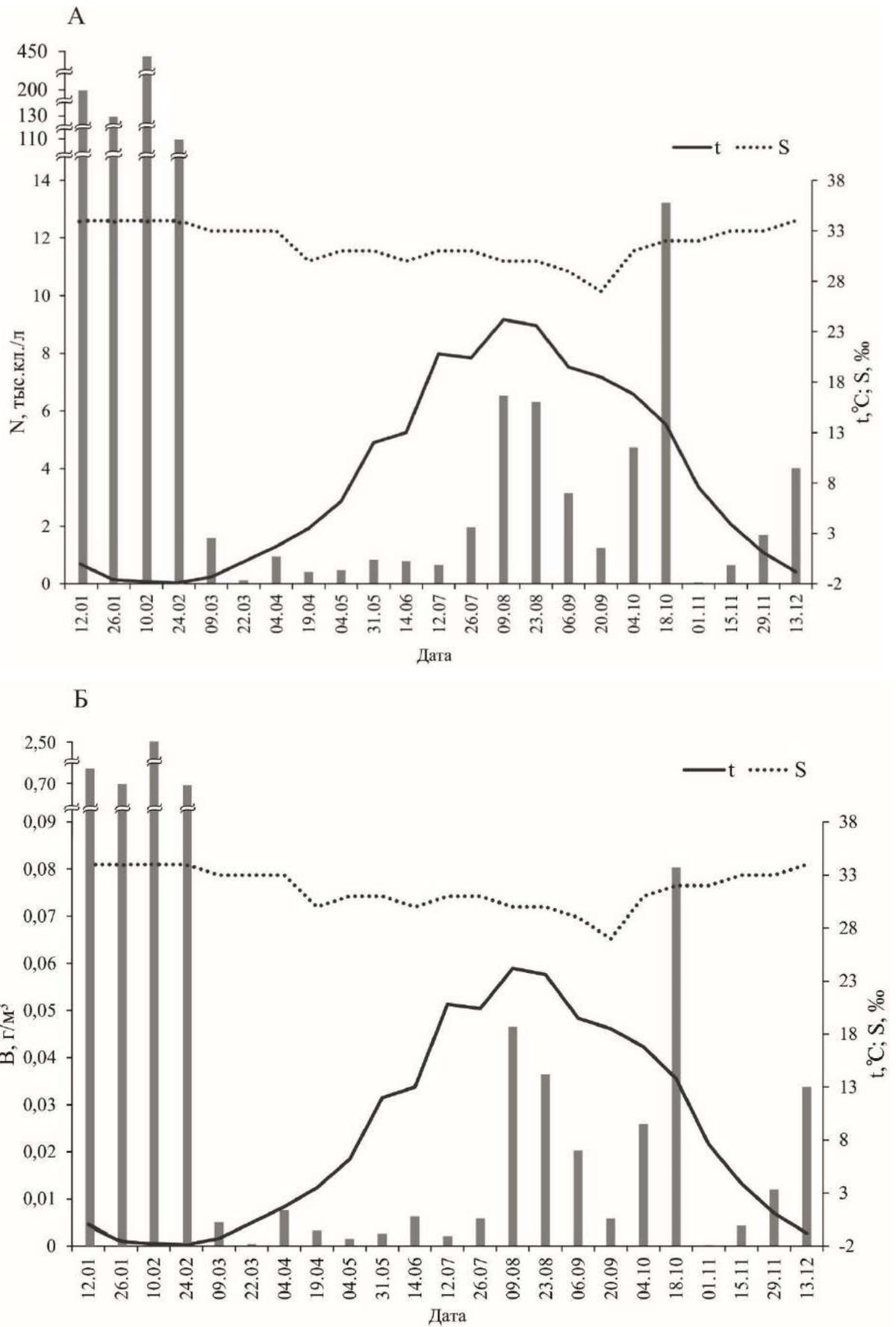


Рисунок 13 – Динамика суммарных численности (А) и биомассы (Б) видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2016 г.

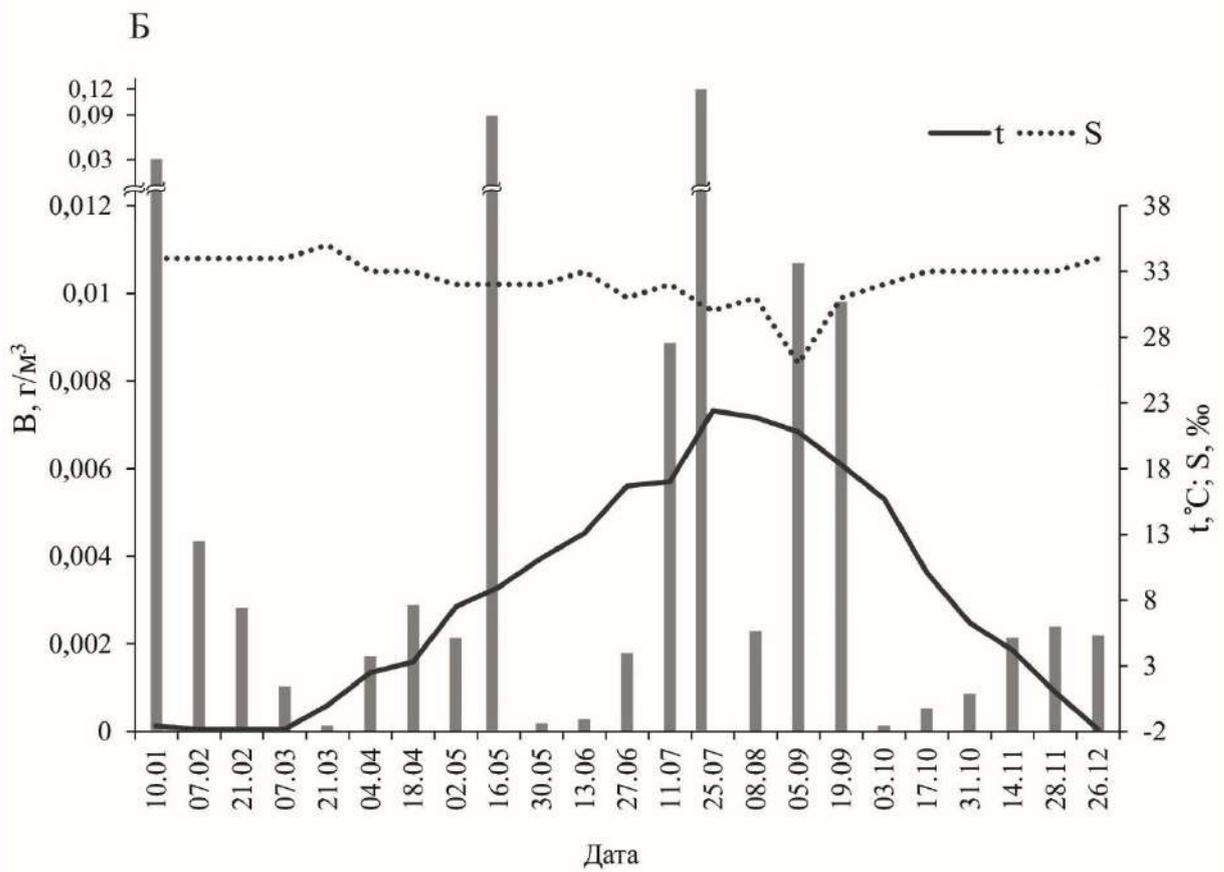
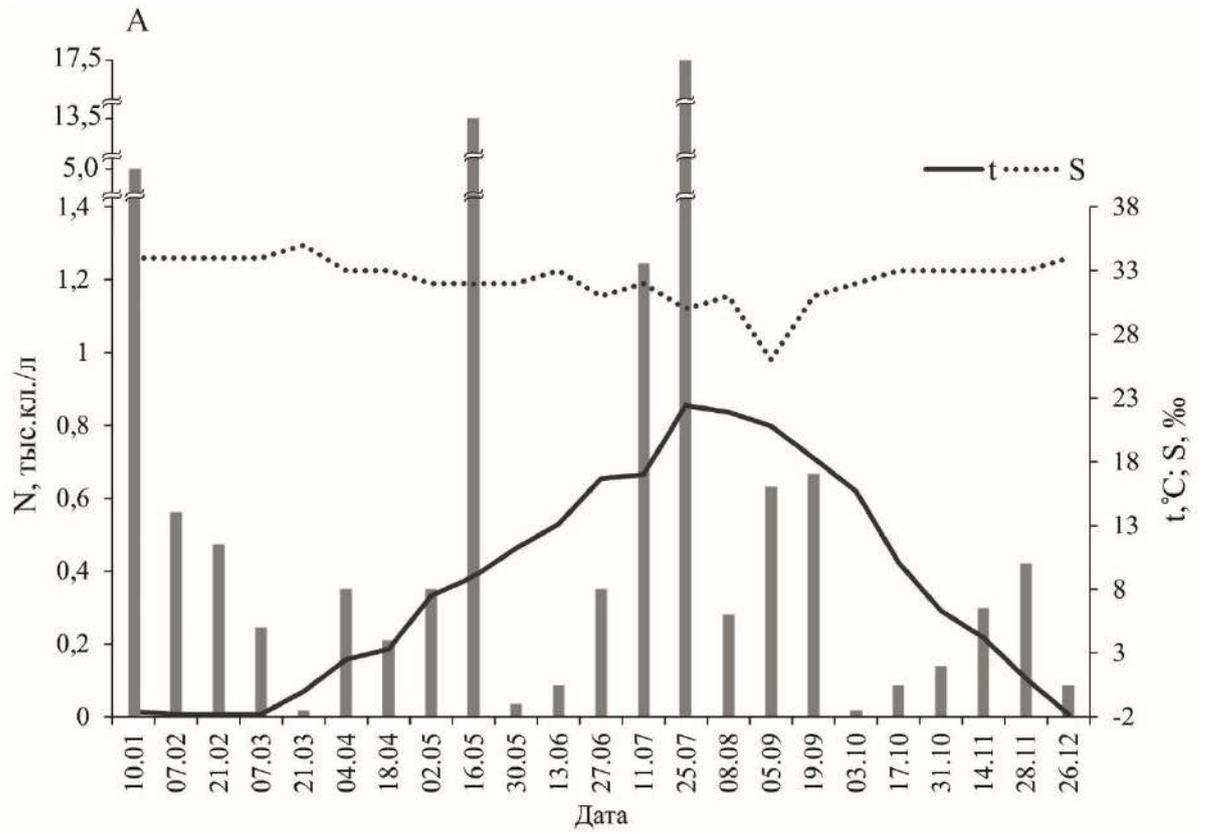


Рисунок 14 – Динамика суммарных численности (А) и биомассы (Б) видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2017 г.

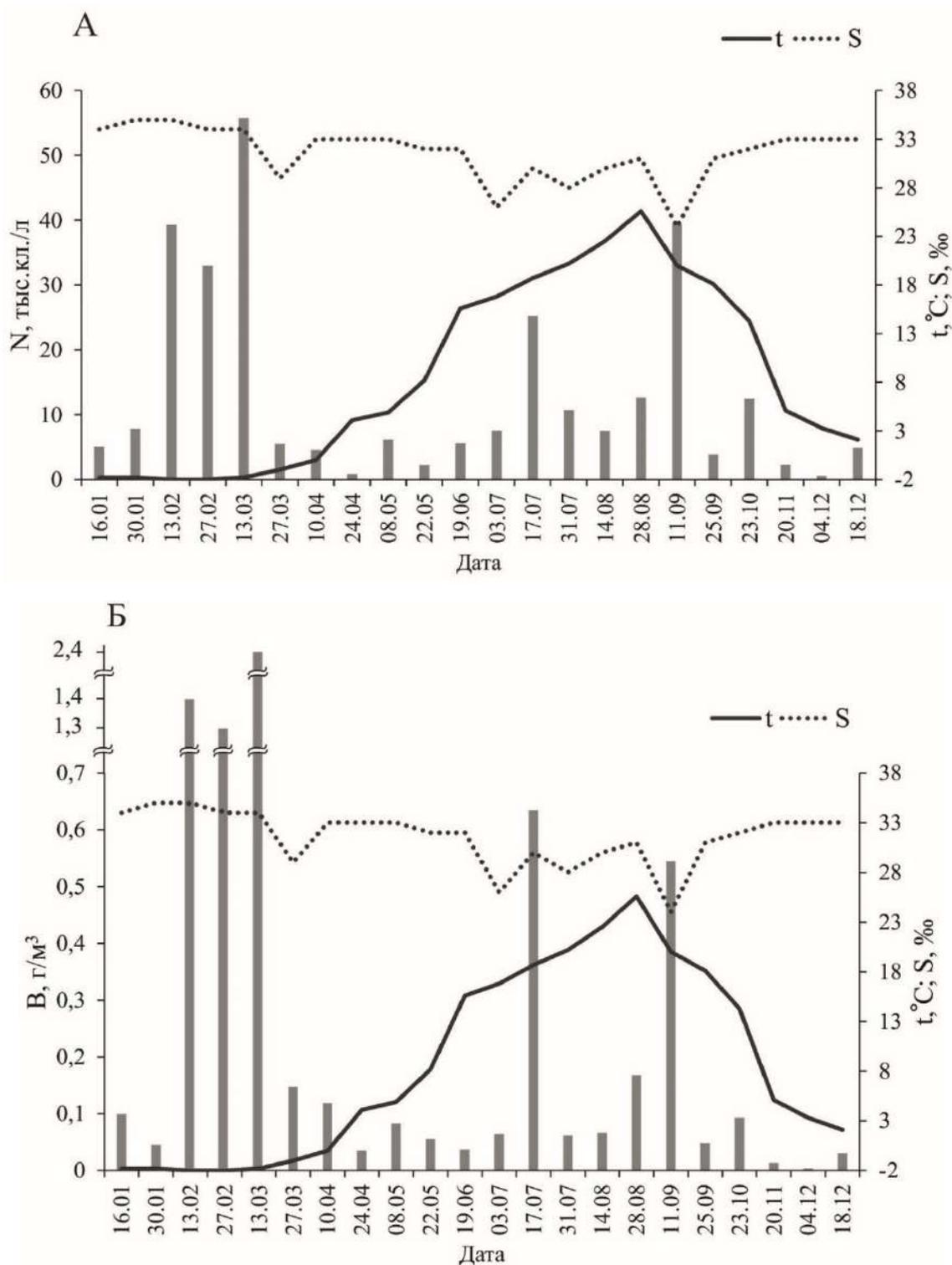


Рисунок 15 – Динамика суммарных численности (А) и биомассы (Б) видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2018 г.

Наблюдались межгодовые различия в сезонной динамике *Thalassiosira* spp. в б. Парис: в 2018 г. массовое развитие видов отмечали в зимне-весенний,

летний и осенний периоды, в 2017 г. – летом и осенью, а в 2016 г. только зимой. Пики численности и биомассы совпадали.

Предельные величины количественных параметров *Thalassiosira* в период исследования различались на порядок, в зависимости от года. Так в 2016 г. суммарная численность клеток видов рода изменялась от 52,6 кл./л до 434 тыс. кл./л, биомасса – 0,2 мг/м³– 2,56 г/м³, в 2017 г.: численность – 17,5 кл./л – 17,5 тыс. кл./л, биомасса – 0,1 мг/м³– 0,1 г/м³, в 2018 г.: численность – 579 кл./л – 55,8 тыс. кл./л, биомасса – 3,6 мг/м³ – 2,4 г/м³ (рис. 13, 14, 15).

Анализ сезонной динамики показал, что в зимний период пики численности и биомассы были обусловлены массовым развитием *T. nordenskioldii*, *T. anguste-lineata*, *T. tenera*. В 2016 г. в планктоне также доминировали *T. aestivalis* и *T. pseudonana*, а в 2018 г. – *T. gravida*. В 2017 г. только по биомассе доминировали *T. nordenskioldii* и *T. anguste-lineata*, достигая, соответственно, 28% и 20% от общей биомассы микроводорослей.

Традиционным видом зимнего и ранневесеннего «цветения» воды в северо-западной части Японского моря является *T. nordenskioldii* (Пономарева, 1954; Зернова, 1980; Макарова, 1988; Шевченко и др., 2003, 2020б; Shulgina, Shevchenko, 2019; Шульгина, Шевченко, 2019; Shevchenko et al., 2019). В Мировом океане *T. nordenskioldii* это один из наиболее широко распространенных видов планктонных диатомовых водорослей в морях умеренных широт, вызывающий зимние и зимне-весенние «цветения» в прибрежье северной Европы и Америки (Karentz, Smaida, 1984; Kristiansen et al., 2001; Smith et al., 2001; Henriksen, 2009).

Для сезонного распределения *T. nordenskioldii* в зал. Петра Великого, Японское море, характерно тяготение к зимне-весеннему сезону, что обусловлено низкой температурой и высокой соленостью воды, благоприятными для развития вида. Корреляционные связи численности *T. nordenskioldii* с гидрохимическими параметрами среды отражают приуроченность массового развития микроводоросли к зимнему периоду, когда соленость вод наибольшая (Shulgina, Shevchenko, 2019; Шульгина,

Шевченко, 2019; Шевченко и др., 2020б). Схожую корреляцию между соленостью воды и развитием *T. nordenskiöldii* наблюдали в период «цветения» фитопланктона в водах северо-восточной Атлантики и Арктики (68–80° с.ш.) (Degerlund, Eilertsen, 2010). Температура воды является фактором, благоприятным для массового развития вида в зимне-весенний период, но не лимитирующим.

В начале зимы для вод зал. Петра Великого характерны высокие показатели биогенных элементов (Шулькин и др., 2013; Shevchenko et al., 2018). Низкий уровень биогенных элементов не является фактором, лимитирующим численность *T. nordenskiöldii* ни в районе исследования, ни в морях умеренной зоны Мирового океана (Degerlund, Eilertsen, 2010; Flickinger, 2016).

С 70-х годов XIX века *T. nordenskiöldii* известен, как вид, вызывающий «цветения» воды в зимне-весенний период в умеренных водах Мирового океана (Cleve, 1873; Smayda, 1957; Degerlund, Eilertsen, 2010). Однако, отмечено уменьшение роли *T. nordenskiöldii* в сообществе в 2000-х годах, по сравнению с 1970-ми и более ранним периодом (Degerlund, Eilertsen, 2010; Flickinger, 2016). В ряде акваторий, например, в зал. Наррагансетт отмечается полное исчезновение вида, начиная с 2014 г. (Flickinger, 2016). В северо-западной части Японского моря зимние «цветение» вида, свыше 2,5 млн кл./л, регистрировали в 50–70-х годах XX века (Пономарева, 1954; Зернова, 1980; Коновалова, 1987). Многолетняя динамика численности *T. nordenskiöldii* в Амурском заливе в 2005–2015 гг. демонстрирует снижение частоты появления и пиков развития вида после 2010 г. В б. Парис, расположенной в более открытой части зал. Петра Великого, в марте 2014 г. регистрировали «цветение» воды, обусловленное массовым развитием *T. nordenskiöldii*. В 2015 г. вид исчезает из числа доминант в районе исследования (Шевченко и др., 2020б). На протяжении периода нашего исследования в б. Парис вид вновь входил в состав доминирующих видов фитопланктона, однако не вызывал «цветения» воды. Годовые максимумы численности *T. nordenskiöldii*

варьировали в пределах 13,5 тыс. кл./л (2017 г.) – 234,6 тыс. кл./л. (2016 г.). Значительной доли в сообществе вид достигал в зимний и ранневесенний периоды – 31–92% от общей численности и 28–67% от общей биомассы фитопланктона при температуре воды -1,8–9°C и солености 33,0–35,0‰. Этот вид формировал зимнее сообщество и обуславливал количественные характеристики фитопланктона в целом (рис. 16 А).

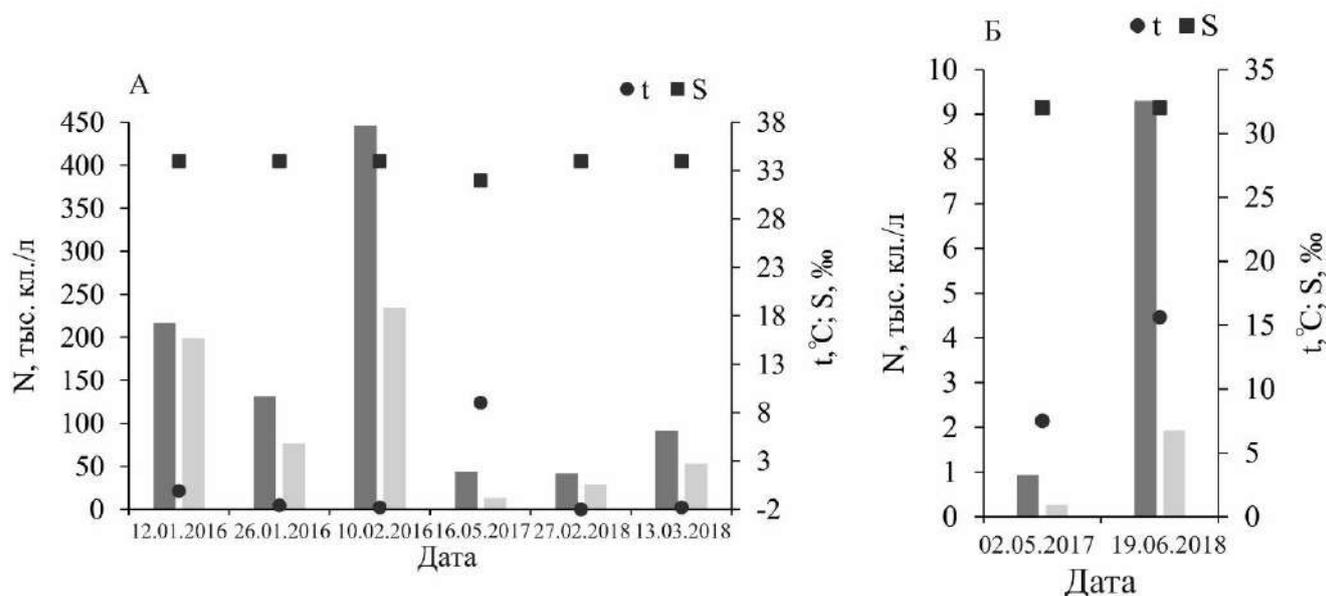


Рисунок 16 – Даты доминирования видов *Thalassiosira* фитопланктоне в б. Парис. Темные столбики – общая численность фитопланктона, светлые – численность *Thalassiosira nordenskiöldii* (А) и *Thalassiosira allenii* var. *allenii* (Б).

Весной в районе исследования, помимо *T. nordenskiöldii*, в сообществе доминировал *T. allenii* var. *allenii* (в 2017 г.) (рис. 16 Б). *Thalassiosira allenii* var. *allenii* впервые идентифицирован в планктоне морей России, ранее вид был обнаружен в новоазовских отложениях Азовского моря (Гогорев, Ковалева, 2017). В целом для него характерно широкое распространение в Мировом океане – в субарктических, субтропических и антарктических водах (Макарова, 1977; Takano, 1965; Hasle, 1978b, Rivera, 1981; Hallegraeff, 1984; Lee, Yoo 1986; Olguin et al., 2006, Li et al., 2013; Hernández-Becerril et al., 2015;

Park et al., 2016b). В б. Парис клетки *T. allenii* var. *allenii* отмечали на протяжении всего года, а в мае вид входил в число доминирующих, достигая 28% от общей численности фитопланктона.

В летний период *T. allenii* var. *allenii* также доминировал в планктоне. Максимальную численность 7,6 тыс. кл./л отмечали в июле 2018 г. при температуре воды 16,1–16,8°C, доля вида от общей численности фитопланктона составляла 20%. *T. allenii* var. *allenii* впервые указан как доминирующий вид в морских водах России. В водах северной части Эгейского моря и юго-восточной части Черного моря вид вегетирует на протяжении всего года, обуславливая «цветение» воды осенью, при температуре воды 16,0–23,1°C (Aydin et al., 2009). На этих акваториях массовое развитие *T. allenii* var. *allenii* служит причиной гипоксии и аноксии (Koray, 2004).

В начале мая 2018 г. *T. binata* доминировал в фитопланктоне района исследования при невысокой численности – 4,3 тыс. кл./л, доля вида составляла 26% от общей численности микроводорослей (рис. 17 А). Это первый случай доминирования вида в морях России. Согласно данным литературы, клетки *T. binata* отмечены в умеренных водах Тихого и Атлантического океанов (Hasle, Fryxell, 1977; Takano, 1990; Hasle, Syvertsen, 1997; Lange et al., 1992; Li et al., 2013). Сведения о количественных параметрах вида фрагментарны, известен один случай массового развития *T. binata* в устье реки Аракава, Токийский залив в июле и августе 2005 г. (Okada et al., 2009).

Мелкоклеточный *T. pseudonana* по данным литературы является тропическо-бореальным видом (Орлова и др., 2009). Вид обуславливает «цветения» в прибрежных водах умеренной зоны Атлантического океана весной – в начале лета и является постоянным компонентом планктона на протяжении года (Marshall et al., 2006; Nevia-Orube et al., 2015; Flickinger, 2016). Наши исследования, показали, что в планктоне б. Парис вид доминировал в феврале 2016 г. (200 тыс. кл./л), достигая 44% от общей численности микроводорослей (рис. 17 Б). Для морей России *T. pseudonana*

впервые указывается как доминант. Из-за мелких размеров существует сложность в идентификации вида, поэтому его роль в сообществе в Мировом океане нуждается в уточнении.

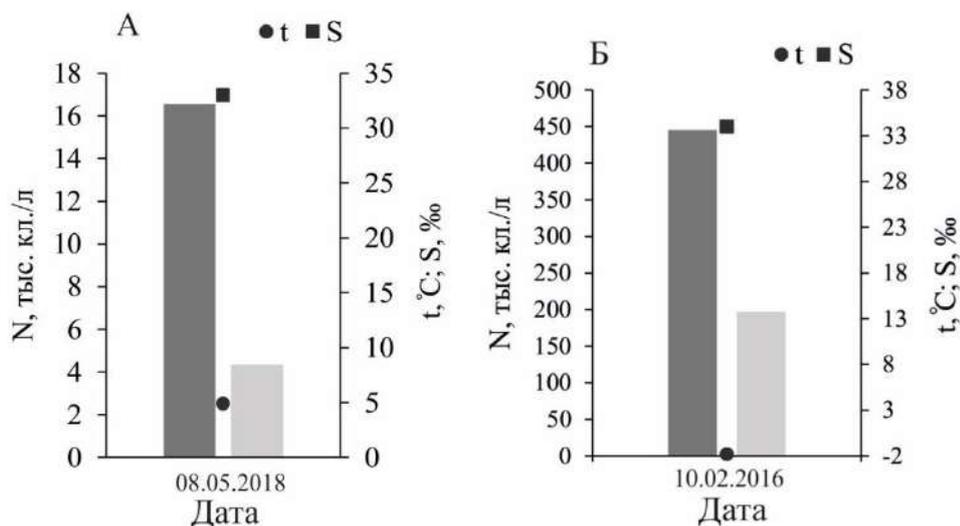


Рисунок 17 – Даты доминирования видов *Thalassiosira* фитопланктоне в б. Парис. Темные столбики – общая численность фитопланктона, светлые – численность *Thalassiosira binata* (А) и *Thalassiosira pseudonana* (Б).

Виды *T. anguste-lineata* и *T. gravida* широко распространены в Мировом океане и являются постоянными компонентами умеренных вод Атлантического и Тихого океанов (Rivera, 1981; Mahood et al., 1986; Hernández-Becerril, Tapia Peña, 1995; Harris et al. 1995; Sar et al., 2001, 2002; Muylaert, Sabbe, 1996; Hoppenrath et al., 2007). эти виды отмечены во всех Дальневосточных морях России (Макарова, 1988). В районе исследования *T. anguste-lineata* вегетировал круглогодично, достигая зимой существенной доли в сообществе (58% и 33% от общей численности и биомассы микроводорослей соответственно) (рис. 18 А). «Цветения» воды, обусловленные этим видом, отмечены в Черном море в весенний период (Koray, 2004; Wasmund et al., 2019).

В б. Парис клетки *T. gravida* регистрировали в осенне-зимний период, с увеличением роли вида в сообществе зимой. Вспышка развития вида

(численность 31,6 тыс. кл./л, биомасса 1,3 г/м³) отмечена в феврале 2018 г., его доля достигала 21% от общей численности и 24% от общей биомассы фитопланктона (рис. 18 Б). *Talassiosira gravida* вызывает подледные «цветения» воды в зимне-весенний период в водах Арктики (Poulin et al., 2011; Lacour et al., 2018).

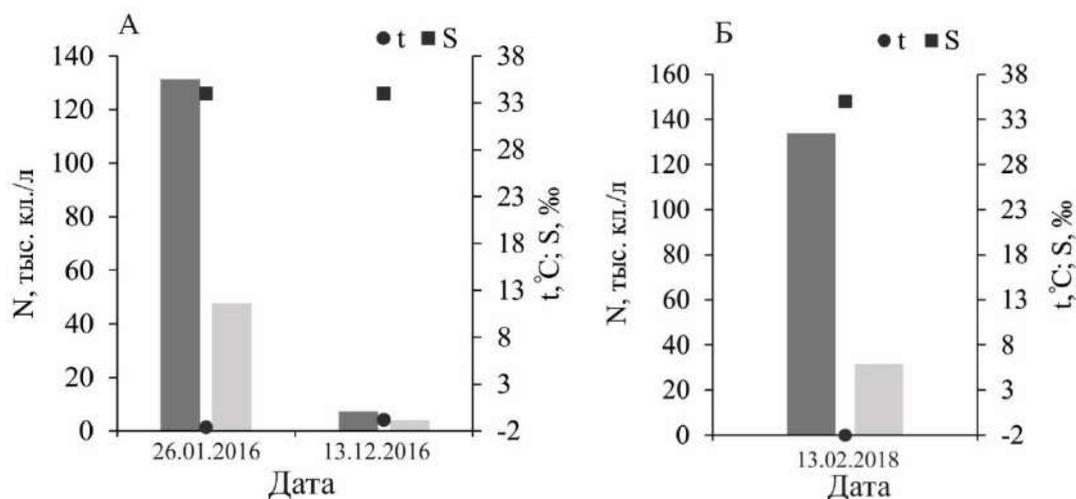


Рисунок 18 – Даты доминирования видов *Thalassiosira* фитопланктоне в б. Парис. Темные столбики – общая численность фитопланктона, светлые – численность *Thalassiosira anguste-lineata* (А) и *Thalassiosira gravida* (Б).

Еще одним видом, достигавшим массового развития в зимний сезон в б. Парис был *T. aestivalis* (рис. 19 А). Вид доминировал (58% от общей численности и 43% от общей биомассы микроводорослей) только в феврале 2016 г. Впервые для морей России *T. aestivalis* зарегистрирован как доминант фитопланктона. Согласно данным литературы, вид на протяжении года является постоянным компонентом планктона в Северном море, преобладая в период с октября по апрель (Hoppenrath et al. 2007). В водах Британской Колумбии, в прибрежной зоне о-ва Квадра, в апреле 1994 г. «цветение» *T. aestivalis* послужило причиной гибели культивируемого атлантического лосося (*Salmo salar*) (Kent et al., 1995).

Постоянным компонентом планктона круглогодично в б. Парис являлся *T. tenera*. Вид вегетировал в широком диапазоне температуры воды и солености (-1,8–25°C, 30–35‰). Зимний максимум развития наблюдали в конце января–феврале (7–43 тыс. кл./л, 23–136 мкг/м³), вид доминировал в сообществе достигая 39% (2016 г.) – 62% (2018 г.) от общей численности микроводорослей (рис. 19 Б). Доминирование *T. tenera* впервые отмечено в морях России. Оригинальные сведения согласуются с данными, приведенными для б. Немецкой, Северное море (Hoppenrath et al. 2007). В б. Немецкой вид присутствовал в планктоне круглый год, наиболее часто встречался в холодный период с ноября по февраль при температуре воды -2–2,7°C, солености 27‰. В зал. Сан-Матиас (Аргентина) *T. tenera* был отмечен с февраля по сентябрь (Sar et al. 2002). Количественные данные и сведения о роли вида в сообществе в публикациях М. Хоппенрайт с соавторами (Hoppenrath et al., 2007) и Е.А. Сар с соавторами (Sar et al., 2002) не указаны. Возможно, даже на исследованных акваториях роль *T. tenera* недооценена в планктоне.

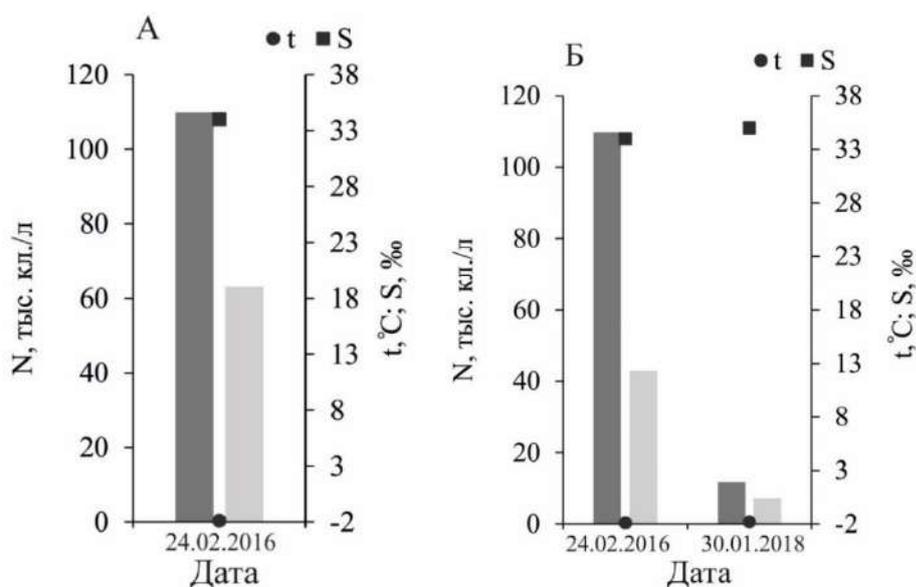


Рисунок 19 – Даты доминирования видов *Thalassiosira* фитопланктоне в б. Парис. Темные столбики – общая численность фитопланктона, светлые – численность *Thalassiosira aestivalis* (А) и *Thalassiosira tenera* (Б).

В 2017 г. и 2018 г. в б. Парис наблюдали массовое развитие *T. lundiana* (Тевс и др., 2022). Вид развивался в летний период ($t_{\text{воды}}=22,4^{\circ}\text{C}$, $S=30,4\text{‰}$), достигая 25% от общей численности и 33% от общей биомассы фитопланктона (рис. 20 А). Вид впервые приводится, как доминант фитопланктона для морей России. В Миром океане распределение *T. lundiana* приурочено к субтропическим и умеренным водам (Mahood et al., 1986; Sar et al., 2001; Hoppenrath et al., 2007; Garcia, Odebrecht, 2009; Li et al., 2013; Lee, Park, 2008; Park et al., 2016b). Согласно сведениям литературы, вид не является массовым, встречается редко (Hoppenrath et al., 2007; Garcia, Odebrecht, 2009). В прибрежных водах Бразилии *T. lundiana* был зарегистрирован в декабре–марте, при температуре воды $15\text{--}29^{\circ}\text{C}$, солёности $9\text{--}36\text{‰}$ (Garcia, Odebrecht, 2009). Летом 2017 г. *T. lundiana* доминировал одновременно с *T. tenera*, доля которого составляла 36% от общей численности фитопланктона.

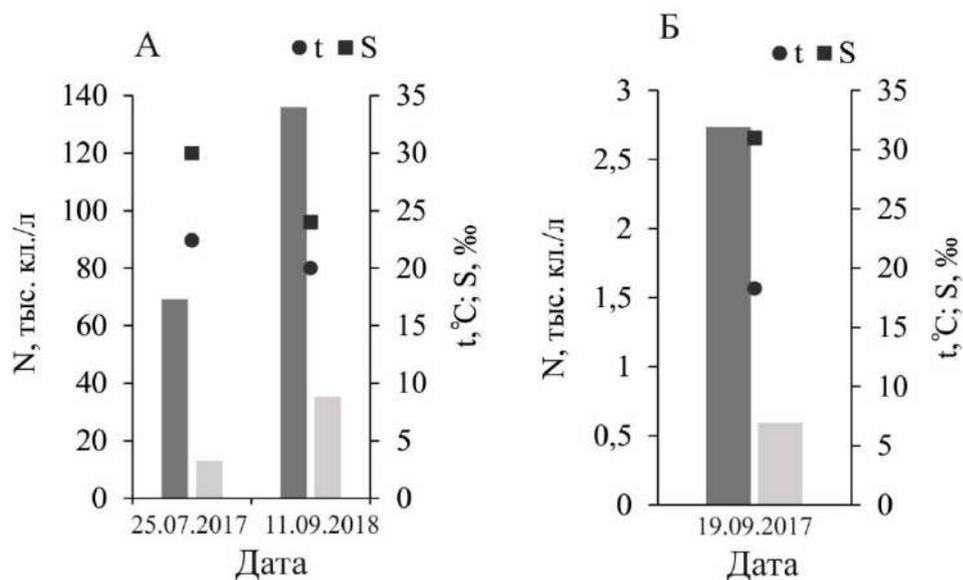


Рисунок 20 – Даты доминирования видов *Thalassiosira* фитопланктоне в б. Парис. Темные столбики – общая численность фитопланктона, светлые – численность *Thalassiosira lundiana* (А) и *Thalassiosira rotula* (Б).

Осенью в сентябре 2017 г. в планктоне доминировал *T. rotula* достигая 22% от общей численности и 40% от общей биомассы фитопланктона (рис. 20 Б).

Согласно полученным данным, представители *Thalassiosira* являются постоянным компонентом планктона, доминируя в разные сезоны. Характер сезонной динамики видов описывался многовершинной (*T. nordenskioldii*) или двухвершинной (*T. allenii* var. *allenii*, *T. gravida*, *T. tenera*) кривой. Для этих видов характерна широкая экологическая пластичность. Сезонная динамика количественных параметров, описываемая одновершинной кривой, была характерна для видов приуроченных к ограниченному диапазону факторов среды – холодноводным (*T. aestivalis*, *T. gravida*) или тепловодным (*T. lundiana*) условиям. Одновременно в планктоне в районе исследования присутствовали от одного до нескольких видов рода. Так в летне-осенних пробах фитопланктона регистрировали до пяти видов, весной наблюдали максимальное число видов – восемь (13.03.2018), в зимний период одновременно вегетировали не более трех видов. Один из видов доминировал в сообществе, остальные ему сопутствовали, зачастую редкие – весной *T. hyalina*, летом *T. levanderi*, *T. favosa*, *T. oceanica*, осенью *T. tealata* в незначительных количествах. В целом, одновременное присутствие нескольких видов одного рода диатомовых, например, *Skeletonema*, *Chaetoceros* и других, характерно для фитопланктона умеренных вод (Rines, Hargraves, 1988; Kooistra et al., 2008; Yamada et al. 2010).

Половина видов-доминант *Thalassiosira* (*T. aestivalis*, *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. lundiana*, *T. pseudonana*, *T. tenera*) из 10, были впервые зарегистрированы как доминанты фитопланктона в Японском море и для морей России в целом (Shulgina, Shevchenko, 2021). Некоторые зарегистрированные виды-доминанты, (*T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. lundiana*, *T. rotula*) имеют тропическо-бореальный тип распределения и доминируют в планктоне в тепловодный период. В настоящее время отмечается быстрое потепление поверхностных вод в Японском море,

обусловленное как глобальными климатическими изменениями, так и активизацией ветвей теплового течения Куроисио (Trenberth et al., 2007; Belkin, 2009). В центральной части зал. Петра Великого (заливы Амурский и Уссурийский) за предшествующие 50 лет, среднегодовая температура поверхностного слоя воды увеличилась на 0,94°C, что связывают с активизацией теплового Восточно-Корейского течения (Гайко, 2005). Возможно, общий тренд потепления обуславливает массовое развитие тепловодных видов и, как следствие, появление новых доминирующих видов в сообществе в районе исследования. Так же свой вклад в расширение видового списка *Thalassiosira* и фитопланктона в целом, вносят регулярность гидробиологических сборов, охватывающих все сезоны, долговременность наблюдений и комплексный подход к видовой идентификации с применением методов электронной микроскопии и лабораторного культивирования.

6.2 Комплексы видов рода в б. Парис

Для анализа сходства/различия состава *Thalassiosira* в сезонной и межгодовой динамике в б. Парис в период исследования были построены дендрограммы (рис. 21–23). Выделились три группы, характеризующиеся специфическим составом видов, уровень сходства кластеров составлял от 18% до 30%.

В комплекс I при уровне сходства 15%, объединились виды, развивающиеся в массе в зимне-весенний период. Основу комплекса формировал тропическо-аркто-бореальный вид *T. nordenskiöldii*. В состав комплекса I также входили тропическо-аркто-бореальные *T. anguste-lineata*, тропическо-бореальные *T. binata*, *T. allenii* var. *allenii* и аркто-бореальные *T. gravida*, *T. ordinaria*. Специфическим видом комплекса являлся *T. pseudonana*.

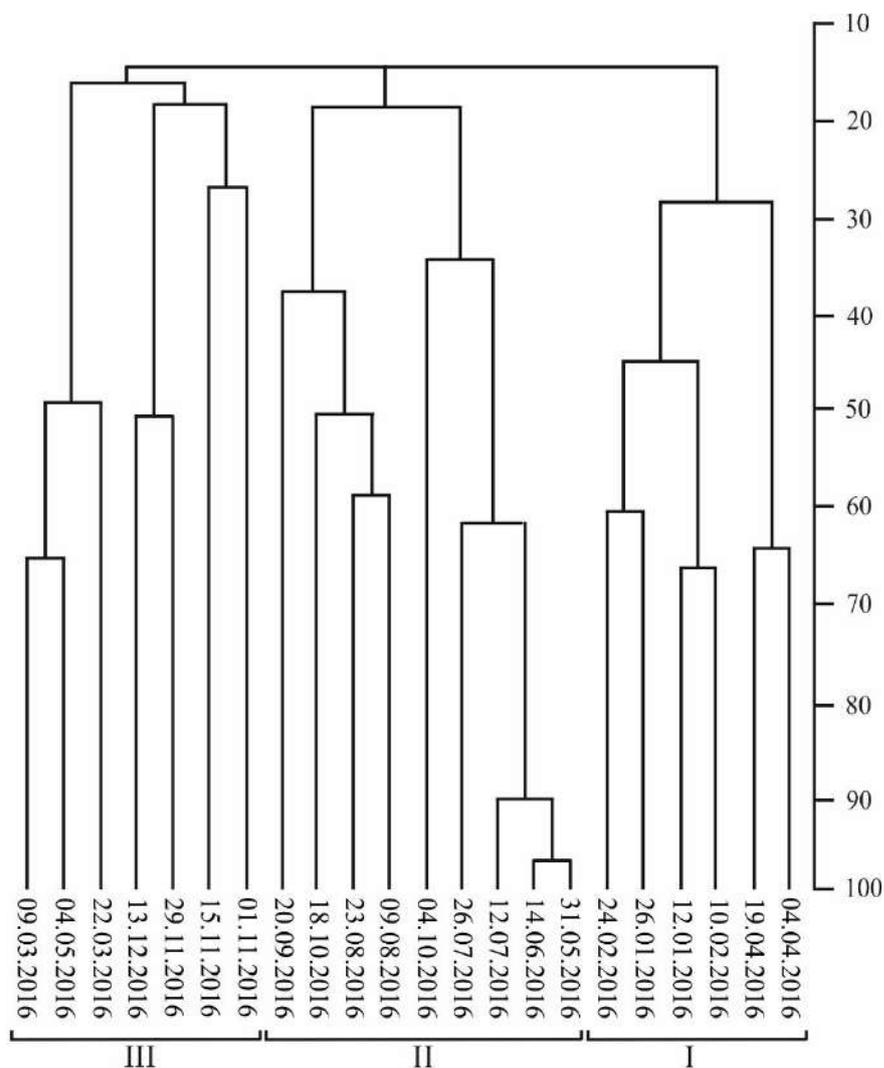


Рисунок 21 – Дендрограмма сходства сезонных комплексов видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2016 г.

Комплекс II, уровень сходства 30%, формировали виды, развивающиеся преимущественно в теплый сезон – лето-осень (2016 г.) или на протяжении года (2017, 2018 гг.). Основу комплекса составляли развивающиеся в массе тропическо-аркто-бореальный *T. tenera*, тропическо-бореальные *T. allenii* var. *allenii* и *T. lundiana*. В незначительных количествах встречались аркто-бореальные *T. ordinaria* и *T. gravinga*, тропическо-бореальные *T. oceanica* и *T. tealata*. Только во II комплекс входили *T. favosa* и *T. levanderi*.

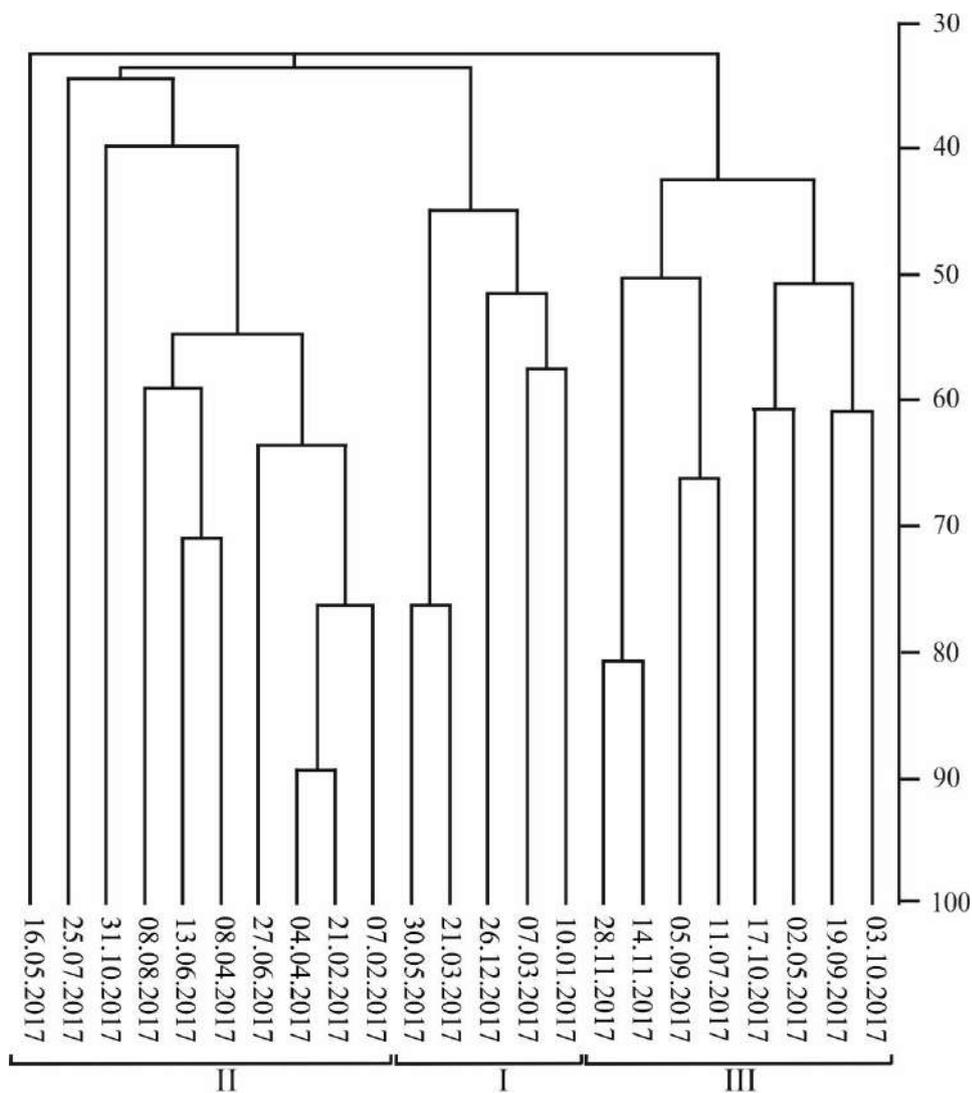


Рисунок 22 – Дендрограмма сходства сезонных комплексов видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2017 г.

В комплекс III объединились виды, развивавшиеся в планктоне в разные сезоны, при уровне сходства 10%. В состав III комплекса вошли виды, характерные для комплексов I и II: *T. ordinaria*, *T. gravida*, *T. allenii* var. *allenii*, *T. anguste-lineata*. Отличительной особенностью являлось отсутствие в его составе основных видов комплексов I и II – *T. nordenskioldii* и *T. tenera*. Отмечен специфический вид космополит *T. minima*.

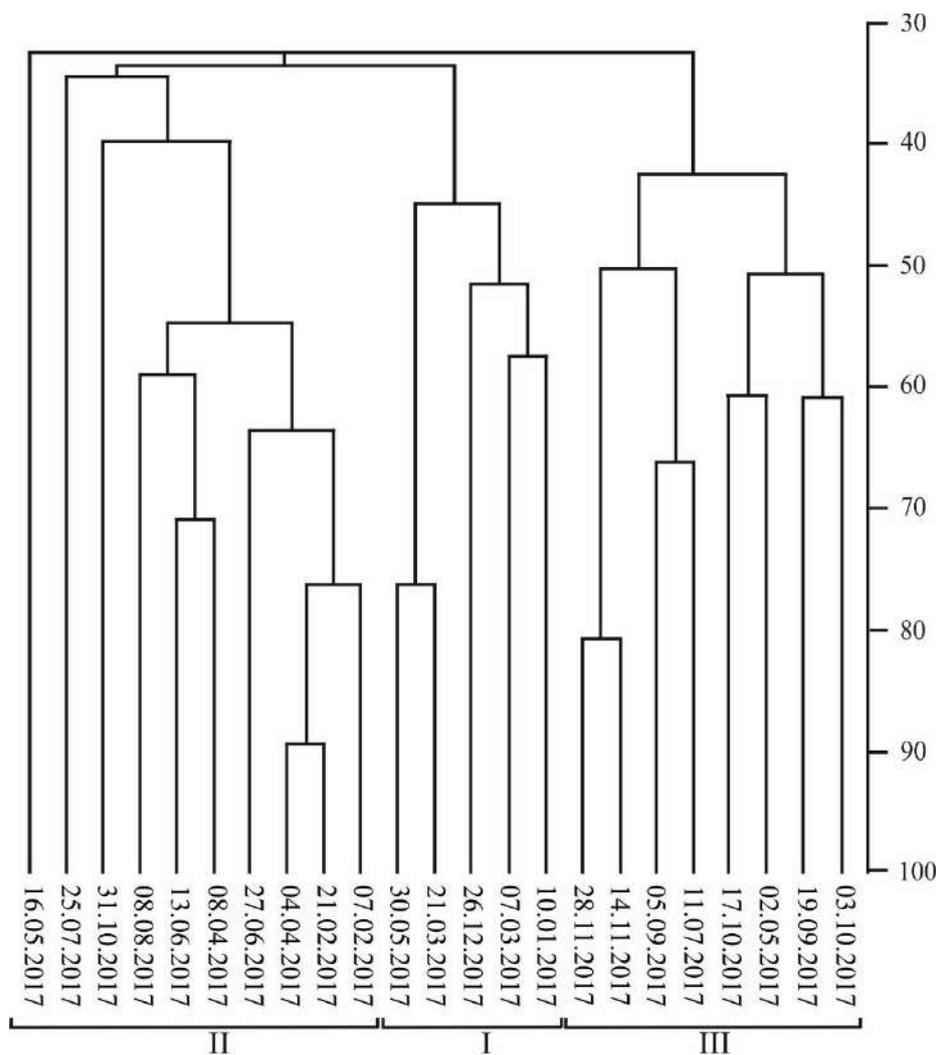


Рисунок 23 – Дендрограмма сходства сезонных комплексов видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2018 г.

Анализ дендрограмм показал, что I комплекс соответствовал сезонному, холодноводный комплекс включал виды, развитие которых было приурочено к зимне-весеннему периоду. Комплекс II только в 2016 г. выделялся как сезонный – тепловодный, объединив виды, развивающиеся в летне-осенний период. В III комплекс, также как в комплекс II в 2017 и 2018 гг. вошли виды, развивающиеся в планктоне в разные сезоны года. Сведения литературы о сезонной динамике видового состава и количественных параметров представителей *Thalassiosira* в Мировом океане, полученные с применением электронной микроскопии, крайне ограничены. Так, род изучен в прибрежных

водах островов Гельголанд и Зильт, Северное море. Показано, что распределение видов *Thalassiosira* не соответствует сезонам и наблюдаются значительные межгодовые различия в видовом составе и динамике численности (Hoppenrath et al., 2007). Отсутствие четкой сезонной выраженности в видовом распределении рода в б. Парис и присутствие в фитопланктоне тепловодных тропическо-бореальных видов в холодноводный период может свидетельствовать о высокой пластичности представителей рода к условиям среды. К примеру, доказана вегетация *T. nordenskioeldii* в широком диапазоне температур от $-1,8$ до 18°C , с температурным оптимумом $-1,8-6^{\circ}\text{C}$ (Шевченко и др., 2020; Degerlund, Eilertsen, 2010); в б. Парис в период исследования вид встречался круглый год. Также существенный вклад в сезонную динамику видового состава фитопланктона в районе исследования вносит сложный гидрологический режим. Залив Петра Великого расположен в зоне смешения вод теплого Цусимского и холодного Приморского течений. В летний период вихревые массы теплого течения, с населяющими их гидробионтами, заходят в Амурский и Уссурийский заливы (Винокурова, 1977). И, в целом, воды зал. Петра Великого расположены в переходной зоне фитогеографических ареалов западной части Тихого океана, включающей южную окраину аркто-бореальной области (примерно $42-45^{\circ}$ с.ш.) и северную окраину тропической области ($30-35^{\circ}$ с.ш.) (Семина, 1974).

6.3 Зависимость между видами рода *Thalassiosira* и гидрохимическими параметрами среды

Пространственная структура сообществ любых таксономических групп во многом зависит от воздействия гидролого-гидрохимических факторов. Однако высокая межсезонная изменчивость параметров среды определяет специфический характер процессов формирования и трансформации сообществ, где главными являются адаптационные возможности отдельных видов. В этих условиях структура сообществ в

каждой точке пространства определяется не столько межвидовыми взаимодействиями, а сколько реакцией на случайные, а часто и экстремальные уровни воздействия.

Канонический корреляционный анализ (ССА) – анализ, определяющий взаимосвязь между доминирующими видами рода *Thalassiosira* и гидрохимическими параметрами среды. Для построения графиков использовали выборку, включающую доминирующие виды *Thalassiosira* (табл. 5), средние значения гидрохимических параметров среды и коэффициент корреляции Пирсона (Приложение Э).

Ближе к центру графиков сгруппированы виды, вегетировавшие в планктоне на протяжении всего года, их массовое развитие слабо зависело от изменения параметров среды: *T. aestivalis*, *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. pseudonana* (рис. 24–26).

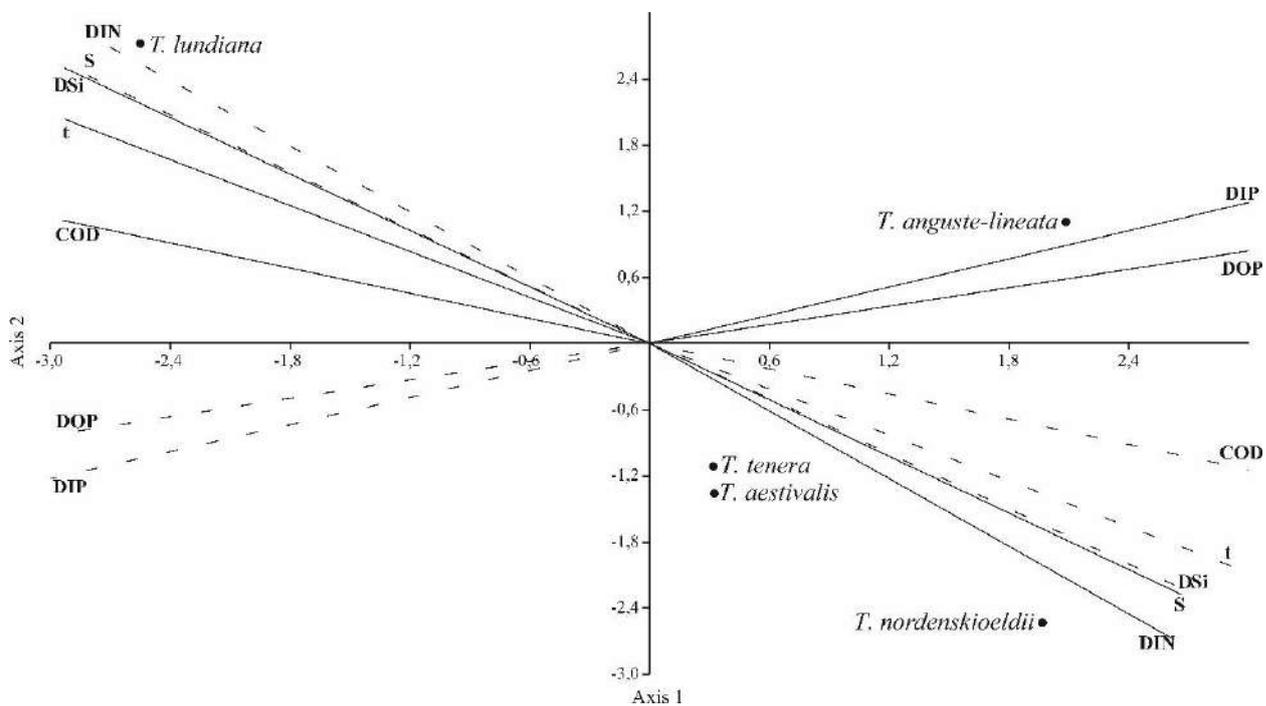


Рисунок 24 – Корреляция видов рода *Thalassiosira* и гидрохимических параметров среды на станции в б. Парис, 2016 г.

Среди доминирующих видов рода *Thalassiosira* взаимосвязь между изменением гидрохимических показателей и нахождением в планктоне отмечали для *T. lundiana*, *T. nordenskioldii*, *T. tenera*; корреляция данных видов была наиболее существенна. Так теплолюбивый вид *T. lundiana* за все время исследования показывал положительную корреляцию с высокой температурой (18–20°C) и пониженной соленостью (27–28‰) приповерхностного слоя воды (рис. 24–26); массовое развитие вида на исследуемой акватории отмечали в теплый период года (июль, сентябрь).

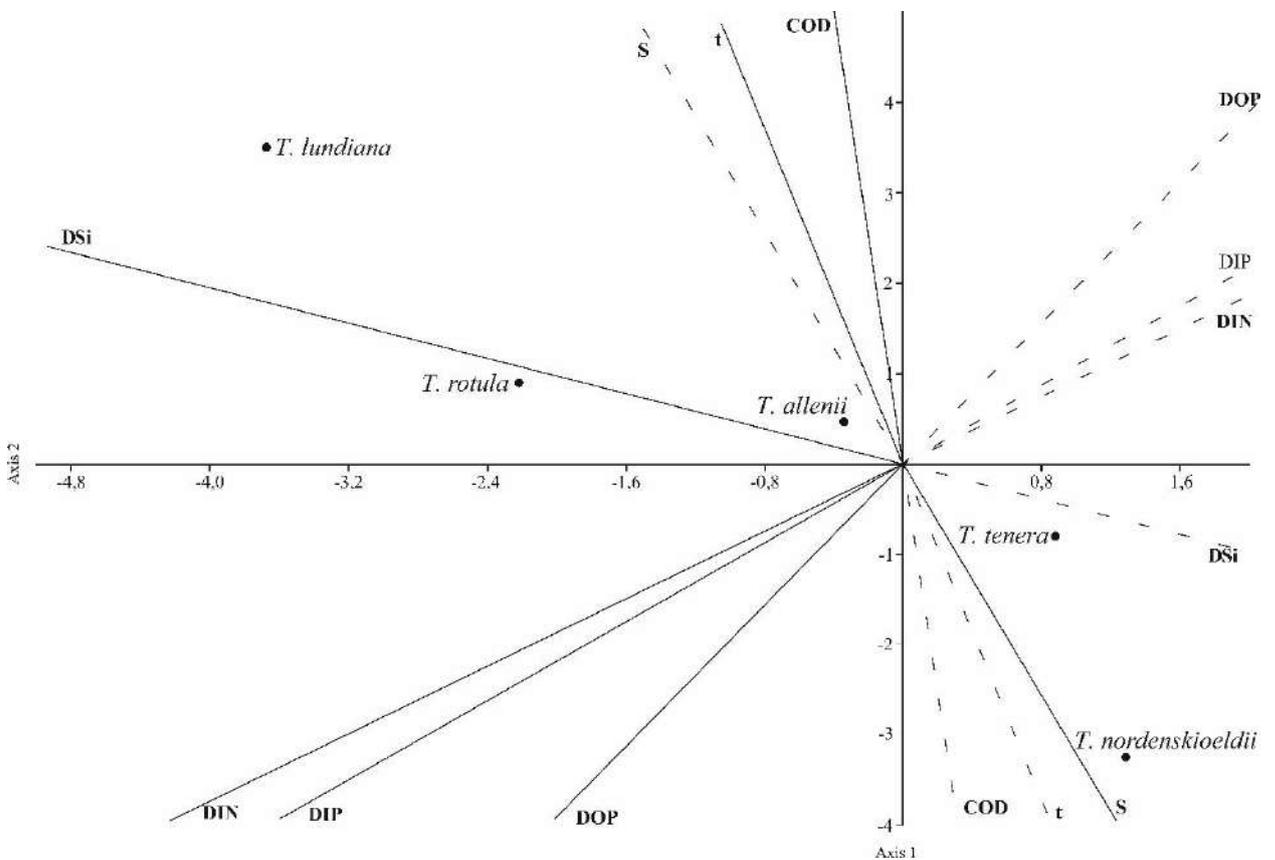


Рисунок 25 – Корреляция видов рода *Thalassiosira* и гидрохимических параметров среды на станции в б. Парис в 2017 г.

Также прослеживается положительная корреляция развития этого вида с COD в 2016 г., а в 2018 г. положительная связь была только с DSi. Данная корреляция обусловлена скорее всего высвобождением кремния в результате

деструкции клеток микроводорослей на завершающей стадии вегетации. Однако, в 2018 г. наблюдали иную корреляцию между развитием *T. lundiana* и гидрохимическими показателями: была отмечена отрицательная корреляция с содержанием в воде DIP и положительная – с DOP. В целом для прибрежных акваторий северо-западной части Японского моря характерно понижение концентрации DIP в летне-осенний период, обусловленное повышенным уровнем продукции фитопланктона (Zvalinsky et al., 2008, Shulkin et al., 2013), а повышение концентрации фосфатов обеспечивается за счет сезонного конвективного перемешивания вод (Tishchenko et al., 2011).

Thalassiosira nordenskiöldii отмечали в планктоне на протяжении всего периода исследования, однако массового развития вид достигал в зимне-весенний период, что отражено положительной корреляцией с низкой температурой ($-1,8^{\circ}\text{C}$) и повышенной соленостью приповерхностного слоя воды (35‰). Корреляционные связи численности *T. nordenskiöldii* с гидрохимическими параметрами среды отражают приуроченность массового развития микроводоросли к зимнему периоду, когда соленость вод наибольшая. Сходную корреляцию между соленостью воды и развитием *T. nordenskiöldii* наблюдали в период «цветения» фитопланктона в водах северо-восточной Атлантики и Арктики (68° – 80° с.ш.) (Degerlund, Eilertsen, 2010). Температура воды является фактором, благоприятным для массового развития вида в зимне-весенний период, но не лимитирующим. Величина COD отражает количество органического вещества в воде; обратная корреляция с массовым развитием *T. nordenskiöldii* в зимний период во время устойчивого ледового покрова на акватории отражает дефицит COD в связи с отсутствием пути поступления органического вещества с береговым стоком или в процессе таяния льда, что обычно фиксируют в районе исследования и сопредельных акваториях (Шевченко и др., 2020а, б). Схожий уровень корреляции с показателями температуры и солености у поверхности воды отмечен и для вида *T. tenera*, вегетация которого была отмечена в ноябре-феврале, когда наблюдают повышение солености приповерхностного слоя воды (от 34‰ до

35‰) в процессе ледообразования. В 2016 и 2017 годах отмечали отрицательную корреляцию с содержанием растворенного кремния (DSi) (рис 24, 25); массовое развитие *T. nordenskiöldii* и *T. tenera* обуславливало увеличение потребления фитопланктоном растворенных форм кремния.

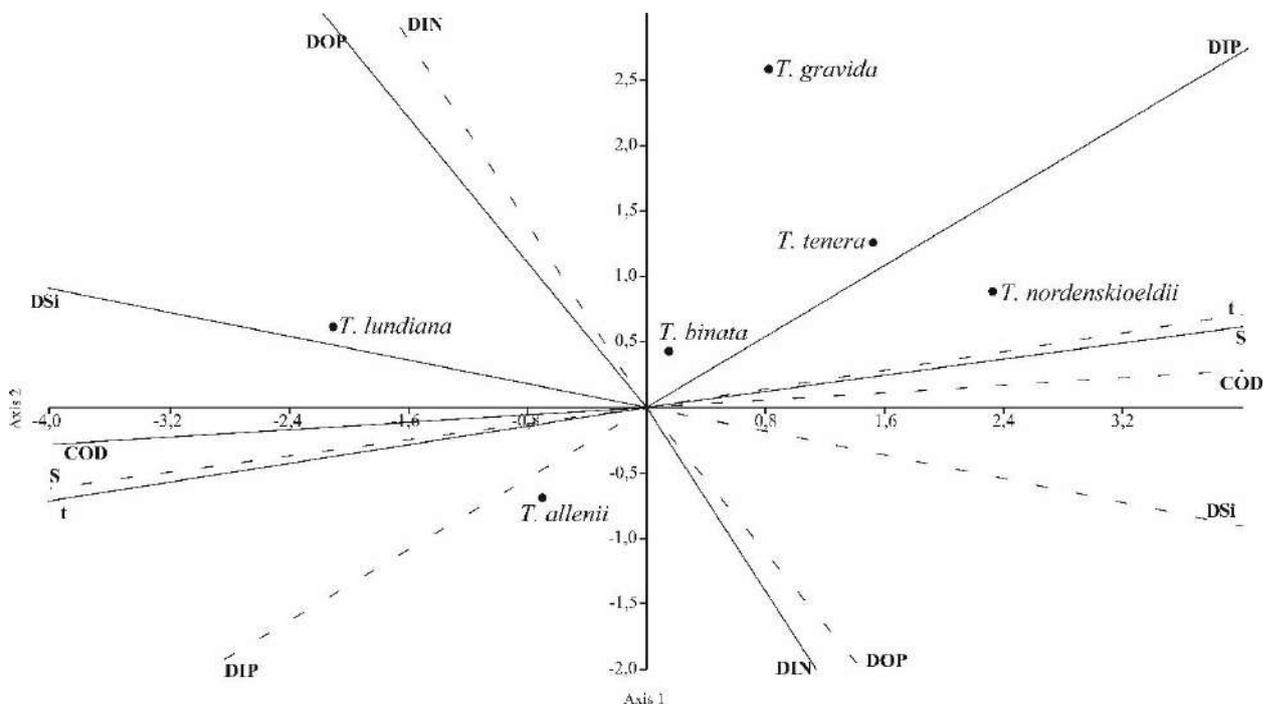


Рисунок 26 – Корреляция видов рода *Thalassiosira* и гидрохимических параметров среды на станции в б. Парис в 2018 г.

Помимо видов, присутствующих в планктоне ежегодно, были отмечены виды рода *Thalassiosira*, преобладавшие в сообществе только в один из годов. Так, в 2016 г. для *T. anguste-lineata* отмечена прямая корреляция с гидрохимическими показателями форм растворенного фосфора (DIP, DOP) (рис. 24), т.е. фосфор был активно вовлечен в продукционно-деструкционный цикл фитопланктона.

В 2017 г. методами корреляционного анализа было выявлено, что доминирование *T. rotula* находилось в прямой зависимости от растворенного кремния (рис. 25). Согласно данным литературы, повышение концентрации фосфатов, нитратов, нитритов в ноябре–декабре происходит за счет адвекции

из открытой части зал. Петра Великого, где содержание фосфатов и неорганических форм азота в поверхностном слое в зимний период составляет 0,7–0,9 и 9–12 мкмоль/л, соответственно (Tishchenko et al., 2003). Также известно, что для района исследования характерно обогащение биогенными веществами в результате конвективного перемешивания с придонными слоями, обогащенными биогенными элементами (Шевченко и др., 2022), что привело к благоприятным условиям для развития данного вида. В октябре 2017 г. в районе исследования отмечали положительную корреляцию с повышением концентрации DSi (до 21,9 мкмоль/л), одновременно с этим зафиксировано снижение солености (31‰). Эти факторы, вероятно, были спровоцированы осадками и последующим увеличением берегового стока, что в свою очередь повлекло за собой массовое развитие *T. rotula*.

В 2018 г. наибольшая корреляция была отмечена между *T. gravida* и содержанием растворенного неорганического фосфора (DIP), а также с пониженной температурой (-1,8°C) и повышенной соленостью (34,67‰). Вероятно, повышение концентрации DIP было связано с завершающейся вегетацией вида и высвобождением неорганического фосфора в результате деструкции клеток фитопланктона.

ГЛАВА 7. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ВИДОВ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА THALASSIOSIRACEAE В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

7.1 Таксономический состав некоторых родов семейства *Thalassiosiraceae*

Представителей рода *Thalassiosira* в Японском море ранее изучали преимущественно с использованием светового микроскопа, для российских вод Японского моря было известно семь видов *Thalassiosira* (Коновалова, 1979, 1984; Орлова, 1984). Применение методов электронной микроскопии для видовой идентификации позволило увеличить список до 12 видов (Макарова, 1988). В рамках данной работы была произведена ревизия планктонной флоры в районе исследования. Актуальность инвентаризации *Thalassiosira* обусловлена также тем, что представители рода играют одну из ведущих ролей среди планктонных микроводорослей в зал. Петра Великого (Коновалова, Орлова, 1988; Паутова, Силкин, 2000; Бегун и др., 2003; Морозова, Орлова, 2005; Шевченко и др., 2020б; Shevchenko et al., 2022 и др.). Региональные флористические работы добавляют сведения в общую картину распределения отдельных видов в Мировом океане, расширяют данные по экологии, выявляют новые виды-доминанты, что особенно актуально в условиях изменяющегося климата и усиления антропогенного воздействия на окружающую среду.

На основании оригинальных материалов (см. главу 4.1) и сведений литературы, составлен список видов рода *Thalassiosira* Японского моря (табл. 6). Приведены сведения о представителях *Thalassiosira*, а также видов родов *Shionodiscus*, *Conticribra*, *Bacterosira*, *Minidiscus*, которые ранее входили в род *Thalassiosira*. Список включает 41 таксон *Thalassiosira*, пять видов *Shionodiscus*, по одному виду для родов *Conticribra*, *Bacterosira*, *Minidiscus* (табл. 6) (Шульгина, Шевченко, 2021). Флористический состав морей России

дополнен 11 видами, для Японского моря отмечено 5 новых видов *Thalassiosira*. Для 23 таксонов *Thalassiosira* представлены оригинальные диагнозы, иллюстрированные СМ, СЭМ и ТЭМ фотографиями (Приложения Л–Щ).

Таблица 6 – Таксономический состав микроводорослей из семейства *Thalassiosiraceae* в Японском море

| № | Таксон |
|---|--|
| род <i>Thalassiosira</i> Cleve | |
| I секция <i>Tangentales</i> Makarova | |
| 1 | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> Takano ^I |
| 2 | <i>T. allenii</i> var. <i>striata</i> Guo, Guo et Li ^{I,II} |
| 3 | <i>T. angulata</i> (Greg.) Hasle |
| 4 | <i>T. anguste-lineata</i> (Schmidt) Fryxell et Hasle |
| 5 | <i>T. decipiens</i> (Grunow et Van Heurck) Jørgensen |
| 6 | <i>T. eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve |
| 7 | <i>T. favosa</i> Makarova ^{II} |
| 8 | <i>T. hispida</i> Syvertsen ^{I,II} |
| 9 | <i>T. leptopus</i> (Grunow) Hasle et Fryxell |
| 10 | <i>T. levanderi</i> Goor ^{I,II} |
| 11 | <i>T. lineata</i> Jousé |
| 12 | <i>T. nodulolineata</i> (Hendey) Hasle et Fryxell |
| 13 | <i>T. pacifica</i> Gran et Angst |
| 14 | <i>T. punctifera</i> (Grunow) Fryxell, Simonsen et Hasle |
| 15 | <i>T. simonsenii</i> Hasle et Fryxell |
| 16 | <i>T. tenera</i> Proshkina-Lavrenko |
| II секция <i>Fasciculigera</i> Makarova | |
| 17 | <i>T. aestivalis</i> Gran et Angst |
| 18 | <i>T. diporocyclus</i> Hasle |

| | |
|--|--|
| 19 | <i>T. lundiana</i> Fryxell ^I |
| 20 | <i>T. minicosmica</i> Lee et Park ^I |
| 21 | <i>T. minuscula</i> Krasske |
| 22 | <i>T. ordinaria</i> Makarova ^I |
| 23 | <i>T. punctigera</i> (Castracane) Hasle |
| 24 | <i>T. subtilis</i> (Ostenfeld) Gran |
| 25 | <i>T. wongii</i> Mahood |
| III секция <i>Thalassiosira</i> Makarova | |
| 26 | <i>T. binata</i> Fryxell |
| 27 | <i>T. conferta</i> Hasle ^{I, II} |
| 28 | <i>T. curviseriata</i> Takano |
| 29 | <i>T. delicatula</i> Ostenfeld |
| 30 | <i>T. gravida</i> Cleve |
| 31 | <i>T. hyalina</i> (Grunow) Gran |
| 32 | <i>T. lacustris</i> (Grunow) Hasle et Fryxell |
| 33 | <i>T. mala</i> Takano |
| 34 | <i>T. mediterranea</i> (Schröder) Hasle |
| 35 | <i>T. minima</i> Gaarder ^I |
| 36 | <i>T. nordenskiöldii</i> Cleve |
| 37 | <i>T. oceanica</i> Hasle ^I |
| 38 | <i>T. pseudonana</i> Hasle et Heimdal |
| 39 | <i>T. rotula</i> Meunier |
| 40 | <i>T. tealata</i> Takano ^I |
| IV секция <i>Inconspicuae</i> Makarova | |
| 41 | <i>T. condensata</i> Cleve |
| род <i>Shionodiscus</i> Alverson, Kang et Theriot | |
| 1 | <i>S. bioculatus</i> (Grunow) Alverson, Kang et Theriot, 2006 ≡ <i>Thalassiosira bioculata</i> (Grunow) Ostenfeld, 1903 |

| | |
|---|--|
| 2 | <i>S. oestrupii</i> var. <i>oestrupii</i> (Fryxell et Hasle) Alverson, Kang et Theriot, 2006 ≡ <i>Thalassiosira oestrupii</i> var. <i>oestrupii</i> Fryxell et Hasle, 1960 |
| 3 | <i>S. oestrupii</i> var. <i>venrickae</i> (Fryxell et Hasle) Alverson, Kang et Theriot, 2006 ≡ <i>Thalassiosira oestrupii</i> var. <i>venrickae</i> Fryxell et Hasle, 1960 |
| 4 | <i>S. perpusillus</i> ^{I,II} (Kozlova) Alverson, Kang et Theriot, 2006 ≡ <i>Thalassiosira perpusilla</i> Kozlova, 1967 |
| 5 | <i>S. poroseriatus</i> (Ramsfjell) Alverson, Kang et Theriot ≡ <i>Thalassiosira poroseriata</i> (Ramsfjell) Hasle, 1972 |
| род <i>Conticribra</i> Stachura-Suchoples et D.M. Williams | |
| 1 | <i>C. guillardii</i> (Hasle) Stachura-Suchoples et Williams, 2009 ≡ <i>Thalassiosira guillardii</i> Hasle, 1978a |
| род <i>Bacterosira</i> Gran | |
| 1 | <i>B. constricta</i> ^{II} (Gaarder) Park et Lee, 2016 ≡ <i>Thalassiosira constricta</i> Gaarder, 1938 |
| род <i>Minidiscus</i> Hasle | |
| 1 | <i>M. spinulatus</i> (Takano) Park et Lee, 2017 ≡ <i>Thalassiosira proschkinae</i> var. <i>spinulata</i> (Takano) Makarova, 1988 = <i>Thalassiosira spinulata</i> Takano, 1981 |

Примечание. ^I виды, указанные впервые для морей России, ^{II} виды, впервые указанные для Японского моря.

Виды рода *Thalassiosira* в Японском море относятся к четырём секциям. Секция *Tangentales* включает 16 видов, что составляет 39,0% от их общего числа. Секция *Thalassiosira* представлена 15 видами, составляя 36,6% видов от их общего числа. Меньшее число таксонов (8) входит в секцию *Fasciculigera*, составляет 22,0%. Один вид входит в секцию *Inconspicuae*. Эта секция собирательная, выделена для видов, структура створки которых не изучена и,

по мере изучения морфологии, рекомендуется их перемещение к другим секциям (Макарова, 1988). Распределение по секциям видов *Thalassiosira* в Японском море хорошо согласуется с данными литературы для морей России, наибольшее число видов рода так же включено в секции *Tangentales* и *Thalassiosira* (Макарова, 1988).

В таблицу 3 включены представители родов *Shionodiscus*, *Conticribra*, *Bacterosira* и *Minidiscus*, на основании того, что указанные виды обнаружены в районе исследования и ранее указаны в литературе как *Thalassiosira* (перечень источников представлен в Приложении А). Сведения о родах *Shionodiscus* и *Conticribra* в Японском море приводятся впервые (Шевченко, Шульгина, 2020). Согласно составленному списку, в Японском море 5 таксонов входят в состав *Shionodiscus*; *S. perpusillus* впервые обнаружен в Японском море и является новым видом для морей России (табл. 6). Информация о распределении в Мировом океане видов рода фрагментарна. Так известно о распространении представителей *Shionodiscus* в море Уэдделла, в прибрежных водах Шетландских островов, в водах на юге Австралии и прибрежных водах Южной Америки (Alverson et al., 2006; Wilks, Armand, 2017; Ferrario et al., 2018).

Изменилось таксономическое положение для следующих видов: *T. guillardii* переведен в род *Conticribra*, род впервые указываем для морей России; *T. proschkinae* var. *spinulata* переведен в род *Minidiscus*; *T. constricta* переведен в род *Bacterosira*, вид впервые указывается для Японского моря и морей России.

Сравнение полученных данных с другими районами Мирового океана показало значительное видовое разнообразие рода *Thalassiosira* в Японском море. Для примера, в прибрежных водах Корейского полуострова известно 44 вида *Thalassiosira* (Park et al., 2016b), у побережья Гуандун, Южно-Китайское море – 35 (Li et al., 2013), в прибрежных водах островов Гельголанд и Зильт, Северное море – 27 (Hoppenrath et al., 2007), в прибрежных водах Японии – 35 (Fukuyo et al., 1990), в зал. Сан Матиас, восточное побережье Южной Америки

– 18 (Sar et al., 2002). Видовое богатство рода в Японском море, как и других планктонных диатомовых водорослей, обусловлено расположением акватории в нескольких климатических поясах – умеренном и субтропическом, а также поступлением вод различного происхождения: океанических из Тихого океана, холодных арктических из Охотского моря, теплых из Южно-Китайского моря (Яричин, 1980). Кроме того, список флоры любой акватории зависит от степени изученности и применения для видовой идентификации микроводорослей современных методов.

7.2 Диагнозы видов рода *Thalassiosira*, обнаруженных в заливе Петра Великого

Привлечение электронной микроскопии для изучения фитопланктона позволило определить видовой состав *Thalassiosira* в прибрежных водах северо-западной части Японского моря. На основании оригинальных исследований для 23 таксонов *Thalassiosira* составлены расширенные диагнозы, планшеты микрофотографий представлены в Приложениях Л–Щ. Характеристика клоновых культур, использованных в исследовании, представлена в таблице 2.

I секция *Tangentales*

***Thalassiosira allenii* var. *allenii* Takano 1965**

(Приложение Л, 1–5)

Takano, 1965, p. 4, pl. 1, figs 2a–f, 9–11; Hasle, 1978a, p. 101, figs 100–128; Rivera, 1981, figs 432, 433; Li et al., 2013, p. 85, figs 2–5; Li et al., 2014, p. 376, figs 2–4; Park et al., 2016b, p. 405, fig. 4.

Клетки в культуре одиночные, иногда образуют цепочки до четырех клеток, соединенные одним тонким тяжом. В клетке многочисленные хлоропласты (Приложение Л, 1). Панцирь со стороны створки округлый, со стороны пояска прямоугольной формы со скошенными углами. Наружная

поверхность створки усеяна мелкими кремниевыми гранулами (Приложение Л, 2). Диаметр створки в культурах 7–13 мкм. Ареолы в тангенциальных, слегка изогнутых к центру рядах, иногда с тенденцией к радиальным, в центре створки 25–32 в 10 мкм, ближе к краю до 40 в 10 мкм. Форамены ареол круглой формы, иногда с пальцевидными выростами (Приложение Л, 3). Центральный вырост на наружной стороне створки в виде короткой трубки, часто окружен шестью сопутствующими ареолами (Приложение Л, 2). На внутренней стороне окружен четырьмя сателлитными порами (Приложение Л, 4). Загиб створки высокий. Кольцо краевых выростов располагается на загибе створки, с частотой 5–6 выростов в 10 мкм. В основании краевых выростов наблюдаются гранулы, форма выростов от цилиндрических до урно-подобных трубок, иногда с резным краем (Приложение Л, 5). Один двугубый вырост расположен в кольце краевых, с наружной стороны его трубка тоньше и выше выростов с опорами, прямой или изогнутой формы (Приложение Л, 3). С внутренней стороны створки щель двугубого выроста направлена радиально (Приложение Л, 4). Вальвокопула состоит из 8–9 рядов мелких округлых пор, копула с одним рядом щелевидных пор (Приложение Л, 5).

Распространение. Тихий океан: внутреннее Японское море, прибрежные воды о-вов Гавайи, побережье Чили, юго-восточное побережье Австралии, Желтое, Южно-Китайское, Восточно-Китайское моря; Атлантический океан: Мексиканский залив, побережье Майами, зал. Сароникос, Адриатическое море, западная Африка.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис, б. Житкова и гавани Спортивная с мая по октябрь ($t_{\text{воды}} = 7,5\text{--}23,6^{\circ}\text{C}$, $S = 26\text{--}33\text{‰}$). Впервые идентифицирован в планктоне морей России.

Thalassiosira allenii var. *striata* Guo, Guo et Li 2018

(Приложение Л, 6–8)

Guo et al., 2018, p. 824, plt. I–II.

Клетки одиночные, либо соединены по две в непрочные цепочки; клетки с многочисленными хлоропластами (Приложение Л, 6). Панцирь с пояска прямоугольный со скошенными углами. Створки круглые, плоские, 10–18 мкм в диаметре. Ареолы расположены в тангенциальных рядах, в центре 17–24 в 10 мкм, у края до 32. Форамены ареол округлой формы, иногда с пальцевидными выростами (Приложение Л, 7). Наружная поверхность створки покрыта множеством кремниевых гранул. Центральный вырост на наружной стороне створки в виде низкой трубки расположен в центре створки, иногда с прилегающей крупной центральной ареолой, на внутренней стороне с четырьмя сателлитными порами. На загибе створки кольцо равномерно расположенных краевых выростов, 6–8 в 10 мкм. Краевые выросты в виде трубок, с расширением в дистальной части в виде воронки, иногда с косо срезанной внешней частью, иногда с прямым или резным краем (Приложение Л, 8). Двугубый вырост находится в одном кольце с краевыми выростами, ближе к одному из них, трубка двугубого выроста выше и толще, чем у краевых выростов, иногда с резным краем (Приложение Л, 7). Загиб створки высокий, со структурой из 3–4 горизонтальных рядов ареол и ребер, 24–26 в 10 мкм. Гиалиновый край загиба створки широкий, гладкий или покрыт мелкими кремниевыми гранулами. Вальвокопула с 3–5 изогнутыми рядами пор, 60–65 в 10 мкм, копула с одним рядом пор (Приложение Л, 8).

Распространение. Тихий океан: прибрежные воды Китая, мексиканское побережье.

Примечание. *T. allenii* var. *striata* описана из прибрежных вод Китая и мексиканского побережья Тихого океана (Guo et al., 2018). Отличительной особенностью *T. allenii* var. *striata* от типового вида является наличие краевых ребер (Guo et al., 2018). Исследованные нами клетки в культуре отличались наличием широкого гиалинового края, строением вальвокопулы и копулы. Вальвокопула типового вида *T. allenii* var. *allenii* со структурой из 8–9 рядов пор, копула содержит один ряд щелевидных пор. У *T. allenii* var. *striata* структура вальвокопулы из 4–5 рядов пор, копулы – один ряд мелких круглых

пор. У экземпляров *T. allenii* var. *striata* из Японского моря число ареол на створке в 10 мкм больше, чем указано в литературе (Guo et al., 2018).

В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в августе ($t_{\text{воды}} = 19,5^{\circ}\text{C}$, $S = 31\%$). Для морей России и Японского моря приводится впервые. Это вторая находка вида в Мировом океане.

***Thalassiosira anguste-lineata* Fryxell et Hasle 1977**

(Приложение М, 1–4)

Fryxell, Hasle, 1977, p. 73, figs 22–34; Макарова, 1981, с. 1473–1475, рис. 1, 1–7, рис. 2, 1–5; Rivera, 1981, p. 45–49, tab. 5–7; Mahood et al., 1986, p. 146, figs 74–79, 93; Bérard-Therriault et al., 1987, p. 90, figs 30–33; Hernández-Becerril, Tapia Peña, 1995, p. 545, figs 6–9; Harris et al., 1995, p. 127, tab. 1, figs 18, 35; Hoppenrath et al., 2007, p. 274, figs 6, 7; Park et al., 2016b, p. 407, fig. 6.

Клетки образуют прочные цепочки, соединенные 4–9 длинными тяжами (Приложение М, 1). Створки плоские, в виде барабана, 18–62 мкм в диаметре, с пояска почти с прямыми углами. Структура створок состоит из ареолы в прямых и тангенциальных рядах, 8–10 в 10 мкм. Форамены ареол круглые. Поверхность створки иногда покрыта кремниевыми гранулами вокруг каждой фораминиферы (Приложение М, 2). В центре створки кольцо из выростов с опорами, состоящее из отдельных групп выростов, количество групп 4–7 (в культуре до 9), в каждой группе 1–5 выростов. С наружной поверхности створки выросты с опорами в виде отверстия, на внутренней в виде короткой трубки с 3–5 сателлитными порами (Приложение М, 2, 3). На загибе створки кольцо из краевых выростов, 3–4 в 10 мкм. Краевые выросты на наружной стороне створки в виде цилиндров, иногда с резным краем, основание покрыто мелкими гранулами (Приложение М, 4). На внутренней поверхности створки в виде коротких трубок с четырьмя сателлитными порами (Приложение М, 3). Двугубый вырост один, расположен в кольце краевых, немного отступая (ближе) к центру створки. Трубка двугубого выроста – крупная сплюснутая

трубка, выше краевых выростов, на внутренней стороне в виде щели, ориентированной радиально (Приложение М, 3, 4). Загиб створки низкий.

Распространение. Тихий океан: побережье Чили, зал. Сан-Франциско, зал. Калифорния, Японское море, Желтое море, Восточно-Китайское море; Атлантический океан: прибрежные воды Аргентины, Северное море; реки Шотландии, озеро Креран.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис, б. Житкова и гавани Спортивная круглогодично.

Thalassiosira favosa Макарова 1998

(Приложение М, 5–7)

Макарова, Суханова, 1998, с. 102, рис. 1–8.

Створки плоские, с вогнутым центром, диаметр 8,3–18 мкм. Ареолы расположены в тангенциальных рядах, 22–30 в 10 мкм. Форамены ареол округлые неправильной формы. Один центральный вырост в центре створки, трубка выроста низкая, окруженная 5–6 вытянутыми ареолами (Приложение М, 5). Кольцо краевых выростов находится на загибе створки, 6–8 в 10 мкм. На наружной стороне створки трубки выростов с опорами короткие, с утолщенным краем, внутренняя часть их – очень короткие трубки, окруженные четырьмя сателлитными порами (Приложение М, 6, 7). Двугубый вырост один, в кольце с краевыми выростами, чуть выше и ближе к одному из выростов с опорами, иногда ближе к центру створки. На внутренней поверхности створки щель двугубого выроста ориентирована радиально. Клетки имеют гладкий узкий гиалиновый край. Вальвокопула со структурой из 5–6 неровных рядов мелких пор, копула – с одним рядом мелких пор (Приложение М, 7).

Распространение. Тихий океан: Берингово море.

Примечание. И.В. Макарова описывает этот вид из прибрежных вод о-вов Прибылова на восточном шельфе Берингова моря (Макарова, Суханова, 1998). Пробы были собраны при $t_{\text{воды}} = 3,4^{\circ}\text{C}$, что дало основание автору

указать вид, как вероятно холодноводный. В зал. Петра Великого мы отмечали вид в б. Парис в августе при $t_{\text{воды}} = 23^{\circ}\text{C}$, $S = 30\%$. В диагнозе *T. favosa* указывается диаметр створки 12–18 мкм, а количество ареол на створке 15–18 в 10 мкм (Макарова, Суханова, 1998). В нашем исследовании отмечали клетки меньшего диаметра. Также количество краевых выростов в 10 мкм для экземпляров из Японского моря было больше, чем указано в литературе.

Для Японского моря приводится впервые. Это вторая находка вида в Мировом океане.

Thalassiosira hispida Syvertsten 1986

(Приложение Н, 1, 2)

Syvertsten, 1986, p. 34, figs 1–18.

Створки плоские, с небольшой вогнутостью в центре, 9–20 мкм в диаметре (Приложение Н, 1). Ареолы в тангенциальных и радиальных рядах, в центре створки ареолы более крупные, 16–18 в 10 мкм, у края мелкие, 19–22 в 10 мкм. Форамены ареол круглые. Наружная поверхность створки иногда покрыта мелкими кремниевыми гранулами. В центре створки один центральный вырост в виде короткой трубки, с прилегающей крупной центральной ареолой. По краю створки кольцо равномерно расположенных краевых выростов, 4–6 (чаще 5) в 10 мкм. Наружные трубки краевых выростов крупные, с расширяющейся дистальной частью, с двумя подставками близ поверхности створки (Приложение Н, 1). На внутренней поверхности створки трубки короткие, окруженные четырьмя сателлитными порами (Приложение Н, 2). Двугубый вырост один, расположен в кольце краевых, крупный, на наружной поверхности створки в виде цилиндра, на внутренней – в виде сплюсненной трубки. Загиб створки низкий, со структурой из мелких ребер, переходит в широкий гладкий гиалиновый край.

Распространение. Атлантический океан: Норвежское море.

Примечание. Географическое распространение *T. hispida* остается неясным. Е.Е. Сивертстен описывает этот вид из прибрежных вод Норвегии

(Syvertsten, 1986). Вид приводится в списке видов морской биоты морей Китая (Liu, 2008), однако изображение отсутствует. Указано нахождение вида в море Бофорта (Balzano et al., 2017), но в этой публикации микрофотографии и диагноз относятся к *T. allenii* var. *allenii*. По общему характеру структуры створки у *T. hispida* существует сходство с *T. pacifica*, но *T. hispida* отличается формой и размером краевых выростов, а также их количеством в 10 мкм. Кроме того, есть различия в количестве ареол в 10 мкм, что в совокупности делает эти два вида отличными друг от друга.

В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в сентябре ($t_{\text{воды}} = 19^{\circ}\text{C}$, $S = 28\%$). Для морей России и Японского моря приводится впервые.

Thalassiosira levanderi Van Goor 1924

(Приложение Н, 3, 4)

Van Goor, 1924, p. 322, fig. 11.

Клетки малых размеров, 8–16 мкм в диаметре. Створки плоские, немного загнутые по краю. Ареолы мелкие, 22–24 в 10 мкм, расположены в тангенциальных и радиальных рядах. Форамини ареол округлой формы (Приложение Н, 3). Центральный вырост один, в виде очень короткой трубки, рядом с ним крупная центральная ареола. На загибе створки кольцо краевых выростов, четыре в 10 мкм. Краевые выросты в виде коротких утолщенных трубок (Приложение Н, 4). Двугубый вырост один, в виде короткой сплюсненной трубки, находится в кольце краевых и расположен ближе к одному из них. Край створки гиалиновый.

Распространение. Атлантический океан: Балтийское море, Черное море, Канарские острова, восточное побережье США.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в августе ($t_{\text{воды}} = 23^{\circ}\text{C}$, $S = 30\%$). Для морей России и Японского моря приводится впервые.

Thalassiosira pacifica Gran et Angst 1931

(Приложение Н, 5, 6)

Gran, Angst, 1931, p. 437, fig. 12; Hasle, 1978a, p. 88, figs 3, 40, 42–69; River, 1981; Mahood et al., 1986, p. 138, figs 49–55, 105; Макарова, 1988, с. 57, табл. XXVIII, 1–9; Harris et al., 1995, p. 120, fig. 4; Sar et al., 2001; Hoppenrath et al., 2007, p. 280, figs 45, 46; Li et al., 2013, p. 101, figs 103, 104; Park et al., 2016, p. 415 fig. 32.

Створки плоские, 15–22 мкм в диаметре. Ареолы расположены в тангенциальных, почти прямых рядах, 13–16 в 10 мкм. Форамены ареол округлой формы. Центральный вырост один, в виде короткой трубки, к нему примыкает крупная центральная ареола, на внутренней поверхности створки окружен четырьмя сателлитными порами (Приложение Н, 5, 6). По краю створки кольцо часто расположенных краевых выростов, 6–7 в 10 мкм. На наружной поверхности створки представляют собой трубки, сужающиеся в дистальной части, на внутренней – в виде коротких трубочек, окруженных четырьмя сателлитными порами. Двугубый вырост один, крупнее краевых выростов с опорами, находится в кольце краевых, немного выступая за круг к центру створки (Приложение Н, 5). На внутренней поверхности щель двугубого выроста ориентирована радиально (Приложение Н, 6). Край створки со структурой из радиальных ребер, которые заходят на узкий гиалиновый край.

Распространение. Тихий океан: Зал. Пьюджет-Саунд, прибрежные воды Чили, зал. Сан-Франциско, дальневосточные моря России, прибрежные воды Кореи, Южно-Китайское море; Атлантический океан: прибрежные воды Аргентины, Северное море; реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в феврале ($t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 33\%$).

Thalassiosira tenera Proshkina-Lavrenko 1961

(Приложение П, Р, С)

Proshkina-Lavrenko, 1961, с. 33, табл. I, 1–4; табл. II, 5–7; Hasle, Fryxell, 1977, p. 28–30, figs 54–65; Mahood et al., 1986, p.130, figs 18–23, 103, 104; Макарова, 1988, с. 53, табл. XXVIII, 10, 11; Harris et al., 1995, p. 121, fig. 6; Aké-Castillo et al., 1999, p. 497, figs 38–44; Hoppenrath et al., 2007, p. 283, figs 53, 54; Lee, Park, 2008, p. 196–197, figs 35–42; Li et al., 2013, p. 104, figs 116, 117; Park et al., 2016, p. 418–419, fig. 42.

Клетки одиночные или соединены в колонию по две, в культуре крайне редко по 3–4 клетки (Приложение П, 1–4). С поверхности створки панцирь круглый, с пояска прямоугольный, со слегка скошенными углами. Створки в диаметре 8,8–32 мкм, в культуре – до 37 мкм; высотой 8–10 мкм, во время деления до 18 мкм. В каждой клетке многочисленные мелкие хлоропласты.

Наружная поверхность створки плоская, гладкая, либо покрыта многочисленными регулярно расположенными или одиночными пористыми гранулами (Приложение П, 5). Ареолы в тангенциальных, иногда почти линейных рядах с частотой 9–13 в 10 мкм, форамены на лицевой створке круглые, преимущественно одинакового размера, к краю створки меньшего размера (Приложение П, 6). Внутри форамина наблюдается криврум из мелких пор (Приложение Р, 1). Центральный вырост короткий, размещен внутри центральной ареолы, не выходит за поверхность створки, на внутренней стороне створки с 3–4 сопутствующими порами (Приложение Р, 2–4). Центральная ареола схожа по размеру с соседними, либо больше; может быть прикрыта кремнеземным слоем (Приложение Р, 1, 2, 5). Кольцо краевых выростов с частотой 3–4 в 10 мкм располагается на границе загиба створки, которые слегка возвышаются над поверхностью створки или не возвышаются. Краевые выросты на наружной части створки состоят из двух трубочек, вставленных одна в другую (Приложение Р, 6; Приложение С, 1). Наружная трубка краевого выроста в форме низкого цилиндра с подставками из 4 ребер, образующими структуру в виде звезды. На внутренней поверхности створки краевые выросты в виде очень низкой трубки с четырьмя сопутствующими порами, каждая прикрыта кремнеземным слоем (Приложение Р, 3).

Одиночный двугубый вырост расположен в кольце краевых выростов или несколько выше, ближе к одному из них. На наружной поверхности створки в форме цилиндрической или сплюснутой с боков трубки, низкой, не возвышающейся над поверхностью створки или высокой, возвышающейся над поверхностью створки (Приложение Р, 6; Приложение С, 2, 3). Внутренняя часть двугубого выроста сильно сплюснутая, щель ориентирована тангенциально. Загиб створки низкий со структурой ребер, 22–30 в 10 мкм, между соседними ребрами два ряда мелких пор (Приложение С, 4). Загиб створки, краевые и двугубый выросты могут быть покрыты слоем кремнезема, который формирует дугообразные возвышения над выростами. Отчего поверхность створки становится волнистой по краю; на плоской грани каждого дугообразного возвышения находится пора (Приложение С, 5). Вальвокопула с 3–4 рядами пор, расположенных в рядах, 60 пор в 10 мкм. Копула с одним рядом мелких пор. Вставочные ободки гладкие (Приложение С, 6).

Распространение. Тихий океан: Зал. Сан-Франциско, зал. Монтерей, зал. Пьюджет-Саунд, зал. Порт Филипп, зал. Теуантепек, зал. Микава, прибрежные воды Йокохамы, Желтое море, прибрежные воды Корейского полуострова, Южно-Китайское море; Атлантический океан: Северное море, прибрежные воды Аргентины, Бразилии, Черное море; эстуарии рек Великобритании, реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. Морфология клеток *T. tenera* в районе исследования в целом соответствует первоописанию и согласуется с данными других исследователей. Однако, отмечены следующие отличия: у исследованных нами экземпляров наблюдали форму двугубого выроста от цилиндрической до сплюснутой с боков трубки, высота – от низкой до высокой, в литературе указано – не возвышается над поверхностью створки (Aké-Castillo et al., 1999). Отмечена вариабельность формы центральной ареолы, от схожей по размеру или больше соседних ареол, до скрытой слоем кремнезема.

В планктоне залива Петра Великого клетки *T. tenera* присутствовали на всех станциях круглогодично.

II секция *Fasciculigera*

Thalassiosira aestivalis Gran 1931

(Приложение Т, 1)

Gran, Angst, 1931, p. 436, fig. 10; Cupp, 1943, p. 47, fig. 9; Hasle, 1978, p. 83–88, figs 21–34; Rivera, 1981, p. 39, figs 1–28; Макарова, 1988, с. 64, табл. XXXVI, 1–12; Hoppenrath et al., 2007, p. 274, figs 2, 3; Park et al., 2016b, p. 405, fig. 3.

Створки круглые, вогнутые в центральной части, 36–38 мкм в диаметре. Ареолы собраны в пучки, расположены в радиальных рядах, 16–20 в 10 мкм, образуют сплошную сеть. Форамены ареол 6–8-угольной формы. На наружной поверхности створки один центральный вырост с опорами, окруженный семью крупными ареолами (Приложение Т, 1). На загибе створки кольцо равномерно расположенных выростов с опорами, 3–4 в 10 мкм; на наружной поверхности створки в виде трубки. Двугубый вырост находится в одном кольце с краевыми выростами с опорами, приближен к одному из них либо на равном расстоянии, в виде крупной трубки, расширяющейся в дистальной части. Загиб створки невысокий, со структурой ареол, продолжающихся со створки, заканчивается радиальными ребрышками.

Распространение. Тихий океан: зал. Пьюджет Саунд, Калифорнийский залив, Чили, зал. Вальпараисо, прибрежные воды Перу, Японское море (прибрежные воды Корейского полуострова); Атлантический океан: Северное море, Гельголандская б.; Черное море.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в марте ($t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 34\text{‰}$).

Thalassiosira lundiana Fryxell 1975

(Приложение Т, 2–5)

Fryxell, 1975, p. 64, figs 12–24; Mahood et al., 1986, p. 137, figs 36–41, 89; Hoppenrath et al., 2007, p. 278, figs 31, 32; Lee, Park, 2008, p. 189–191, figs 7–12; Garcia, Odebrecht, 2009b, p. 1060–1061, figs 6, 7, 32–38; Li et al., 2013, p. 95, figs 70–74, Park et al., 2016b, p. 411, fig. 21.

Створки равномерно выпуклые, 10–22 мкм в диаметре. Ареолы в радиальных пучках, форамены ареол мелкие, узкие, 25–32 в 10 мкм, в центре крупнее, округлой формы, разрежены (Приложение Т, 2). Центральный вырост один, его наружная часть часто скрыта или не выступает за поверхность створки, внутренняя в виде короткой трубки с 3–4 сателлитными порами. На краю створки кольцо частых краевых выростов, 15–16 в 10 мкм, на наружной поверхности створки в виде коротких трубок либо почти не выступающие, на внутренней – в виде коротких трубок с двумя сателлитными порами (Приложение Т, 3, 4). Близко к краю створки или среди краевых выростов кольцо из крупных, неравномерно расположенных, замкнутых выростов (Приложение Т, 5). Несколько выростов с опорами, наружная часть которых представлена маленьким отверстием, расположены на поверхности створки. Один двугубый вырост, по виду схожий с краевыми, размещен в их кольце. Вальвокопула с 4–5 изогнутыми рядами пор, копула с одним рядом вытянутых узких пор (Приложение Т, 5).

Распространение. Тихий океан: Калифорнийский залив, зал. Сан-Франциско, Японское море (прибрежные воды Корейского полуострова), Желтое море, Восточно-Китайское море, Южно-Китайское море; Атлантический океан: Мексиканский залив, воды западной и южной Африки, Средиземное море, Неаполитанский залив, Марсельский залив, прибрежные воды Бразилии, Северное море.

В зал. Петра Великого клетки отмечали в б. Парис и б. Житкова с июля по октябрь, часто ($t_{\text{воды}} = 14\text{--}23^{\circ}\text{C}$, $S = 24\text{--}32\text{‰}$). Для морей России приводится впервые.

Thalassiosira minicosmica Lee et Park 2015

(Приложение Т, 6)

Park, Lee, 2015, figs 1–33.

Створки равномерно выпуклые, 20–30 мкм в диаметре. Структура створки из ареол, расположенных в отчетливых пучках, 22–25 в 10 мкм. Форамини ареол мелкие, круглые. Равномерно расположенные краевые выросты с опорами образуют кольцо, шесть в 10 мкм. Трубка краевых выростов тоньше, сплюснутые в дистальной части. Двугубый вырост один, крупный, в виде рупора, расположен среди краевых выростов, иногда ближе к центру створки (Приложение Т, 6).

Распространение. Тихий океан: прибрежные воды Корейского полуострова: Желтое море, Японское море, Восточно-Китайское море.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Триозерье в сентябре ($t_{\text{воды}} = 20^{\circ}\text{C}$, $S = 31\text{‰}$). Для морей России приводится впервые. Это вторая находка вида в Мировом океане.

Thalassiosira ordinaria Макарова 1977

(Приложение У, 1–4)

Макарова, 1977, с. 537, табл. 1, 2; Harris et al., 1995, p. 120, figs 5, 23; Норренратх et al., 2007, p. 274, figs 8–10; Park et al, 2016b, p. 407, fig. 8.

Створки круглые, плоские, 10–25 мкм в диаметре. Ареолы расположены в рядах, образующих пучки, 15–20 в 10 мкм. Форамини ареол округлой формы, покрыты кремнием. Центральный вырост в центре створки, в виде короткой трубки с прилегающей крупной ареолой. На загибе створки кольцо краевых выростов, 4–5 в 10 мкм. На наружной поверхности створки краевые выросты имеют вид невысоких трубочек, вставленных одна в другую, иногда с резным краем (Приложение У, 1, 2). На внутренней поверхности створки в виде очень коротких трубок с четырьмя сателлитными порами (Приложение У, 3). В кольце выростов с опорами, ближе к одному из них, расположен двугубый вырост (Приложение У, 4). Он крупнее, чем краевые выросты,

иногда с резным краем, внутренняя щель направлена радиально. Загиб створки низкий с гиалиновым краем.

Распространение. Тихий океан: Южно-Китайское море, прибрежные воды Корейского п-ова; Атлантический океан: Черное море, Северное море; реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. В зал. Петра Великого вид присутствует в б. Парис и б. Житкова круглый год, ($t_{\text{воды}} = -1,8-26^{\circ}\text{C}$, $S = 26-35\%$). Для морей России приводится впервые.

Thalassiosira wongii Mahood 1986

(Приложение У, 5, 6)

Mahood et al., 1986, p. 132, figs 24–429, 99–101; Орлова, 1990, с. 169, табл. VIII, 4–6; Garcia, Odebrecht, 2009b, p. 1067, figs 12, 13, 54–67; Park et al., 2016b, p. 419, fig. 46.

Створки плоские, 22–30 мкм в диаметре. Ареолы расположены в радиальных пучках, 11–13 в 10 мкм. Форамини ареол крупные, неправильной округлой формы. Вокруг центральной ареолы четыре выроста с опорами на наружной поверхности створки в виде отверстий. По всей поверхности створки несколько свободно расположенных выростов с опорами, на наружной поверхности створки заканчивающихся отверстием, значительно меньшим, чем форамини (Приложение У, 5). На загибе створки кольцо из краевых выростов, расположенных в шахматном порядке, 5–6 10 мкм, в виде коротких трубочек. Один крупный двугубый вырост находится вне кольца краевых выростов (Приложение У, 6).

Распространение. Тихий океан: зал. Сан-Франциско, Желтое море, Восточно-Китайское море, б. Мелководная, Японское море; Атлантический океан: прибрежные воды Бразилии.

Примечание. Большинство морфологических признаков исследуемых нами клеток были схожи с представленными в литературе (Mahood et al, 1986; Орлова, 1990; Park et al, 2016b). Однако наблюдали отличия, клетки *T. wongii*

из б. Парис не имели шипов на створке. В зал. Петра Великого единичные клетки вида отмечали в б. Парис в декабре ($t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 33\text{‰}$).

III секция *Thalassiosira*

Thalassiosira binata Fryxell 1977

(Приложение Ф, 1, 2)

Hasle, Fryxell, 1977, p. 244, figs 24–38; Fukuyo et al., 1990, 186, 187; Шевченко и др., 2003, с. 152, табл. I, рис. 1, 2; Li et al., 2013, p. 87, figs 13, 14; Li et al., 2014, p. 378, figs 12–15; Park et al., 2016b, p. 407, fig. 7.

Клетки соединены в цепочки одним тяжом, с пояска б-угольные. Створки плоские, иногда вогнутые в центральной части, 10–18 мкм в диаметре. Ареолы мелкие, одинаковой величины расположены в радиальных рядах, 25–30 ареол в 10 мкм, форамены неправильно округлые (Приложение Ф, 1). Рядом с крупной центральной ареолой находится центральный вырост с опорами. На загибе створки кольцо равномерно расположенных выростов с опорами, 3–4 в 10 мкм, их наружная часть – длинная узкая трубочка, расширенная дистально, внутренняя в виде короткой трубки с четырьмя сателлитными порами (Приложение Ф, 2). Двугубый вырост крупный, находится в одном кольце с выростами с опорами, ближе к одному из них, его внутренняя щель ориентирована радиально (Приложение Ф, 2).

Распространение. Тихий океан: Японское, Южно-Китайское и Восточно-Китайское моря, прибрежные воды Корейского п-ова; Атлантический океан: Мексиканский залив, восточное побережье Южной Америки; р. Миссисипи.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис с февраля по май ($t_{\text{воды}} = -1,8\text{--}6,2^{\circ}\text{C}$, $S = 29\text{--}34\text{‰}$).

Thalassiosira conferta Hasle 1977

(Приложение Ф, 3, 4)

Hasle, Fryxell, 1977, p. 239, figs 1–23; Макарова и др., 1979, с. 922, рис. 1, 8, 9; Bérard-Therriault et al., 1987, p. 90, fig. 7.

Створки вогнутые, 8–10 мкм в диаметре. Ареолы в радиальных рядах, 30–35 в 10 мкм. Форамини ареол от четырехугольных до круглых. В центре створки один невысокий центральный вырост (Приложение Ф, 3). По краю створки кольцо выростов с опорами, 3–4 в 10 мкм. Два краевых выроста сильно сближены и имеют трубки большего размера, чем остальные. Между ними находится один двугубый вырост с маленькой наружной трубкой (Приложение Ф, 4). Край створки гиалиновый.

Распространение. Тихий океан: западное побережье северной Америки; Атлантический океан: фьорды Норвегии, северо-западное побережье Африки; озеро п-ова Таймыр, эстуарии южного берега Квебека.

Примечание. Г.Р. Хасле описала этот вид из прибрежных вод северо-западной части Африки (Hasle, Fryxell, 1977). В оригинальном диагнозе указывается количество ареол 25–27 в 10 мкм. И.В. Макарова с соавторами для вида из тундрового озера на п-ове Таймыр, приводят количество ареол 18 в 10 мкм (Макарова и др., 1979).

У обнаруженных нами экземпляров количество ареол составляет 30–35 в 10 мкм.

В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в январе ($t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 35\%$). Для морей России и Японского моря приводится впервые.

Thalassiosira gravida Cleve 1896

(Приложение Ф, 5, 6)

Cleve, 1896, p. 12, tab. 2, 14–16; Gran, 1905, p. 18, fig. 12; Bérard-Therriault et al., 1987, p. 90, fig. 39–41; Макарова, 1988, с. 70, табл. XLI, 1–11; Harris et al., 1995, p. 125, figs 16, 33; Hernández-Becerril, Tapia Peña, 1995, p. 545, figs 6–9.

Клетки образуют длинные, гибкие цепочки, соединенные толстым тяжом, который у поверхности створки разветвляется на несколько тонких.

Створки плоские, с небольшой вогнутостью в центре. Ареолы расположены в радиальных рядах, 14–18 в 10 мкм. Фораминиферы ареол различной формы от шестиугольных до круглых. В центре створки кластер из центральных выростов в виде невысоких трубочек (Приложение Ф, 5). На краю створки несколько колец краевых выростов, расположенных в шахматном порядке, 3–5 в 10 мкм. По всей лицевой части створки разбросаны выросты с опорами, их наружная часть в виде невысокой трубки. Двугубый вырост один, крупный, в виде цилиндра, располагается среди колец краевых выростов. Загиб створки невысокий, со структурой из ареол и краевых выростов. Вальвокопула состоит из 6–8 рядов мелких пор, копула из одного ряда вытянутых пор (Приложение Ф, 6).

Распространение. Тихий океан: зал. Пьюджет-Саунд, прибрежные воды Канады, зал. Калифорния, дальневосточные моря России; Северный Ледовитый океан: северные моря России; Атлантический океан: у берегов Южной Африки, моря Антарктиды; реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. Морфологические признаки *T. gravida* и *T. rotula* очень схожи. Различие заключается в структуре поверхности створки: у *T. gravida* это сеть из отчетливых ареол в радиальных рядах, у *T. rotula* – радиальные ребра. На основании изучения панцирей обоих видов, Е.А. Сар с соавторами предположила, что виды идентичны и перевела *T. rotula* в синонимы к *T. gravida* (Sar et al., 2011). Однако исследование К.А. Виттакер с соавторами с привлечением молекулярных методов показало, что виды стоит рассматривать как отдельные (Whittaker et al., 2012). В нашем материале присутствовали оба этих вида, причем в разные сезоны: *T. gravida* наблюдали с октября по апрель, а *T. rotula* – в июне – сентябре.

В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис, б. Житкова и гавани Спортивная с октября по апрель ($t_{\text{воды}} = -1,8\text{--}13,8^{\circ}\text{C}$, $S = 32\text{--}35\%$).

Thalassiosira hyalina Gran 1897

(Приложение X, 1, 2)

Gran, 1897, p. 16, T. I, figs 17–18; p. 323, fig. 159; Hendey, 1964, p. 86, tab. I, 6; Hasle, Heimdal, 1968, fig. 22; Hasle, 1976a, p. 321, figs 2, 3; Semina, 1981, фиг. 13–16; Takano, 1981, p. 47, figs 13–15; Makarova, 1988, табл. XLV, 1–10; Quillfeldt, 2001, p. 380, figs 33–37.

Клетки соединены в колонии тонким тяжом, створки плоские, 25–33 мкм в диаметре. Ареолы расположены в радиальных рядах, 13–20 в 10 мкм, форамены мелкие, округлой формы. В центре створки находятся 6–16 выростов с опорами. По краю створки кольцо из часто и равномерно расположенных краевых выростов с опорами, каждый из которых в виде узкой трубки, 8–10 в 10 мкм. Двугубый вырост один, в виде низкой, расширенной кверху трубки, находится в кольце краевых выростов (Приложение X, 1–2). Загиб створки низкий, со структурой из округлых, продолжающихся со створки ареол продолговатой формы.

Распространение. Тихий океан: прибрежные воды о-ва Хоккайдо, Японское море, Берингово и Охотское моря; Атлантический океан: Девисов прол., Балтийское, Норвежское, Гренландское моря, Баффинов и Гудзонов заливы, прибрежные воды Великобритании; Северный Ледовитый океан: Баренцево, Карское, Белое моря, море Лаптевых.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис и б. Житкова в марте ($t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 34\text{‰}$).

Thalassiosira minima Gaarder 1951

(Приложение X, 3–6)

Gaarder, 1951, p. 31, fig. 18; Belcher, Swale, 1986, p. 141, fig. 4; Harris et al., 1995, p. 125, figs 14, 31; Hoppenrath et al., 2007, p. 278, figs 35–37; Li et al., 2013, p.97, figs 80–84; Li et al., 2014, p. 388, figs 50–54; Park et al., 2016b, p. 413, fig. 26.

Клетки малых размеров, диаметр створки 4–9 мкм. Ареоляция радиальная, 16–36 ареол в 10 мкм, в зависимости от размера створки. Форамини ареол от округлой до вытянутой формы. В центре створки 1–3

центральных выроста, на наружной поверхности створки в виде коротких трубок (Приложение X, 3, 4); на внутренней поверхности створки с 2–4 сателлитными порами (Приложение X, 5, 6). По краю створки кольцо из краевых выростов, 4–6 в 10 мкм. Краевые выросты расположены на сгибе створки в виде невысоких цилиндрических трубок, перед каждым выростом находится небольшой кремниевый выступ. Один двугубый вырост в кольце краевых выростов в виде высокой, крупной, сплюсненной с боков, расширенной дистально трубки.

Распространение. Тихий океан: побережье Чили, Южно-Китайское и Восточно-Китайское моря, прибрежные воды Корейского п-ова; Атлантический океан: Северное море, Мексиканский залив, побережье Аргентины, южно-восточный берег Бразилии; реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис и гавани Спортивная с марта по сентябрь ($t_{\text{воды}} = -1,3\text{--}20^{\circ}\text{C}$, $S = 24\text{--}33\text{‰}$). Для морей России приводится впервые.

Thalassiosira nordenskiöldii Cleve 1873

(Приложение Ц, 1–3)

Cleve, 1873, p. 7, tab. I, 1; Hustedt 1930, p. 321, fig. 157; Cupp, 1943, p. 46, fig. 8; Hendeby, 1964, p. 85, tab. I, fig. 8; Bérard-Therriault et al., 1987, p. 92, fig. 5 43, 44; Макарова, 1988, с. 69, табл. XL, 1–14; Hoppenrath et al., 2007, p. 280, figs 41–43; Li et al., 2013, p. 99, fig. 100; Li et al., 2014, p. 390, figs 60, 61; Park et al., 2016b, p. 415, fig. 30.

Клетки собраны посредством тонкого центрального тяжа в колонию до 32 клеток (Приложение Ц, 1). Панцирь по стороны створки округлой формы, 15–37 мкм в диаметре, со стороны пояска восьмиугольной формы, 10–21 мкм шириной. Хлоропласты мелкие многочисленные. Створки выпуклые, в центре с углублением, в котором размещен один крупный вырост. Ареолы расположены в радиальных рядах, 14–20 в 10 мкм; форамены ареол округлой формы (Приложение Ц, 2). В центре створки вырост окружен ареолами

большого размера. Загиб створки высокий, с ареолами в вертикальных рядах. На загибе створки кольцо краевых выростов с опорами, 2–4 в 10 мкм, направленных от центра к периферии. На лицевой стороне створки краевые выросты в виде длинных трубок, окаймленных воронкой в дистальной части. Двугубый вырост расположен в кольце краевых выростов; на лицевой части створки в виде трубки, схожей по размерам с краевыми выростами, но без воронки. С внутренней стороны створки двугубый вырост ориентирован радиально (Приложение Ц, 3).

Распространение. Тихий океан: заливы Сан-Франциско, Калифорния, прибрежные воды Кореи, Южно-Китайское и Восточно-Китайское моря, дальневосточные моря, побережье Канады; Атлантический океан: Норвежские воды, северная Атлантика, Северное море, побережье Аргентины; Северный Ледовитый океан: Девисов пролив, Арктика; реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечен на всех станциях круглогодично.

Thalassiosira oceanica Hasle 1983

(Приложение Ц, 4–6)

Hasle, 1983, p. 220, figs. 1–18; Hallegraeff, 1984, p. 499, figs 11a, b, c; Herzig, Fryxell, 1986, p. 19, figs 4, 5; Harris et al., 1995, p. 121, figs 8, 26; Hoppenrath et al., 2007, p. 280, figs 44; Garcia, Odebrecht, 2009b, p. 1063, figs 10, 11, 48–53; Li et al., 2014, p. 390, fig. 62; Park et al., 2016b, p. 415, fig. 31.

Клетки очень малых размеров, 4–10 мкм в диаметре. Структура створки из радиальных ребер и ареол в радиальных рядах, 35–40 в 10 мкм. Форамини ареол неправильной, сильно вытянутой формы (Приложение Ц, 4). Близ центра створки один вырост с опорами в виде круглого отверстия, на внутренней части створки с четырьмя сателлитными порами. На загибе створки кольцо краевых выростов, 4–5 в 10 мкм. На наружной поверхности створки в виде вулканообразных отверстий, на внутренней – короткие трубки

с четырьмя сателлитными порами (Приложение Ц, 5, 6). Двугубый вырост расположен в кольце краевых, близко к одному из них, его отверстие меньше, чем у краевого выроста, на внутренней части в виде маленькой щели, ориентированной радиально. Загиб створки низкий, со структурой из радиальных ребер.

Распространение. Тихий океан: Саргассово море, Восточно-Австралийское течение, северо-западное побережье Австралии, прибрежные воды Бразилии и Корейского полуострова; Атлантический океан: Северное море, побережье Норвегии, западное побережье Африки, Мексиканский залив; реки Шотландии, озеро Керран.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис и гавани Спортивная с июля по октябрь ($t_{\text{воды}} = 10,1-19^{\circ}\text{C}$, $S = 30-33\%$). Для морей России приводится впервые.

Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal 1970

(Приложение Ш, 1, 2)

Hasle, Heimdal, 1970, p. 565, pl. 5, figs 27–38, pl. 6, figs 34–38; Paashce, 1973, fig. 4; Hasle, 1976b, p. 105–108, figs 11–16; Makarova, 1988, с. 79, табл. ЛП, 1–20; Harris et al., 1995, p. 121, figs 7, 25; Hasle, Syvertsen, 1996, p. 78, 79, plate 11, a–c; Muylaert, Sabbe, 1996, p. 110, figs 27, 28; Li et al., 2013, p.102, figs 107, 108.

Клетки очень мелкие, 4–6 мкм в диаметре. Наружная поверхность створки состоит из радиальных ребер, 5–7 в 1 мкм, которые к краю дихотомически разветвляются; ребра с поперечными перегородками, либо без них (Приложение Ш, 1). Центральный вырост с опорами смещен от центра, в количестве 1–2, редко отсутствует. На границе с загибом створки кольцо краевых выростов с опорами, каждый из которых в виде короткой трубки, 10–15 в 10 мкм, с внутренней поверхности створки трубка низкая, с двумя сателлитными порами. Двугубый вырост один, в кольце краевых выростов, малых размеров в виде округлой щели, приближен к одному из краевых

выростов, его внутренняя часть в виде маленькой узкой щели, ориентированной радиально (Приложение Ш, 2). Загиб створки относительно высокий, повторяется структура поверхности створки.

Распространение. Тихий океан: Охотское, Восточно-Китайское море, зал. Теуантепек, Австралия; Атлантический океан: прибрежные воды морей Европы; реки Англии, Венгрии, эстуарии рек Бельгии и Германии, р. Суон. Водоемы Японии, водохранилища и притоки рек западной России, озеро Байкал.

Примечание. В зал. Петра Великого клетки вида отмечали в б. Парис в феврале ($t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 34\%$) и в б. Восток в апреле ($t_{\text{воды}} = 4,8^{\circ}\text{C}$, $S = 33\%$).

Thalassiosira rotula Meunier 1910

(Приложение Ш, 3, 4)

Meunier, 1910, p. 264, tab. 29, figs 67–70; Cupp, 1943, p. 49, fig. 12; Hallegraeff, 1984, p. 499, figs 9a, b, c; Mahood et al., 1986, p. 151, figs 80–85, 94; Макарова, 1988, с. 71, табл. XLII, 1–9, XLIII, 1–14; Harris et al., 1995, p. 125, figs 17, 34; Hoppenrath et al., 2007, p. 282, fig. 50; Garcia, Odebrecht, 2009a, p. 247, figs 19, 57, 58.

Клетки собраны в цепочки посредством толстого тяжа, разветвленным близ поверхности створки. Структура створки из радиально расходящихся от центра ребер, дихотомически разветвленных к краю, 20–24 в 10 мкм. Край створки из ареол, 25–27 в 10 мкм. В центре створки находится кластер из нескольких центральных выростов, в виде невысоких трубок (Приложение Ш, 3). По всей поверхности створки равномерно расположены выросты с опорами, на наружной поверхности створки в виде коротких трубок, на внутренней – очень коротких трубочек с 2–3 сателлитными порами (Приложение Ш, 4). По краю створки несколько колец краевых выростов, 8–10 в 10 мкм, по виду схожих с выростами с опорами. Двугубый вырост один, в виде широкой трубки, расширяющейся дистально. Внутренняя часть крупная, в виде двух валиков с узкой длинной щелью между ними.

Распространение. Тихий океан: зал. Калифорния, побережье Австралии и Новой Зеландии, дальневосточные моря России; Атлантический океан: Саргассово море, зал. Наррагансетт, Канарское течение; Индийский океан: у берегов Африки.

Примечание. В зал. Петра Великого клетки вида отмечали в б. Парис, б. Житкова, гавани Спортивная, б. Чернышева с июня по сентябрь ($t_{\text{воды}} = 16,7\text{--}22,4^{\circ}\text{C}$, $S = 30\text{--}32\text{‰}$).

Thalassiosira tealata Takano 1980

(Приложение III, 5, 6)

Takano, 1980a, p. 55, figs 1–17; Bérard-Therriault et al., 1987, p. 92, fig. 54, 55, 58; Harris et al., 1995, p. 121, figs 9, 27; Hernández-Becerril, Tapia Peña, 1995, p. 552, figs 62–64, 66, 67; Ake-Castillo et al., 1999, p. 497, fig. 37; Hoppenrath et al., 2007, p. 282, fig. 52; Li et al., 2013, p. 102, figs 114, 115; Li et al., 2014, p. 394, figs 73, 74; Park et al., 2016b, p. 418, fig. 41.

Створки плоские, 4,8–12 мкм в диаметре. Ареолы расположены в радиальных рядах, 33–40 в 10 мкм. Близ края створки ареолы переходят в тангенциальные ряды. Фораминиферы ареол от округлых до вытянутых (Приложение III, 5). В центре створки один центральный вырост с опорами, наружная часть его в виде короткой трубки, внутренняя – отверстие, окруженное тремя сателлитными порами (Приложение III, 6). По краю створки кольцо равномерно расположенных краевых выростов, 4–5 в 10 мкм. Выросты в виде цилиндрических трубок, оканчивающихся двумя противоположно направленными крыльями, кончики которых опускаются на поверхность створки. Среди кольца краевых выростов, вблизи одного из них, находится двугубый вырост. Наружная трубка его тоньше краевых выростов, внутренняя часть в виде щели, направленной радиально. Край створки гиалиновый.

Распространение. Тихий океан: внутреннее Японское море, зал. Калифорния, зал. Теуантепек, побережье Кореи, Южно-Китайское и Восточно-Китайское моря; Атлантический океан: Северное море.

Примечание. Этот вид по морфологическим признакам схож с *T. curviseriata*. Х. Такано описал оба этих вида на основании различий форм крыльев краевых выростов. *T. curviseriata* имеет вытянутые вверх из середины выроста крылья, часто расходящиеся на 2–3 ветви (Takano, 1981). У *T. tealata* крылья расположены на конце краевых выростов, их тонкие кончики упираются в поверхность створки. Также их различие состоит в количестве ареол в 10 мкм: у *T. tealata* их 30–40, у *T. curviseriata* меньше – до 30 в 10 мкм.

В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис и б. Житкова с июня по ноябрь ($t_{\text{воды}} = 9\text{--}17^{\circ}\text{C}$, $S = 32\text{‰}$). Для морей России приводится впервые.

7.3 Изменчивость некоторых морфологических признаков

Традиционная систематика диатомовых водорослей основана на исследованиях морфометрических параметров панциря. Однако в визуальной оценке строения створок недооценивается вариабельность морфологических признаков свойственных диатомеям, в их числе *Thalassiosira*. Информации о фенотипической пластичности представителей этого рода не существует. В рамках данной работы были проведены исследования вариативности основных морфологических признаков на примере культурального клона *T. tenera*.

Исследование морфологии *T. tenera* в культуре показало, что на протяжении жизненного цикла для вида характерна изменчивость строения поверхности створки и зависит от степени ее покрытия кремнеземом. В накопительной культуре рост *T. tenera* характеризовался типичной S-образной кривой (рис. 27). Лаг-фаза отсутствовала. С первых суток наблюдали быстрое увеличение числа клеток, экспоненциальная фаза роста продолжалась не более 4 суток, скорость роста составляла 3–3,5 деления в сутки. Суспензия в этот период представлена одиночными клетками, редко короткими цепочками из 2 клеток. Створки клеток на всей поверхности покрыты многочисленными

пористыми выростами. Край створки с дугообразными возвышениями, покрывающими краевые и двугубый выросты (рис. 28, 1, 2).

На 5 сутки наблюдался переход культуры в стационарную стадию, скорость роста замедлилась до 1,2–1,5 делений в сутки. На 7 сутки отмечали многочисленные клетки с единичными пористыми кремнеземными выростами на поверхности створок, дугообразные возвышения присутствовали не над каждым краевым выростом (рис. 28, 3, 4). На 11–13 сутки в культуре появились одиночные клетки с гладкими створками. С 15 суток отмечали клетки только с гладкими створками, отчетливо видны краевые выросты (рис. 28, 5, 6).

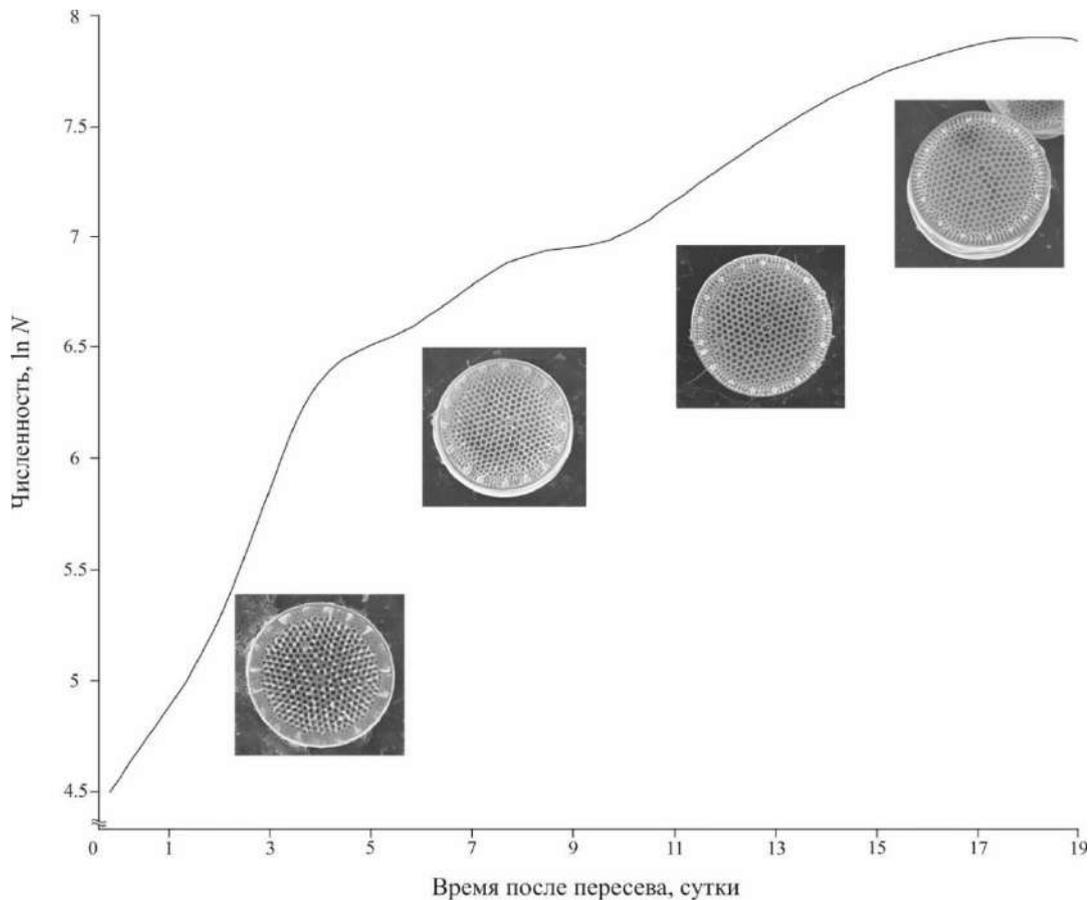


Рисунок 27 – Кривая роста численности клеток *Thalassiosira tenera* в культуре.

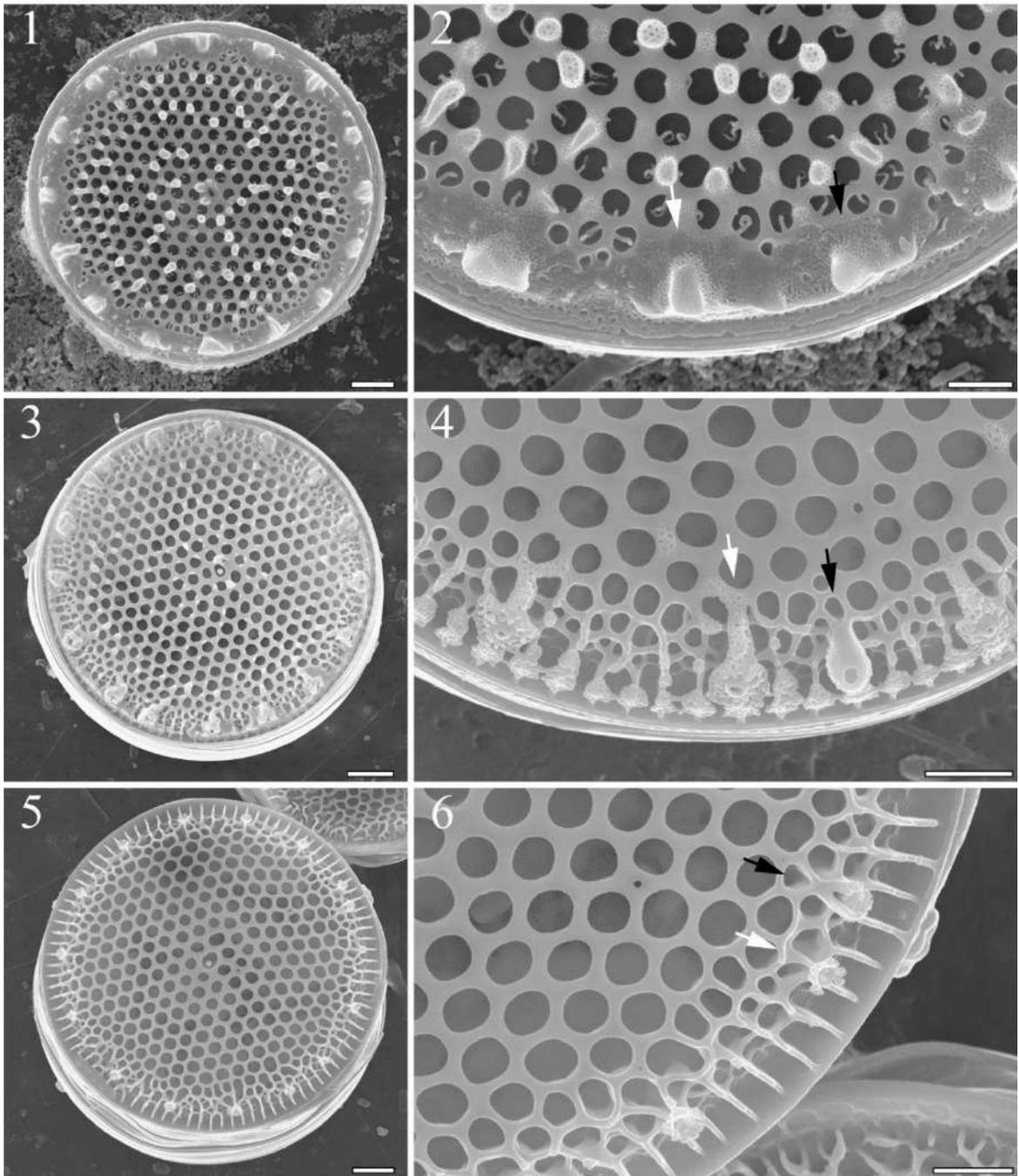


Рисунок 28 – Вариативность морфологии панциря *Thalassiosira tenera* на разных стадиях развития. 1 – 4 сутки после пересева, поверхность створки покрыта гранулами кремнезема, краевые выросты покрыты слоем кремнезема; 2 – 4 сутки после пересева, фрагмент створки, двугубый вырост (белая стрелка), краевой вырост (черная стрелка); 3 – 7 сутки после пересева, редкие гранулы на поверхности створки, краевые выросты покрыты слоем кремнезема; 4 – 7 сутки после пересева, фрагмент створки, краевой вырост (белая стрелка), двугубый вырост (белая стрелка); 5 – 15 сутки после пересева, поверхность створки гладкая; 6 – 15 сутки после пересева, фрагмент створки, краевой вырост (белая стрелка), двугубый вырост (черная стрелка). 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1, 3, 5 – 2; 2, 4, 6 – 1.

Ареоляция створки является одним из основных диагностических признаков видов рода *Thalassiosira*. Нами показано, что в лабораторной культуре этот признак существенно варьировал у клонов *T. tenera*. Исследование вида в полевых пробах, собранных в б. Парис в 2016–2019 гг., также подтвердило вариабельность ареоляции створки, структура которой изменялась в зависимости от степени орнаментации слоем кремнезема.

Thalassiosira tenera описан из открытых и прибрежных вод Черного моря А.И. Прошкиной-Лавренко в 1961 году. В оригинальном описании автор указывает, что створки гладкие, панцирь очень тонкий; клетки маленькие, соединены коротким студенистым тяжом по две (Прошкина-Лавренко, 1961). Позже Г.Р. Хасле и Г.А. Фрикселл приводят расширенное описание вида, где указывают, что пористые гранулы придают внешней поверхности створки неоднородную текстуру (Hasle, Fryxell, 1977). Согласно нашим данным, вид наружной поверхности створки *T. tenera* варьирует от гладкой до покрытой одиночными или многочисленными пористыми гранулами. В лабораторной культуре в зависимости от срока культивирования структура поверхности створок изменялась от полностью покрытой пористыми гранулами (1–4 сутки развития), промежуточный вариант – кремнеземный слой покрывал только краевые выросты (7–14 сутки), до совершенно гладких створок (15–19 сутки) (рис. 28).

Анализ исследованных клеток природной популяции показал, что и в холодный, и в теплый периоды в планктоне одновременно присутствовали клетки *T. tenera* и с гладкой, и с гранулированной створкой. Вероятно, отсутствует зависимость между грануляцией кремнеземом створки от температуры воды и солености. Наблюдения за структурой поверхности створки *T. tenera* в накопительной культуре показали, что ее изменчивость зависит от стадии развития клетки.

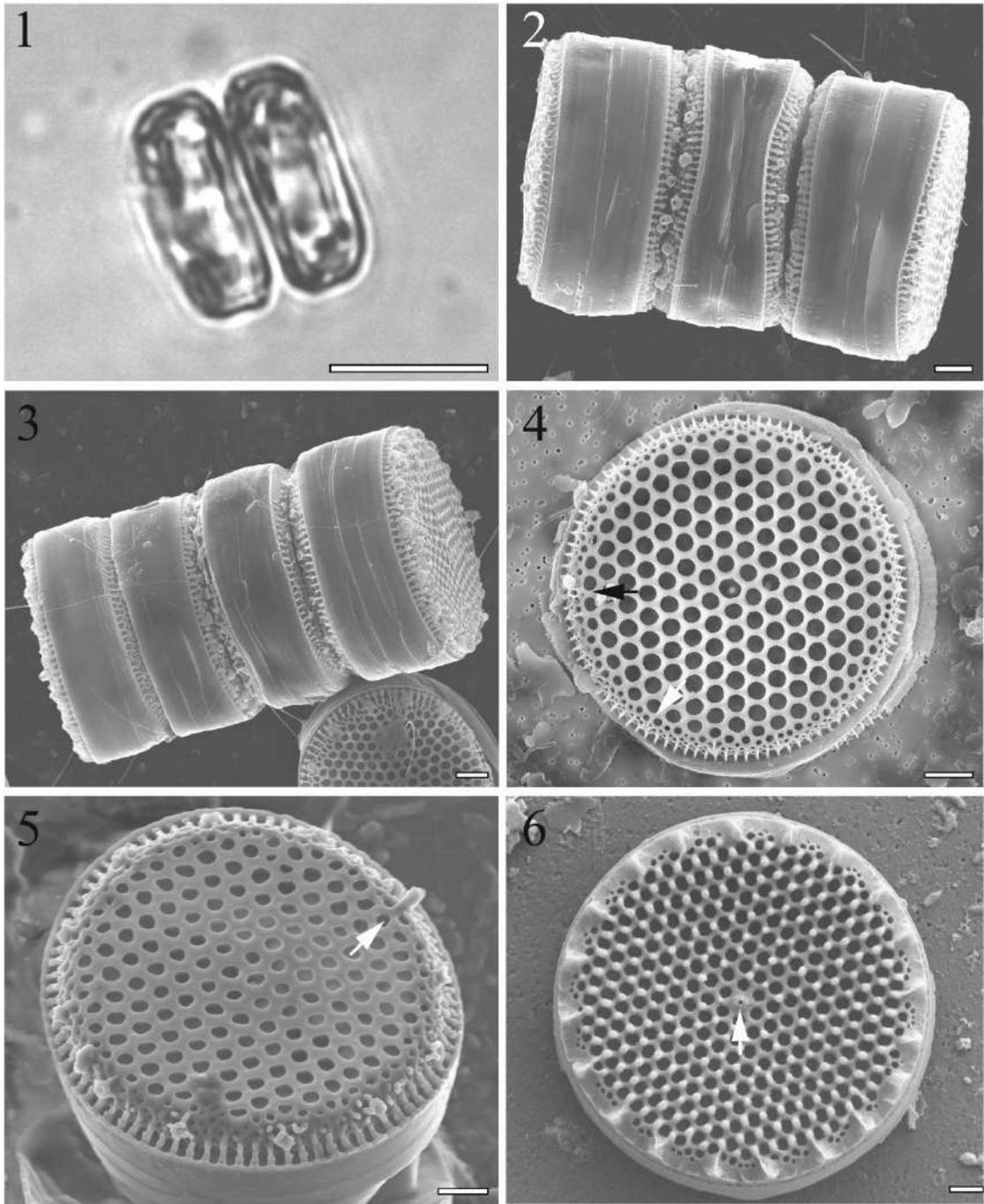


Рисунок 29 – Морфология *Thalassiosira tenera*. 1 – цепочка из двух клеток; 2 – цепочка из трех клеток; 3 – цепочка из четырех клеток; 4 – створка клетки, ареолы в линейных рядах, большая центральная пора, белой стрелкой указан краевой вырост, не возвышающийся над поверхностью, черной стрелкой указан двугубый вырост, 5 – створка клетки, стрелкой указан двугубый вырост, возвышающийся над поверхностью; 6 – створка, полностью покрытая гранулами, стрелкой указана центральная пора, прикрытая кремнеземным слоем; 1 – СМ, 2–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1 – 20; 2–6 – 2.

Так же отмечены следующие отличия: наблюдали цепочки из 2–4 клеток, примыкающих друг к другу (рис. 29, 1–3), в то время как по данным

литературы клетки соединены в цепочку при помощи короткого тяжа (Прошкина-Лавренко 1961a; Hasle, Fryxell, 1977). У исследованных нами экземпляров форма двугубого выроста варьировала от цилиндрической до сплюснутой с боков трубки, высота – от низкой до высокой (рис. 29, 4, 5), в литературе указано – не возвышается над поверхностью створки (Aké-Castillo et al., 1999). Отмечена вариабельность формы центральной ареолы, от схожей по размеру или больше соседних ареол, до скрытой слоем кремнезема (рис. 29, 4, 6).

Из-за вариабельности диагностических признаков достоверную видовую идентификации диатомовых водорослей необходимо проводить комплексно. В рутинных мониторинговых исследованиях идентификация видового состава диатомовых, в том числе *Thalassiosira*, может подтверждаться с помощью электронной микроскопии. Для ревизии флоры, находок новых и редких видов необходимо применять методы культивирования в совокупности с электронно-микроскопическими методами. Такой комплексный подход дает возможность уточнить видовое разнообразие фитопланктона на определенной акватории, количественный вклад и роль отдельных видов в сообществе и, в целом, сформировать современное представление о биогеографическом распределении диатомовых водорослей и видов рода *Thalassiosira*.

7.4 Диагнозы видов родов *Shionodiscus*, *Conticribra*, *Bacterosira*, *Minidiscus*, обнаруженных в заливе Петра Великого

***Shionodiscus oestrupii* var. *venrickae* (Приложение III, 1)**

Базионим: *Thalassiosira oestrupii* var. *venrickae* Fryxell, Hasle, 1980, p. 810, figs 11–19; Hallegraeff, 1984, p. 504, figs 18a, b, c, d, e, f; 94; Hernández-Becerril, Tapia Peña, 1995, p. 550, figs 42, 43; Ake-Castillo et al., 1999, p. 495, fig.21; Li et al., 2013, p. 101, figs 101, 102.

Створки плоские, 15–25 мкм в диаметре. Панцирь в виде высокого барабана, с пояска с закругленными краями (Приложение Щ, 1). Ареолы в тангенциальных рядах, к краю створки уменьшаются в размере. Форамены круглые. На загибе створки кольцо краевых выростов, 4–6 в 10 мкм. На наружной поверхности створки в виде круглого отверстия. Двугубый вырост один, находится вблизи центра створки, на наружной поверхности в виде отверстия. Вальвокопула широкая с мелкими порами в вертикальных рядах, копула с одним рядом более крупных пор.

Распространение. Тихий океан: Калифорнийский залив, побережье Чили, Бразилии, Аргентины, юго-восточное побережье Австралии, побережье Кореи, Южно-Китайское и Восточно-Китайское моря, Японское море; Атлантический океан: Мексиканский залив, Северное море, Норвежское море.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в феврале при $t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 35\text{‰}$.

Shionodiscus perpusillus (Приложение Щ, 2)

Базионим: *Thalassiosira perpusilla* Козлова, 1967, с. 60, рис. 12–13; Fryxell, Hasle, 1979, p. 380, figs 1–11; Johansen, Fryxell, 1985, p. 173, figs 5, 53–55.

Створки плоские, 10–15 мкм в диаметре. Ареолы в радиальных рядах, 15–17 в 10 мкм, форамены ареол округлой формы (Приложение Щ, 2). Центральный вырост один, смещен от центра створки, его отверстие схоже с отверстием краевых выростов. На загибе створки кольцо из редко расположенных краевых выростов, 2–3 в 10 мкм. Краевые выросты на наружной поверхности створки заканчиваются круглым отверстием. Двугубый вырост один, наружная часть его в виде крупного отверстия.

Распространение. Индийский и Тихоокеанский секторы Антарктики, субантарктические воды.

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в феврале при $t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 35\%$. Для морей России и Японского моря приводится впервые.

Conticribra guillardii (Приложение Щ, 3, 4)

Базионим: *Thalassiosira guillardii* Hasle, 1978, p. 274, figs 28–47, 49, 50; Hasle, Syvertsen, 1996, p. 77, plate 10, a, b, plate 11, d–f; Hoppenrath et al., 2007, p. 278, figs 27, 28.

Клетки одиночные, створки плоские, 10–25 мкм в диаметре. Поверхность створки усеяна кремниевыми гранулами (Приложение Щ, 3). Центральный вырост смещен от центра, его наружная часть в виде короткой трубки. На границе с загибом створки кольцо из плотно расположенных краевых выростов, 8–10 в 10 мкм. Трубки краевых выростов в виде цилиндров, сужающихся в дистальной части, внутренняя часть имеет форму короткой трубки с четырьмя сателлитными порами. Двугубый вырост один, в кольце краевых, в виде толстой короткой трубки, на внутренней поверхности створки его щель ориентирована радиально (Приложение Щ, 4).

Распространение. Тихий океан: Токийский залив, побережье Кореи. Атлантический океан: Балтийское море, Финский залив, Северное море; реки Англии, Венгрии, Швеции.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис в мае при $t_{\text{воды}} = 8^{\circ}\text{C}$, $S = 32\%$ и б. Восток при $t_{\text{воды}} = 4,8^{\circ}\text{C}$, $S = 33\%$.

Bacterosira constricta (Приложение Щ, 5)

Базионим: *Thalassiosira constricta* Gaarder, 1938, p. 11, fig. 6, a–e; Harris et al., 1995, p. 125, figs 15, 32; Hoppenrath et al., 2007, p. 274, figs 11, 12; Li et al., 2014, p. 378, figs 12–15;

Створки, немного вогнутые в центре, 15–20 мкм в диаметре. Структура створки из радиальных, дихотомически разветвленных ребер (Приложение Щ, 5). В центре пучок из 9–12 центральных выростов. По краю створки кольцо

краевых выростов, 5–6 в 10 мкм. Наружная часть краевых выростов в виде отверстия, внутренняя – в виде короткой трубки. В кольце краевых один двугубый вырост, на наружной поверхности заканчивается вытянутым отверстием, на внутренней – щелью, ориентированной радиально. Загиб створки низкий, со структурой из мелких ареол.

Распространение. Тихий океан: Восточно-Китайское море; Атлантический океан: Северное море, Норвежское море; реки Англии.

Примечание. В зал. Петра Великого вид отмечали в б. Парис в феврале и марте при $t_{\text{воды}} = -1,8^{\circ}\text{C}$, $S = 35\%$. Для морей России и Японского моря приводится впервые.

Minidiscus spinulatus (Приложение Щ, 6)

Базионим: *Thalassiosira spinulata* Takano, 1981, p. 33, figs 1, B, 14–25; Шевченко и др., 2003, с. 154, табл. II, 5, 6.

Створки круглые, плоские, 4–9 мкм в диаметре. Структура створки из радиальных ребер с мелкими шипиками (Приложение Щ, 6). Центральный вырост с опорами с двумя сателлитными порами. По краю створки кольцо краевых выростов, 4–6 на створке. На наружной поверхности створки краевые выросты имеют очень короткую трубку, на внутренней окруженную 4 сателлитными порами. Двугубый вырост один, расположен на створке, вблизи центрального выроста. На наружной поверхности створки он заканчивается маленьким отверстием, на внутренней его щель направлена радиально.

Распространение. Тихий океан: Охотское море, побережье Японии; Атлантический океан: пролив Скагеррак; реки Японии

Примечание. В зал. Петра Великого единичные клетки отмечали в б. Парис в апреле при $t_{\text{воды}} = 4^{\circ}\text{C}$, $S = 33\%$.

ГЛАВА 8. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ РОДА *THALASSIOSIRA* В ЯПОНСКОМ МОРЕ

Основой для эколого-географического анализа послужили сведения о таксономическом составе рода *Thalassiosira* в Японском море по оригинальным данным и сведениям литературы (Приложение А.). Географическая и экологическая характеристики установлены для всех видов рода, для *T. nordenskiöldii* и *T. tenera* уточнена географическая характеристика.

8.1 Экологическая структура

Все изученные виды *Thalassiosira* Японского моря относятся к трем типам биотопов (Приложение А). Основу рода формировали неритические виды – 32 вида, на долю которых приходилось 78,1% от общего числа видов (табл. 7, Приложение А).

Таблица 7 – Распределение видов рода *Thalassiosira* Японского моря по типам биотопов

| Группа видов | Число видов | Доля от общего числа видов, % |
|--------------|-------------|-------------------------------|
| Неритические | 32 | 78,1 |
| Океанические | 1 | 2,4 |
| Панталасные | 8 | 19,5 |
| Всего | 41 | 100 |

Среди неритических видов отмечены как доминирующие в сообществе – *T. tenera*, *T. anguste-lineata*, *T. lundiana*, так и редкие виды – *T. favosa*, *T. hispida*, *T. minicosmica* и др. Меньшим числом видов представлены панталасные – 8 (20,0%), среди них отмечены вызывающие «цветение» воды

– *T. nordenskiöldii*, *T. gravida* и редкие – *T. minima*, *T. lineata*, *T. simonsenii*. Один океанический вид *T. subtilis* (2,4%) зарегистрирован в районе исследования.

Преобладание неритических видов *Thalassiosira* в районе исследования согласуется в целом с экологической структурой диатомовых в прибрежных водах дальневосточных морей России, например, рода *Chaetoceros* (Орлова и др., 2003). Отчасти, это объясняется тем, что большинство исследований (Коновалова, 1979; Коновалова, 1984; Коновалова и др., 1989; Орлова, 1990; Коновалова, Орлова, 1991; Шевченко и др., 2003; Орлова и др., 2009), как и настоящее, проведены в прибрежной зоне Японского моря.

По отношению к солености, виды отнесли к четырем группам (табл. 8, Приложение А).

Таблица 8 – Распределение видов рода *Thalassiosira* Японского моря по отношению к солености

| Группа видов | Число видов | Доля от общего числа видов, % |
|--------------------------|-------------|-------------------------------|
| Морские | 29 | 70,7 |
| Солоноватоводные-морские | 7 | 17,1 |
| Солоноватоводные | 2 | 4,9 |
| Эвригалинные | 3 | 7,3 |
| Всего | 41 | 100 |

Преобладали морские виды – 29, их доля достигала 70,7% от числа всех видов *Thalassiosira*. Меньшую долю (17,1%) составляли солоноватоводные-морские виды. Характерными представителями группы морских видов в районе исследования являлись *T. nordenskiöldii*, *T. gravida*, *T. aestivalis* – виды, доминирующие в сообществе в зимний сезон при солености воды более 33‰. Клетки солоноватоводно-морских видов – *T. anguste-lineata*, *T. tenera* регистрировали в планктоне круглогодично при изменяющейся солености в

пределах 24,7–35,05%, *T. allenii* var. *allenii* и *T. binata* достигали значительной численности весной, в период увеличения стока с суши. Число эвригалинных и солоноватоводных видов было не значительным, четыре и два вида (7,3% и 4,9%), соответственно (табл. 8). Схожая картина для планктонных диатомовых водорослей других родов, в целом, характерна для морских вод России (Гогорев, 2000).

8.2 Географический анализ

Виды рода *Thalassiosira* в Японском море, относятся к пяти типам ареалов (табл. 9, Приложение А). Более половины списка составляют виды с тропическо-бореальным типом ареала – 22 вида (53,7%). Характерные представители этой группы – *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata* массово развиваются в теплый период в б. Парис, а также виды, отмеченные в южном секторе моря – *T. delicatula*, *T. diporocyclus*, *T. lacustris*, *T. leptopus* (Park et al., 2016b). Значения аркто-бореальных и тропическо-аркто-бореальных ниже – по 7 видов (17,05%), в их числе виды, доминирующие в районе исследования в холодный период – *T. nordenskiöldii*, *T. gravida*, *T. tenera*. Малым числом видов представлены тропические и космополиты – по 3 (7,3%) и 2 (4,9%) вида соответственно.

Проведенный географический анализ показал, что даже для видов, морфология которых сравнительно хорошо изучена и идентификация на уровне световой микроскопии возможна, географическая принадлежность может нуждаться в уточнении. Так, согласно сведениям литературы *T. nordenskiöldii* является холодноводным аркто-бореальным видом (Макарова, 1988).

Таблица 9 – Распределение видов рода *Thalassiosira* Японского моря по типам ареалов

| Тип ареала | Число видов | Доля от общего числа видов, % |
|-----------------------------|-------------|-------------------------------|
| Аркто-бореальный | 7 | 17,05 |
| Тропическо-аркто-бореальный | 7 | 17,05 |
| Тропическо-бореальный | 22 | 53,7 |
| Тропический | 3 | 7,3 |
| Космополитический | 2 | 4,9 |
| Всего | 41 | 100 |

Однако находки у берегов Южной Кореи и юго-восточной Бразилии, в Желтом, Восточно-Китайском и Южно-Китайском морях (21–25° N) (Tremarin et al., 2008; Li Y et al., 2013; Park et al., 2016b), а также в летний период в районе исследования указывают на тропическо-аркто-бореальный тип распределения вида, согласно отечественной системе фитогеографического районирования (Беклемишев и др., 1977). Вегетация *T. nordenskiöldii* в широком диапазоне температур подтверждает расширение границ его ареала. Так в природных популяциях оптимум развития вида по оригинальным данным наблюдали при температуре воды -1.8–0°C, по сведениям литературы – -1.7–6°C (Degerlund, Eilertsen, 2010). Кроме того, известно, что в лабораторной культуре интенсивное развитие *T. nordenskiöldii* происходит при температуре до 18°C (Durbin, 1974; оригинальные данные). На основании оригинальных и данных литературы предлагаем считать ареал распространения вида тропическо-аркто-бореальный.

Зачастую сведения о встречаемости в Мировом океане мелких видов диатомовых зависит от степени изученности акватории, а не от их присутствия в планктоне. Для подтверждения достоверной идентификации

микроводорослей, в том числе видов рода *Thalassiosira*, можно рекомендовать для проведения мониторинговых исследований применение методов электронной микроскопии. Особенно это актуально в работах по ревизии флоры, когда находки новых и редких видов необходимо подтверждать иллюстративным материалом. Такой комплексный подход позволяет составить объективную картину распределения видов микроводорослей в Мировом океане. Обновленные данные лягут в основу знания экологии отдельных видов Bacillariophyceae, понимания пределов их толерантности, выявления криптических и псевдокриптических таксонов. Вероятно, даст возможность сформировать современное представление о биогеографическом распределении диатомовых водорослей в сторону перехода от космополитической концепции к узкой морфологической концепции вида (Куликовский, Кузнецова, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании на основании оригинальных и литературных данных впервые составлен аннотированный список видов рода *Thalassiosira* для Японского моря. Использование методов электронной микроскопии позволило детально изучить флористический состав фитопланктона в период исследования, выявить новые для акватории виды, дополнить сведения о географическом распределении и экологии. Представлены морфологические описания по данным электронной и световой микроскопии для 28 видов, флористический состав морей России дополнен 11 видами, для Японского моря отмечено 5 новых видов *Thalassiosira*. Также впервые приводятся сведения о двух новых для Японского моря видах – *Shionodiscus perpusillus* и *Bacterosira constricta*. Изучена сезонная и межгодовая динамика фитопланктона в б. Парис и оценена роль видов *Thalassiosira* в сообществе за период исследования. Показано круглогодичное присутствие представителей *Thalassiosira* в планктоне. Отмечено 10 доминирующих видов *Thalassiosira*, шесть из которых были впервые зарегистрированы как доминирующие виды фитопланктона в морях России. Полученные данные и результаты лягут в основу дальнейшего исследования прибрежных акваторий с целью пополнения видового состава фитопланктона и изучения динамики развития фитопланктона в целом. Сведения по морфологии *Thalassiosira* лягут в основу иллюстрированного атласа.

За период исследования в б. Парис обнаружено 163 вида и внутривидовых таксона фитопланктона. Сезонная и межгодовая динамика количественных параметров микроводорослей характеризовалась 2–5 пиками. Сравнение динамики плотности и биомассы фитопланктона между годами показало, что в 2017 и 2018 гг преобладали пики обилия численности микроводорослей летом, а в 2016 г. максимум численности отмечали зимой; наиболее высокие значения биомассы были характерны для летнего периода в 2016 и 2017 гг., и осеннего в 2018 г. Доминировали по численности 38 видов

микроводорослей, по биомассе 31 вид. По числу видов преобладали диатомеи, на втором месте находились динофлагелляты; остальные отделы были представлены малым числом видов. Особенностью сезонной динамики фитопланктона в районе исследования значилось массовое развитие мелкоклеточного вида *Mediolabrus* (= *Minidiscus*) *comicus*, впервые зарегистрированное в морях России. Численность вида достигала 5,5 млн кл./л.

На основе анализа видовых списков и количественных параметров фитопланктона в районе исследования были выделены три группы, характеризующиеся специфическим составом видов. В комплекс I объединились виды, развивавшиеся в массе в зимне-весенний период. Комплекс II формировали виды, развивавшиеся преимущественно в теплый сезон – лето-осень (2016 г.) или на протяжении года (2017, 2018 гг.). В комплекс III объединились виды, развивавшиеся в планктоне в разные сезоны, но не основные для комплексов I и II. Отсутствие четкой сезонной выраженности в видовом распределении рода в б. Парис и присутствие в фитопланктоне тепловодных тропическо-бореальных видов в холодноводный период может свидетельствовать о высокой пластичности представителей рода к условиям среды. Отмечена взаимосвязь между развитием доминирующих видов рода *Thalassiosira* и изменением гидрохимических параметров среды.

ВЫВОДЫ

1. В 2016–2018 гг. на мониторинговой станции в б. Парис численность фитопланктона изменялась в пределах 0,6 тыс. кл./л – 5,548 млн. кл./л, биомасса – 0,019–16,65 г/м³; максимум численности регистрировали в августе 2017 г., биомассы – в августе 2018 г. Сезонная динамика характеризовалась вспышками развития микроводорослей каждый сезон, за исключением весны 2016 г.
2. Виды *Thalassiosira* вегетировали в планктоне б. Парис в период исследования круглогодично. В период 2016–2018 гг. численность видов рода варьировала от 35 кл./л до 434 тыс. кл./л, биомасса – 0,1 мг/м³–2,56 г/м³. Величины количественных параметров различались на порядок в зависимости от года исследования; наиболее низкие показатели отмечали в 2017 г., высокие – в 2018 г. Доминировали в районе исследования в 2016–2018 гг. 10 видов *Thalassiosira*, шесть из них были впервые зарегистрированы как доминирующие виды фитопланктона в морях России. Доля видов рода составляла до 99% от общей численности фитопланктона.
3. Видовой список рода *Thalassiosira* в Японском море включает 41 таксон. Флористический состав морей России дополнен 11 видами, для Японского моря отмечено 5 новых видов *Thalassiosira*.
4. Виды *Thalassiosira* Японского моря относятся к трем типам биотопов, основу рода формируют неритические виды (78,1%), доля панталасных видов меньше (19,5%), а океанических незначительна (2,4%). В Японском море виды *Thalassiosira* относятся к пяти географическим типам ареалов; преобладают тропическо-бореальные виды (53,7%), существенна роль аркто-бореальных видов и тропическо-аркто-бореальных (по 17,05%). Доля тропических и космополитических видов низкая (7,3% и 4,9% соответственно).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексанин А.И., Ким В., Орлова Т.Ю., Стоник И.В., Шевченко О.Г. Фитопланктон залива Петра Великого и задача его дистанционного зондирования // *Океанология*. 2012. Т. 52, № 2. С. 239–250.

Бегун А.А. Фитопланктон бухты Золотой Рог и Уссурийского залива (Японское море) в условиях антропогенного загрязнения // *Известия ТИНРО*. 2004. Т. 138. С. 320–344.

Бегун А.А. Летне-осенний фитопланктон бухты Золотой Рог (Японское море) в условиях антропогенного загрязнения // *Альгология*. 2006. Т. 16, № 4. С. 417–434.

Бегун А.А., Орлова Т.Ю., Звягинцев А.Ю. Фитопланктон Амурского залива Японского моря г. Владивостока // *Альгология*. 2003. Т. 13, № 2. С. 204–215.

Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина И.В. Пелагиаль // *Океанология. Биология океана. Биологическая структура океана*. М.: Наука. 1977. Т. I. С. 219–262.

Винокурова Т.Т. О сезонной и краткочерпной изменчивости гидрологических характеристик в заливе Петра Великого // *Известия ТИНРО*. 1977. Т. 101. С. 7–12.

Воденеева Е.Л., Охапкин А.Г., Генкал С.И. и др. Состав, структура и распределение фитопланктона высокоминерализованного Карстового озера // *Биология внутренних вод*. 2020. № 6. С. 573–582.

Гайко Л.А. Особенности гидрометеорологического режима прибрежной зоны залива Петра Великого (Японское море) Владивосток: Дальнаука, 2005, 151 с.

Гайл Г.И. Распределение фитопланктона в поверхностных слоях вод северо-западной части Японского моря // *Вестник ДВФ АН СССР*. 1936. № 8. С. 164–199.

Гайл Г.И. Определитель фитопланктона Японского моря // Известия ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 3-177.

Глезер З.И., Макарова И.В. Новый порядок и семейство диатомовых водорослей // Ботанический журнал. 1986. Т. 71. № 5. С. 673–676.

Гогорев Р.М. Род *Chaetoceros* (Bacillariophyta) в Арктических морях России // Труды конференции микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. 2000. С.-П. С. 418–422.

Гогорев Р.М., Ковалева Г.В. *Thalassiosira azovica* sp. nov. и другие виды рода *Thalassiosira* (Bacillariophyta) из голоценовых отложений Азовского моря // Новости систематики низших растений. 2017. Т. 57. С. 37–56.

Гогорев Р.М., Чудаев Д.А., Степанова В.А., Куликовский М.С. Русский и английский терминологический словарь по морфологии диатомовых водорослей // Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52, № 2. С. 265–309.

Диатомовый анализ. Книга 2. Ленинград: Госгеолиздат. 1949. 238 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Отв. ред. И.В. Макарова. Л.: Наука, 1988. Т. 2, Вып. 1. 116 с.

Егоров В.Н., Поповичев В.Н., Гулин С.Б. и др. Влияние первичной продукции фитопланктона на оборот биогенных элементов в прибрежной акватории г. Севастополя (Черное море) // Биология моря. 2018. Т. 44. №3. С. 207–214.

Жузе А.П. Тип Bacillariophyta. Диатомовые водоросли // Основы палеонтологии. М., 1963. С. 147–151.

Звалинский В.И., Марьяш А.А., Тищенко П.Я., Швецова М.Г. Хлорофилл и биогенные элементы в эстуарии реки Раздольной в период ледостава 2006–2007 гг. // Современное состояние и тенденции изменения природной среды залива Петра Великого Японского моря. М.: ГЕОС, 2008. С. 184–199.

Зернова В. В. Некоторые закономерности распределения фитопланктона в Японском море и прилегающих районах Тихого океана / В кн.: Исследования планктона Японского моря. М.: Наука, 1980. С. 15–29.

Зуенко Ю.И., Надточий В.В., Селина М.С. Гидрологические процессы и сукцессия планктона в прибрежной зоне Японского моря в летний период // Известия ТИНРО. 2003. Т. 135. С. 144–177.

Зуенко Ю.В., Рачков В.И. Климатические изменения температуры, солености и концентрации биогенных элементов в Амурском заливе Японского моря // Известия ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 186–199.

Киселев И.А. Состав и периодичность фитопланктона бухты Патрокл Японского моря // Исследование морей СССР. Л.: Наука, 1935. Вып. 22. С. 82–118.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с

Кольцова Т.И., Конопля Л.А., Максимов В.И., Федоров В.Д. К вопросу о представительности выборок при анализе фитопланктонных проб // Гидробиологический журнал. 1971. Т. 7, № 3. С. 109–117.

Коновалова Г.В. Сезонная характеристика фитопланктона в Амурском заливе Японского моря // Океанология. 1972. Т. 12, № 1. С. 123–128.

Коновалова Г.В. Сезонная динамика и видовой состав основных компонентов микро- и наннопланктона Амурского залива Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1974. 24 с.

Коновалова Г.В. Видовой состав и численность фитопланктона залива Посьета (Японское море) // Исследование пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 5–16.

Коновалова Г.В. Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биология моря. 1984. № 1. С. 13–23.

Коновалова Г.В. Морфология и экология доминирующей планктонной диатомеи Японского моря *Thalassiosira nordenskioldii* Cl. // Труды ЗИН АН СССР. 1987. Т. 172. С. 39–45.

Коновалова Г.В., Тяпкин В.С. Биомасса фитопланктона в заливе Посьета Японского моря // Биология моря. 1982. № 2. С. 12–19.

Коновалова Г.В. Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биология моря. 1984. № 1. С. 13–23.

Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю. Структура фитопланктона мелководий северо-западной части Японского моря // Биология моря. 1988. № 5. С. 10–20.

Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л.: Наука, 1989. 160 с.

Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю. Список видов фитопланктона бухты Мелководная (Японское море) / В сб.: Экосистемные исследования прибрежных сообществ залива Петра Великого. Владивосток, 1991. С. 146–152.

Куликовский М.С., Кузнецова И.В. Биогеография пресноводных Bacillariophyta. Основные концепции и подходы // Альгология. 2014. Т. 24, № 2. С. 125–146.

Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина. Санкт-Петербург: Главное управление навигации и океанографии Министерства обороны Российской Федерации, 1996. 360 с.

Лучин В.А., Тихомирова Е.А. Типовые распределения океанографических параметров в заливе Петра Великого (Японское море) // Известия ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 134–146.

Лучин В.А., Тихомирова Е.А., Круц А.А. Океанографический режим вод залива Петра Великого // Известия ТИНРО. 2005. Т. 140. С. 130–166.

Макарова И. В. Диатомовые водоросли планктона среднего и южного Каспия // Ботанический журнал 1957. Т. 42. № 2. С. 300–301.

Макарова И.В. Новые представители рода *Thalassiosira* из Каспийского моря // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1959. Т. 12. С. 84–86.

Макарова И.В. Возраст и морфология некоторых каспийско-черноморских видов рода *Thalassiosira* Cl. // Ботанический журнал 1962. Т. 47. С. 1015–1017.

Макарова И.В. О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. // Новости систематики низших растений. 1971. Т. 8. С. 67–73.

Макарова И.В. О новом местонахождении и систематическом положении малоизвестного вида *Thalassiosira allenii* Takano // Новости систематики низших растений. 1977. Т. 14. С. 31–33.

Макарова И.В. О номенклатуре некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 1983. Т. 20. С. 23–26.

Макарова И.В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука, 1988. 117 с.

Мещерякова И.М. Сезонные изменения планктона в открытых водах Японского моря // Известия ТИНРО. 1960. Т. 46. С. 95–144.

Морозова Т.В., Орлова Т.Ю. Мониторинг фитопланктона в районе хозяйства марикультуры в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 2005. № 1. С. 11–16.

Орлова Т.Ю. Видовой состав и динамика плотности планктонных диатомей бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 109–114.

Орлова Т.Ю. Диатомовые водоросли планктона неритических вод Южного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР. 1990. 26 с.

Орлова Т.Ю., Шевченко О.Г., Гогорев Р.М. Род *Chaetoceros* (Bacillariophyta) в дальневосточных морях России // Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 1. С. 52–58.

Орлова Т.Ю., Стоник И.В., Шевченко О.Г. Флора микроводорослей планктона Амурского залива Японского моря // Биология моря. 2009. Т. 35, №1. С. 48–61.

Паутова Л.А. Структура фитопланктона и роль динофлагеллят в прибрежных водах залива Петра Великого // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ АН УССР, 1987. 23 с.

Паутова Л.А. Структура планктонного фитоценоза в районе промышленной плантации приморского гребешка (бухта Алексеева, Японское море) // Биология морского планктона. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 46–52.

Паутова Л.А., Силкин В.А. Зимний фитопланктон северо-западной части Японского моря. Некоторые закономерности формирования структуры фитоценоза в прибрежном мелководье // Океанология. 2000. Т. 40, № 4. С. 553–561.

Пономарева Л. А. Зимний зоопланктон северной части Японского моря зимой // Труды ИО АН СССР. 1954. Т. 9. С. 159–172.

Порецкий В.С., Анисимова Н.В. Материалы к экологии диатомовых Старорусских соленых водоемов // Исследование озер СССР. Л.: Наука 1933. Вып. 2. С. 31–60.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 2. С. 192–213.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.-Л.: АН СССР, 1955. 222 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Новый вид Талассиозиры в планктоне Азовского моря // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1956. Т. 11. С. 57–59.

Прошкина-Лавренко А.И. Новый вид рода *Thalassiosira* Cleve из Черного моря // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1959. Т. 12. С. 76–78.

Прошкина-Лавренко А.И. К изменению названия *Thalassiosira coronata* Pr.-Lavr. на *Thalassiosira coronifera* Pr.-Lavr. // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1960а. Т. 13. С. 48.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые и интересные диатомовые водоросли из меотических отложений Причерноморья // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1960б. Т. 13. С. 50–66.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые диатомовые водоросли из Черного и Азовского морей // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1961а. Т. 14. С. 33–39.

Прошкина-Лавренко А.И. Об изменчивости некоторых черноморских диатомовых водорослей // Ботанический журнал. 1961б. Т. 46. № 12. С. 1794–1797.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые диатомовые водоросли из Черного и Азовского морей // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1961в. № 14. С. 33–39.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.-Л.: АН СССР, 1963. 190 с.

Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 291 с.

РД 52.10.738–2010. Массовая концентрация фосфатов в морских водах. Росгидромет. М. 2010. 28 с.

РД 52.10.739–2010. Массовая концентрация общего фосфора в морских водах. Росгидромет. М. 2010. 29 с.

РД 52.10.744–2010. Массовая концентрация кремния в морской воде. Росгидромет. М. 2010. 14 с.

РД 52.10.745–2010. Массовая концентрация азота нитратного в морской воде. Росгидромет. М. 2010. 27 с.

Семина Г.И. Фитопланктон // Тихий океан. Биология Тихого океана. М., 1967. Кн. 1: Планктон. С. 27–85.

Семина Г.И. Фитопланктон Тихого океана. М.: Наука. 1974. 237 с.

Стоник И.В., Селина М.С. Фитопланктон как показатель трофности вод залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. 1995. Т. 21, № 6. С. 403–406.

Стоник И.В., Орлова Т.Ю. Летне-осенний фитопланктон в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 1998. Т. 24, № 4. С. 205–211.

Тевс К.О., Шевченко О.Г., Шульгина М.А. Сезонные изменения фитопланктона в прибрежной части острова Русский (залив Петра Великого, Японское море) // Всероссийская конференция «Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов», посвященная памяти академика Олега Григорьевича Кусакина. Владивосток, 20-23 сентября, 2022. С.313–315.

Тищенко П.Я., Талли Л.Д., Лобанов В.Б. и др. Сезонная изменчивость гидрохимических свойств Японского моря // Океанология. 2003. Т. 43, № 5. С. 720–732.

Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: МГУ, 1979. 167 с.

Шевченко О.Г., Орлова Т.Ю., Стоник И.В. Новые для дальневосточных морей России виды *Thalassiosira* (Bacillariophyta) // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 5. С. 152–157.

Шевченко О.Г., Орлова Т.Ю., Масленников С.И. Сезонная динамика диатомовых водорослей рода *Chaetoceros* Ehrenberg в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 2004. Т. 30, № 1. С. 30–38.

Шевченко О.Г., Орлова Т.Ю. Морфология и экология видов *Chaetoceros* (Bacillariophyta), доминирующих в зимне-весенний период в Японском море // Ботанический журнал. 2007. Т. 2, № 2. С. 248–252.

Шевченко О.Г., Шульгина М.А. Роды *Thalassiosira* и *Shionodiscus* (Bacillariophyta) в Японском море // Ботанический журнал. 2020. Т. 105, № 10. С. 939–949.

Шевченко О.Г., Тевс К.О., Шулькин В.М. Комплексный мониторинг фитопланктона в мелководной бухте залива Петра Великого (Японское море): динамика хлорофилла «а» и биогенных элементов // Известия ТИНРО. 2020а. Т. 200. Вып. 1. С. 141–154.

Шевченко О.Г., Шульгина М.А., Шулькин В.М., Тевс К.О. Многолетняя динамика и морфология диатомовой водоросли *Thalassiosira nordenskioeldii* Cleve, 1873 (Bacillariophyta) в прибрежных водах залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. 2020б. Т. 46, № 4. С. 277–284.

Шевченко О.Г., Тевс К.О., Шулькин В.М., Шульгина М.А. Мониторинг фитопланктона и гидрохимических параметров прибрежных вод острова Русский (залив Петра Великого, Японское море) // Биология моря. 2022. Т. 48, №1. С. 44–52.

Шишкина Л.А. Гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат. 1974. 287 с.

Шулькин В.М., Орлова Т.Ю., Шевченко О.Г., Стоник И.В. Влияние речного стока и продукции фитопланктона на сезонную изменчивость химического состава прибрежных вод Амурского залива Японского моря // Биология моря. 2013. Т. 39, № 3. С. 202–212.

Шульгина М.А., Шевченко О.Г. Многолетняя динамика *Thalassiosira nordenskioeldii* (Bacillariophyta) в Амурском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // Тезисы доклада IV Всероссийской. научной конференции молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана». Севастополь, 22–26 апреля, 2019. С. 255–256.

Шульгина М.А., Шевченко О.Г. Ревизия рода *Thalassiosira* (Bacillariophyta) в Японском море // Тезисы доклада VI Всероссийской. научной конференции молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана». Москва, 18–24 апреля, 2021. С. 322–323.

Яричин В.Г. Состояние изученности циркуляции вод Японского моря // Труды ДВНИГМИ. 1980. Вып. 80. С. 46–61.

Akatsuka K. On the pelagic diatoms of Takashima region // Reports of Fish Station Hokkaido. 1914. Vol. 3. P. 1–106.

Aké-Castillo J.A., Hernández-Becerril D.U., Meave del Castillo M.E. Species of the Genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico // Botanica Marina. 1999. Vol. 42. P. 487–503.

Alverson, A.J., Kang S.H., Theriot E.C. Cell wall morphology and systematic importance of *Thalassiosira ritscheri* (Hustedt) Hasle, with a description of *Shionodiscus* gen. nov. // *Diatom Research*. 2006. Vol. 21. P. 251–262.

Alverson A.J., Jansen R.K., Theriot E.C. Bridging the Rubicon: phylogenetic analysis reveals repeated colonizations of marine and fresh waters by thalassiosiroid diatoms // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2007. Vol. 45, № 1. P. 193–210.

Andersen R.A. *Algal culturing techniques*. Elsevier Academic Press, London, UK, 2005. 578 p.

Andersen P., Throndsen O. Estimating cell numbers // *Manual on Harmful Marine Microalgae* / Eds. G.M. Hallegraeff, D.M. Anderson, A.D. Cembella Paris: UNESCO Publishing, 2003. P. 99–129.

Anonymous. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses // *Beihefte zur Nova Hedwigia*. 1975. Vol. 53. P. 323–354.

Armbrust, E.V., Berges, J.A., Bowler, C., Green, B.R., Martinez, D., Putnam, N.H., Zhou, S., Allen, A.E., Apt, K.E. and Bechner, M. The Genome of the Diatom *Thalassiosira pseudonana*: Ecology, Evolution and Metabolism // *Science*. 2004. Vol. 306. P. 79–86.

Aydin G.Ş., Kocataş A., Büyükişik B. Effects of light and temperature on the growth rate of potentially harmful marine diatom: *Thalassiosira allenii* Takano (Bacillariophyceae) // *African Journal of Biotechnology*. 2009. Vol. 8, № 19. P. 4983–4990.

Belkin I.M. Rapid warming of large marine ecosystems // *Progress in Oceanography*. 2009. Vol. 81. P. 207–213.

Brown C.A., Ozretich R.J. Coupling between the coastal ocean and Yaquina Bay, Oregon: importance of oceanic inputs relative to other nitrogen sources // *Estuaries and Coasts*. 2009. Vol. 32. P. 219–237.

Carstensen J., Klais R., Cloern J.E. Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: Seasonal patterns and key species // *Journal of Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. Vol. 162. P. 98–109.

Catalogue of Diatom Names. California Academy of Sciences, Online Version. Compiled by E. Fourtanier, J.P. Kociolec. 2009. <http://www.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>; searched on 22 April 2022.

Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E. Plymouth. 2006. 192 p.

Cleve P.T. On diatoms from the Arctic Sea. Bihang Til Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1873. Bd 1. S. 1–28.

Cleve P.T. Diatoms from Baffins Bay and Davis Strait collected by N.E. Nilsson // Kongliga svenska vetenskaps akademiers handlingar. 1896. Bd 22, № 4. S. 1–22.

Cleve P.T. Plankton from the red Sea // Kongliga svenska vetenskaps akademiers handlingar. 1900a. Bd 57, № 9. S. 1025–1038.

Cleve P.T. The plankton of the North Sea, the English Channel, and the Skagerrak in 1898 // Kongliga svenska vetenskaps akademiers handlingar. 1900b. Bd 32, № 8. S. 1–53.

Cleve P.T., Grunow A. Beiträge zur Kenntnis der arctischen Diatomeen // Kongliga svenska vetenskaps akademiers handlingar. 1880. Bd 17, № 2. S. 1–121.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kongliga svenska vetenskaps akademiers handlingar. I. 1951. Bd 2, № 1. S. 3–163.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kongliga svenska vetenskaps akademiers handlingar. II. 1953. Bd 4, № 1. S. 3–158.

Cloern J.E. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California // Reviews of Geophysics. 1996. Vol. 34. P. 127–168.

Colijn F. Changes in plankton communities: when, where and why // ICES Marine Science Symposia. 1992. Vol. 195. P. 193–212.

Comber T. On the occurrence of endocysts in the genus *Thalassiosira* // J. Royal Microscopical Society. 1896. Vol. 9. P. 489–491.

Cupp T. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of University California. 1943. Vol. 5. № 1. 237 p.

Degerlund M., Eilertsen H.C. Main species characteristics of phytoplankton spring blooms in NE Atlantic and Arctic waters (68–80°N) // Estuaries and Coasts. 2010. Vol. 33. P. 242–269.

Daniels C.J., Poulton A.J., Esposito M. et al. Phytoplankton dynamics in contrasting early stage North Atlantic spring blooms: composition, succession, and potential drivers // Biogeosciences. 2015. Vol. 12. P. 2395–2409.

Degerlund M., Eilertsen H.C. Main species characteristics of phytoplankton spring blooms in NE Atlantic and Arctic waters (68–80° N) // Estuaries and Coasts. 2010. Vol. 33. P. 242–269.

De Toni J.B. Sylloge Algarum omnium hucusque cognitarium. Bacillariae. Patavii, 1891–1894. Vol. I, II, sect. I–III. P. 818–1556.

Durbin E.G. Studies on the autecology of the marine diatom *Thalassiosira nordenskioeldii* Cleve. The influence of daylength, light intensity, and temperature on growth // Journal of Phycology. 1974. Vol. 10. P. 220–225.

Ferrario M.E., Almandoz G.O., Cefarelli A.O., Beszteri B., Akselman R., Fabro E., Cembella A. *Shionodiscus gaarderae* sp. nov. (Thalassiosirales, Thalassiosiraceae), a bloom-producing diatom from the southwestern Atlantic Ocean, and emendation of *Shionodiscus bioculatus* var. *bioculatus* // Diatom Research. 2018. Vol. 33. P. 25–37.

Flickinger S. *Thalassiosira* community composition and diversity in Narragansett Bay // Open Access Master's Theses. Paper 880. 2016. <http://digitalcommons.uri.edu/theses/880>

Fryxell G.A. Three new species of *Thalassiosira*, with observations on the occluded process, a newly observed structure of diatom valves // Nova Hedwigia. 1975. Vol. 53. P. 57–75.

Fryxell G.A. *Thalassiosira australis* Peragallo and *T. lentiginosa* (Janish) G. Fryxell, comb. nov.: two Antarctic diatoms (Bacillariophyceae) // *Phycologia*. 1977. Vol. 16. № 1. P. 95–104.

Fryxell G.A., Hasle G.R. *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenb.) Cleve, *T. symmetrica* sp. nov., and some related centric diatoms // *Journal of Phycology*. 1972. Vol. 8, № 4. P. 297–317.

Fryxell G.A., Hasle G.R. Coscinodiscineae: some consistent patterns in diatom morphology // *Nova Hedwigia*. 1973. Vol. 45. P. 69–96.

Fryxell G.A., Hasle G.R. The genus *Thalassiosira*: some species with a modified ring of central strutted processes // *Nova Hedwigia*. 1977. Vol. 54. P. 67–98.

Fryxell G.A., Hasle G.R. The genus *Thalassiosira*: *T. trifulta* sp. nova and other species with tricolunar supports on strutted processes / In: Proceedings of the Fifth Symposium on Recent and Fossil Diatoms. R. Simonsen (ed.). Antwerp, September 3–8, 1978 // *Nova Hedwigia*. 1979. Vol. 64. P. 13–40.

Fryxell G.A., Hasle G.R. The Antarctic diatoms *Thalassiosira dichotomica* (Kozlova) comb. nov. and *T. ambigua* Kozlova // *Polar Biology*. 1983. Vol. 2. P. 53–62.

Fryxell G.A., Hasle G.R. Taxonomy of harmful diatoms / In: Manual on Harmful Marine Microalgae (Eds by G.M. Hallegraeff, D.M. Anderson, A.D. Cembella). Imprimerie Landais, Paris, 2004. P. 465–510.

Fukuyo Y., Takano H., Chihara M., Matsuoka K. Red Tide Organisms in Japan – An Illustrated Taxonomic Guide. 1990. Uchida Rokakuho, Tokyo, Japan.

Gaarder K.R. Phytoplankton studies from the Tromsø district 1930–31 // *Tromsø museums Årshefter*. 1938. Bd. 55. S. 1–15.

Garcia M., Odebrecht C. Morphology and ecology of *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyta) species rarely recorded in Brazilian coastal waters // *Brazilian Journal of Biology*. 2009. Vol. 69, № 4. P. 1059–1071.

Gle C., Del Amo Y., Sautour B., Laborde P., Chardy P. Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem

(Arcachon Bay, France). *Estuarine // Coastal and Shelf Science*. 2008. Vol. 76. P. 642–656.

Gran H.H. Bacillariaceae von Kleinen Karajaakfiord // Stuttgart Bibliothek Botany. 1897. Bd 42. S. 13–24.

Gran H.H., Angst E.C. Plankton diatoms of Puget sound. // *Publications of Puget Sound Biological Station*. 1931. Vol. 7: 417–519.

Grunow A. Die Diatomeen von Franz Josefs land // *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien*. 1884. Bd 48, № 2. S. 53–112.

Grasshoff, K., M. Erhardt and K. Kremling. *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim, 1983. 250 p.

Guillard R.R.L., Ryther J.H. Studies of marine planktonic diatoms. 1. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran // *Canadian Journal of Microbiology*. 1962. Vol. 8, № 2. P. 229–239.

Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2022. <http://www.algaebase.org>; searched on 22 June 2022.

Hall N.S., Paerl H.W., Peierls B.L. et al. Effects of climatic variability on phytoplankton community structure and bloom development in the eutrophic, microtidal, New River Estuary, North Carolina, USA // *Journal of Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2013. Vol. 13. P. 1837–1849.

Hallegraeff G. M. Species of the diatom genus *Thalassiosira* in Australian waters // *Botanica Marina*. 1984. Vol. 27. P. 495–513.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia Electronica*. 2001. Vol. 4(1). 9 p.

Hanna G.D. The lowest known tertiary Diatoms of California // *Journal of Paleontology*. 1927. Vol. 1, № 2. P. 103–127.

Harris A. S. D., Medlin L. K., Lewis J., Jones K. J. *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from a Scottish sea-loch // *European Journal of Phycology*. 1995. Vol. 30. P. 117–131.

Hart T.J., Currie R.I. The Benguella Current // Discovery Reports. 1960. Vol. 31. P. 123–298.

Hasle G.R. The morphology of *Thalassiosira fluviatilis* from the polluted inner Oslo-fjord // Nytt magasin for botanikk. 1962. Vol. 9. № 3. P. 151–154.

Hasle G.R. The valve processes of the centric diatom genus *Thalassiosira* // Nytt magasin for botanikk. 1968. Bd. 15. № 3. P. 193–201.

Hasle G.R. Two types of valve processes in centric diatoms // Nova Hedwigia. 1972a. Vol. 39. P. 55–78.

Hasle G.R. *Thalassiosira subtilis* (Bacillariophyceae) and two allied species // Norwegian Journal of Botany. 1972b. Vol. 19, № 2. P. 111–137.

Hasle G.R. The inclusion of *Coscinosira* Gran (Bacillariophyta) in *Thalassiosira* Cleve // Taxon. 1972c. Vol. 21. № 4. P. 543–544.

Hasle G.R. Thalassiosiraceae, a new diatom family // Norwegian Journal of Botany. 1973a. Vol. 20, № 1. P. 67–69.

Hasle G.R. Some marine plankton genera of the diatom family Thalassiosiraceae / In: Proceedings of the Second Symposium on Recent and Fossil Marine Diatoms. R. Simonsen (ed.). London, September 4–9, 1972 // Nova Hedwigia, 1973b. Vol. 45. P. 1–68.

Hasle G.R. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve // Phycologia. 1978a. Vol. 17, № 3. P. 263–292.

Hasle G.R. Some *Thalassiosira* species with one central process // Norwegian Journal of Botany. 1978b. Vol. 25. P. 77–110.

Hasle G.R., Fryxell G.A. Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy // Transactions of the American Microscopical Society. 1970. Vol. 89. P. 469–474.

Hasle G.R., Fryxell G.A. The genus *Thalassiosira*: some species with a linear areola array // Nova Hedwigia. 1977. Vol. 54. P. 15–66.

Hasle G.R., Heimdal B. Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes // Nova Hedwigia. 1970. Vol. 31. P. 543–581.

Hasle G.R., Syvertsen E.E. *Coscinodiscus pseudolineatus* Pant. and *Coscinodiscus praelineatus* Jouse as synonyms of *Thalassiosira leptopus* (Grun.) Hasle et G. Fryxell // Proceedings of seventh Diatom Symposium. 1982. P. 145–155.

Hasle G.R., Syvertsen E.E. Marine diatoms / In: Identifying marine phytoplankton (Ed. by C.R. Tomas), Academic Press, San Diego, California, 1997. P. 5–385.

Helmcke J.G., Krieger W. Deatomeenschalen im elektronen-mikroskopischen Bild. 1–7. Weinheim-Lehre, 1953–1970.

Hendey N.I. The plankton diatoms of the southern seas // Discovery Reports. 1937. Vol. 16. P. 151–364.

Henriksen P. Long-term changes in phytoplankton in the Kattegat, the Belt Sea, the Sound and the western Baltic Sea // Journal of Sea Research. 2009. Vol. 61. P. 114–123.

Hernández-Becerril D., Bravo-Sierra E., Aké-Castillo J. Phytoplankton on the western coasts of Baja California in two different seasons in 1998 // Scientia Marina. 2007. Vol. 71, № 4. P. 735–743.

Hernández-Becerril D.U., Tapia Peña M.I. Planktonic diatoms from the Gulf of California and coasts off Baja California: species of the genus *Thalassiosira* // Botanica Marina. 1995. Vol. 38. P. 543–555.

Hernández-Becerril D.U., Salazar-Paredes J., Barón-Campis S.A. Morphology and morphological changes of the marine planktonic diatom *Thalassiosira allenii* Takano (Bacillariophyta) during culture // Nova Hedwigia. 2015. Vol. 144. P. 157–164.

Herzig W., Fryxell G. The diatom genus *Thalassiosira* Cleve in Gulf Stream warm core rings: taxonomy with *T. intrannula* and *T. lineoides*, spp. nov. // Botanica Marina. 1986. Vol. 29. P. 11–25.

Hevia-Orube J., Orive E., David H., Díez A., Laza-Martínez A., Miguel I., Seoane S. Molecular and morphological analyses of solitary forms of brackish

Thalassiosiroid diatoms (Coscinodiscophyceae), with emphasis on their phenotypic plasticity // *European Journal of Phycology*. 2015. Vol. 51, № 1. P. 1–20.

Hodgkiss I.J., Songhui Lu. The effects of nutrients and their ratios on phytoplankton abundance in Junk Bay, Hong Kong // *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 512. P. 215–229.

Hoppenrath M., Beszteri B., Drebes G., Halliger H., Beusekom J.E.E.V., Janisch S., Wiltshire K.H. *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae, Thalassiosirales) in the North Sea at Helgoland (German Bight) and Sylt (North Frisian Wadden Sea) – a first approach to assessing diversity // *European Journal of Phycology*. 2007. Vol. 42. P. 271–288.

Hustedt F. *Thalassiosira fluviatilis* nov. sp., eine Wasserblüte im Wasergebeit // *Bericht der Deutschen Botanischen Gessellschaft*. 1926. Vol. 43, № 10. P. 565–567.

Hustedt F. Die Kieselalgen. 1 // *Kryptogamen-Flora Deutschland Österreichs und Schweiz*. Leipzig. 1927–1930. T. 1. 925 S.

Hustedt F. Die Kieselalgen. 2 // *Kryptogamen-Flora Deutschland Österreichs und Schweiz*. Leipzig. 1931–1959. T. 2. 845 S.

Hustedt F. Die Kieselalgen. 3 // *Kryptogamen-Flora Deutschland Österreichs und Schweiz*. Leipzig. 1961–1966. T. 3. 816 S.

Ianora A., Miralto A., Poulet S. A., Carotenuto Y., Buttino I., Romano G., Casotti R., Pohnert G., Wichard T., Colucci-D'amato L., Terrazzano G., Smetacek V. Aldehyde suppression of copepod recruitment in blooms of a ubiquitous planktonic diatom // *Nature*. 2004. Vol. 429. P. 403–407.

Jensen K.G., Moestrup Ø. The genus *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) in inner Danish coastal waters // *Opera Botanica*. Copenhagen, 1998. Vol. 133. 68 p.

Jørgensen E. The protist plankton of northern Norwegian fiords and diatoms in bottom samples from Lofoten and Vesteraalen by E. Jørgensen // *Bergens Museums Skrifter*. 1905. S. 47–115.

Johansen J.J., Kociolek P., Lowe R. *Spicaticribra kingstonii*, gen. nov. et sp. nov. (Thalassiosirales, Bacillariophyta) from Great Smoky Mountains National Park, USA // *Diatom Research*. 2008. Vol. 23. P. 367–375.

Kaczmarska I., Beaton M., Benoit A.C., Medlin L.K. Molecular phylogeny of selected members of the order Thalassiosirales (Bacillariophyta) and evolution of the fulcortula // *Journal of Phycology*. 2006. Vol. 42. P. 121–138.

Karentz D., Smayda T.J. Temperature and seasonal occurrence patterns of 30 dominant phytoplankton species in Narragansett Bay over a 22-year period (1959–1980) // *Marine Ecology Progress Series*. 1984. Vol. 18. P. 277–293.

Kent M.L., Whytel J.N.C., LaTrace C. Gill lesions and mortality in seawater pen-reared Atlantic salmon *Salmo salar* associated with a dense bloom of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira* species // *Diseases of Aquatic Organisms*. 1995. Vol. 22. P. 77–81.

Kokubo S. The plankton of the Tsugaru Strait // *Proceedings of the third Pan-Pacific Science Congress, Tokyo*. 1926. P.289–295.

Kolbe R.W. Einige bemerkenswerte Diatomeen aus schwedischen Gewässern // *Svensk Botanisk Tidskrift*. 1948. Vol. 42, № 4. P. 457–466.

Kooistra W.H.C.F., Sarno D., Balzano S., Gu H., Andersen R.A., Zingone A. Global diversity and biogeography of *Skeletonema* species (Bacillariophyta) // *Protist*. 2008. Vol. 159. P. 177–193.

Koray T. Potentially toxic and harmful phytoplankton species along the coast of the Turkish Seas. En: K.A. Steindinger, J.H. Landsberg, C.R. Tomas, G.A. Vargo (eds). *Harmful Algae 2002*. 2004. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography, and IOC of UNESCO, St. Petersburg, Florida. P. 335–337.

Kristiansen S., Farbrot T., Naustvoll L-J. Spring bloom nutrient dynamics in the Oslofjord // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. Vol. 219. P. 41–49.

Lacour T., Larivière J., Ferland J., Bruyant F., Lavaud J., Babin M. The role of sustained photoprotective non-photochemical quenching in low temperature and

high light acclimation in the bloom-forming arctic diatom *Thalassiosira gravida* // *Frontiers in Marine Science*. 2018. Vol. 5. P. 354.

Lange C.B., Hasle G.R., Syvertsen E.E. Seasonal cycle of diatoms in the Skagerrak, North Atlantic, with emphasis on the period 1980–1990 // *Sarsia: a Nordic Journal of Marine Biology*. 1992. Vol. 77. P. 173–187.

Leblanc K., Quéguiner B., Diaz F. et al. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export // *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. P. 953.

Lebour N.V. The planktonic diatoms of northern seas // *Royal Society of Tasmania Special Publications*. 1930. 244 p.

Lee H.P., Park J.S. A Study on the Fine Structure of the Marine Diatoms of Korean Coastal Waters – Genus *Thalassiosira* 3 // *Algae*. 2008. Vol. 23, № 3. P. 187–199.

Lee J.H., Yoo K.I. A study on the fine structure of the marine diatoms of Korean coastal waters – genus *Thalassiosira* // *Journal of the Oceanological Society of Korea*. 1987. Vol. 22. P. 179–190.

Li Y., Zhao Q., Lü S. The genus *Thalassiosira* off the Guangdong coast, South China Sea // *Botanica Marina*. 2013. Vol. 56, № 1. P. 83–110.

Li, Y., Zhao, Q., Lü, S. Taxonomy and species diversity of the diatom genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae) in Zhejiang coastal waters, the East China Sea. // *Nova Hedwiga*. 2014. Vol. 99. P. 373–402.

Liu Ruiyu. Checklist of biota of Chinese seas. 2008. Beijing: Science Press, Academia Sinica. 1267 p.

Lommer M., Specht M., Roy A.S., Kraemer L., Andreson R., Gutowska M.A., Wolf J., Bergner S.V., Schilhabel M.B., Klostermeier U.C., Beiko R.G., Rosenstiel P., Hippler M., LaRoche J. Genome and low-iron response of an oceanic diatom adapted to chronic iron limitation // *Genome Biology*. 2012, Jul 26. Vol. 13, № 7.

Margalef R. Information theory in ecology // *General Systems*. 1958. Vol. 3. P. 36–71.

Mahood A. D., Fryxell G. A., McMillan M. The diatom genus *Thalassiosira*: species from the San Francisco Bay system // Proceedings of the California Academy of Sciences. 1986. Vol. 44. P. 127–156.

Marshall H.G., Lacouture R.V., Buchana C., Johnson J.M. Phytoplankton assemblages associated with water quality and salinity regions in Chesapeake Bay, USA // Estuarine Coastal and Shelf Science. 2006. Vol. 69. P. 10–18.

Makarova I.V. The morphology of marine genera of the family Thalassiosiraceae Lebour emend. Hasle // Proceedings of the 11th International diatom symposium (Ed. by J.P. Kociolek). Memoirs of the California Academy of Sciences, San Francisco, California, USA, 1994. P. 103–111.

McLachlan J., McInnes A.G., Falk M. Studies on the chitan (chitin: poly-N-acetylglucosamine) fibers of the diatom *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt. I. Production and isolation of chitan fibers // Canadian Journal of Botany. 1965. Vol. 43. № 6. P. 707–713.

Medlin L.K. Opinion: Can coalescent models explain deep divergences in the diatoms and argue for the acceptance of paraphyletic taxa at all taxonomic hierarchies? // Nova Hedwigia. 2016. Vol. 102. P. 107–128.

Medlin L.K., Gersonde R., Kooistra W.H.C.F., Wellbrock U. Evolution of the diatoms (Bacillariophyta). II. Nuclear-encoded small-subunit rRNA sequence comparisons confirm a paraphyletic origin for the centric diatoms // Molecular Biology and Evolution. 1996a. Vol. 13. P. 67–85.

Medlin L.K., Kooistra W.H.C.F., Gersonde R., Wellbrock U. Evolution of the diatoms (Bacillariophyta). III. Molecular evidence for the origin of the Thalassiosirales // Nova Hedwigia. 1996b. Vol. 112. P. 221–234.

Medlin L.K., Kaczmarska I. Evolution of the diatoms. V. Morphological and cytological support for the major clades and taxonomic revision // Phycologia. 2004. Vol. 43. P. 245–70.

Muylaert K., Sabbe K. The diatom genus *Thalassiosira* (Bacillariophyta) in the estuaries of the Schelde (Belgium/The Netherlands) and the Elbe (Germany) // Botanica Marina. 1996. Vol. 39. P. 103–115.

Okada T., Shikata T., Honjo T. Thin-layer bloom of diatoms around the mouth of the Arakawa River in Tokyo Bay (Japan) // Journal of the Faculty of Agriculture – Kyushu University. 2009. Vol. 53, № 1. P. 73–80.

Olguin H.F., Boltovskoy D., Lange C.B., Brandini F. Distribution of spring phytoplankton (mainly diatoms) in the upper 50 m of the Southwestern Atlantic Ocean (30°–61°S) // Journal of Plankton Research. 2006. Vol. 28, № 12. P. 110–128.

Olenina I., Hajdu S., Edler L. et al. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea // HELCOM Baltic Sea Environment Proceedings. 2006. № 106. 144 p.

Orlova T.Y., Stonik I.V., Aizdaicher N.A., Bates S.S., Léger C., Fehling J. Toxicity, morphology and distribution of *Pseudonitzschia calliantha*, *P. multistriata* and *P. multiseriata* (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan // Botanica Marina. 2008. Vol. 51. P. 297–306.

Ostenfeld C.H. Jagttagelser över Plankton-Diatomeer // Nytt magazine for naturvidenskabene. 1900. Bd 39, № 4. S. 287–302.

Ostenfeld C.H. Phytoplankton from the sea around the Faeröes // Botany of the Faeröes. 1903. Bd 2. S. 558–611.

Ostenfeld C.H. The phytoplankton of the Aral Sea and its affluents, with an enumeration of the algae observed // Известия Туркестанского отделения ИРГО. 1908. Т. 4, вып. 8. С. 123–225.

Paasche E. Notes on phytoplankton from the Norwegian Sea // Botanica Marina. 1961. Vol. 11, № 3/4. P. 197–214.

Park J.S., Jung S.W., Lee J.H. A study on the fine structure of the marine diatoms of Korean coastal waters – genus *Thalassiosira* 4 // Algae. 2009. Vol. 24. P. 67–77.

Park J.S., Lee J.H. A new gelatinous colony-forming *Thalassiosira minicosmica* sp. nov. (Bacillariophyta) from Korean coastal waters and a consideration of the *Thalassiosira subtilis* group // Diatom Research. 2015. Vol. 30. P. 163–173.

Park J.S., Alveron A.J., Lee J.H. A phylogenetic redefinition of the diatom genus *Bacterosira* (Thalassiosirales, Bacillariophyta), with the transfer of *Thalassiosira constricta* based on morphological and molecular characters // Phytotaxa. 2016a. Vol. 245. P. 1–16.

Park J. S., Jung S. W., Lee S. D., Yun S. M., Lee J. H. Species diversity of the genus *Thalassiosira* (Thalassiosirales, Bacillariophyta) in South Korea and its biogeographical distribution in the world // Journal of Phycology. 2016b. Vol. 55, № 4. P. 403–423.

Park J.S., Jung S.W., Ki J.-S., Guo R., Kim H.J., Lee K.-W., Lee J.H. Transfer of the small diatoms *Thalassiosira proschkinae* and *T. spinulata* to the genus *Minidiscus* and their taxonomic re-description // PLoS One 12. 2017.

Park J.S. The taxonomic status of *Thalassiosira concaviuscula* I.V.Makarova and *Thalassiosira ordinaria* I.V. Makarova (Thalassiosiraceae, Bacillariophyta) // Notulae algarum. 2019. No 90.

Peierls B.L., Hall N.S., Paerl H.W. Non-monotonic Responses of Phytoplankton Biomass Accumulation to Hydrologic Variability: A Comparison of Two Coastal Plain North Carolina Estuaries // Estuaries and Coasts. 2012. Vol. 35. P. 1376–1392.

Peierls B.L., Hall N.S., Paerl H.W. Non-monotonic responses of phytoplankton biomass accumulation to hydrologic variability: a comparison of two coastal plain North Carolina estuaries // Estuaries and Coasts. 2012. P. 1–17.

Peragallo M. Botanique: Diatomées d'eau salée // Deuxième Expédition Antarctique Française (1908–1910). 1921. P. 1–98.

Petit P. Notice zur Pelagiske Diatomeer fran Kattegat // Journal of Microbiology. 1889. Vol. 13. P. 503.

Poulin M., Daugbjerg N., Gradinger R., Ilyash L., Ratkova T., Von Quillfeldt C. The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and seaice unicellular eukaryotes: a first-attempt assessment // Marine Biodiversity. 2011. Vol. 41. P. 13–28.

Prasad A.K.S.K., Nienow J.A. *Livingstonia* (Thalassiosirales, Bacillariophyta), a new genus of fortuloportulate centric diatoms from an Atlantic

coastal plain river in Florida, southeastern United States // *Phycologia*. 2011. Vol. 50, № 3. P. 264–280.

Rines J.E.B., Hargraves P.E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (Bacillariophyceae) Flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U.S.A. // *Bibliotheca Phycologica*. Berlin, Stuttgart, 1988. Bd. 79. 196 p.

Rivera P. Beiträge zur Taxonomie und Verbreitung der Gattung *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyceae) in den Küstengewässern Chiles // *Bibliotheca Phycologica*. Berlin, Stuttgart. 1981. Bd. 56. 220 p.

Ross R., Sims P.A. The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology // *British Phycological Journal*. 1972. Vol. 7. P. 139–163.

Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1990. 747 pp.

Sar E.A., Sunesen J., Castañón C. Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (República Argentina). I. Thalassiosiraceae // *Nova Hedwigia*. 2001. Vol. 73. P. 119–228.

Sar E.A., Sunesen J., Lavigne A.S. The diatom genus *Thalassiosira*: species from the northern San Matias Gulf (Rio Negro, Argentina) // *Nova Hedwigia*. 2002. Vol. 74. P. 373–386.

Shevchenko O.G., Ponomareva A.A., Shulgina M.A., Orlova T.Yu. Phytoplankton in the Coastal Waters of Russky Island, Peter the Great Bay, Sea of Japan // *Botanica Pacifica*. 2019. Vol. 8. №1. P. 133–141.

Shevchenko O.G., Shulgina M.A., Turanov S.V. Morphological variability and genetic analysis of *Thalassiosira tenera* (Bacillariophyta), a dominant phytoplankton species from the northwestern Sea of Japan // *Phycologia*. 2022. Vol. 61. № 2. P. 132–145.

Shevchenko O.G., Shulkin V.M., Ponomareva A.A. Phytoplankton and hydrochemical parameters near net pens with beluga whales in a shallow bay of the northwestern Sea of Japan // *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*. 2018. Vol. 34. P. 139–151.

Shikata I., Nagasoe S., Matsubara T. et al. Factors influencing the initiation of blooms of the raphidophyte *Heterosigma akashiwo* and the diatom *Skeletonema costatum* in a port in Japan // *Limnology and Oceanography*. 2008. Vol. 53. P. 2503–2518.

Shulgina M.A., Shevchenko O.G. Long-term trend of the diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* population dynamics from the northwestern Sea of Japan // *PICES-2019 Annual Meeting Book of Abstracts*. Victoria, BC, October 16–27, 2019. P. 241.

Shulgina M.A., Shevchenko O.G. Rare *Thalassiosira* (Bacillariophyta) species in the northwestern Sea of Japan // *Abstracts of the Online International Diatom Symposium*, International Society for Diatom Research, August 23–25, 2021. P. 80.

Shütt F. Bacillariales (Diatomeae) // *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig. 1896. Bd. 1. № 1b. P. 31–150.

Simonsen R. The diatom system: ideas in phylogeny // *Bacillaria*. 1979. Vol. 2. P. 9–71.

Škaloud P., Řezáčová M., Ellegaard M. Spatial distribution of phytoplankton in spring 2004 along a transect in the Eastern part of the North Sea // *Journal of Oceanography*. 2006. Vol. 62. P. 717–729.

Skvortzow B.W. Marine littoral diatoms from Vladivostok Bay // *The Philippine Journal of Science*. 1932. Vol. 47, № 2. P. 129–148.

Smayda T.J. Phytoplankton studies in lower Narragansett Bay // *Limnology and Oceanography*. 1957. Vol. 2. P. 342–354.

Smith A.C., Martin J.L., Ehrman J.M., Kaczmarska I. Ten-year record of *Thalassiosira nordenskiöldii* population dynamics: comparison of aquaculture and non-aquaculture sites in the Quoddy Region // *ICES Journal of Marine Science*. 2001. Vol. 58. P. 391–397.

Sorokin Yu.I., Konovalova G.W. Production and decomposition of organic matter in a bay of the Japan Sea during the winter diatom bloom // *Limnology and Oceanography*. 1973. Vol. 18. №6. P. 962–967.

Somers D. Scanning electron microscope studies on some species of the centric diatom genera *Thalassiosira* and *Coscinodiscus* // Biologisch Jaarboek Dodonaea. 1972. Vol. 40. P. 304–315.

Stachura-Suchoples K., Williams D.M. Description of *Conticribra tricircularis*, a new genus and species of Thalassiosirales, with a discussion on its relationship to other continuous cribra species of *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyta) and its freshwater origin // European Journal of Phycology. 2009. Vol. 44. P. 477–486.

Stonik I.V. Long-term variations in species composition of bloom-forming toxic *Pseudo-nitzschia* diatoms in the north-western Sea of Japan during 1992–2015 // Journal of Marine Science and Engineering. 2021. Vol. 9. P. 568.

Stonik I.V., Orlova T.Yu., Shevchenko O.G. Summer phytoplankton in the area of the Razdolnaya River mouth and adjacent waters of Amursky Bay (Sea of Japan). In: Lutaenko, K. A. and M. A. Vaschenko (Eds.). Ecological Studies and the State of the Eco-system of Amursky Bay and the Estuarine Zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan). Vladivostok: Dalnauka, 2009. Vol. 2. P.247–264.

Stonik I.V., Orlova T.Y., Lundholm N. Diversity of *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo from the western North Pacific // Diatom Research. 2011. Vol. 26. P. 121–134.

Sun J., Liu D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // Journal of Plankton Research. 2003. № 25 (11). P. 1331–1346.

Syvertsen, E.E. *Thalassiosira hispida* sp. nov., a marine planktonic diatom // Proceedings of the 8th International Diatom Symposium. 1986. P. 33–42.

Takano H. Notes on marine littoral diatoms from Japan // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1963. № 36. P. 1–9.

Takano H. Diatom culture in artificial sea water // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1964. № 38. P. 45–56.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese waters // I. Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1965. Vol. 42. P. 1–10.

Takano H. Scanning electron microscopy of diatoms. II. *Thalassiosira mala* Takano // Bulletin of Tokai Regional Fisheries Research Laboratory. 1976. № 87. P. 57–65.

Takano H. Scanning electron microscopy of diatoms. IV. *Thalassiosira binata* Fryxell // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1978. № 94. P. 45–49.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. V. *Thalassiosira tealata* sp. nov. // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1980a. № 103. P. 55–63.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. IV. *Thalassiosira bingensis* sp. nov. // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1980b. № 103. P. 41–53.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. VI. Three new species in Thalassiosiraceae // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1981. № 105. P. 31–43.

Takano H. Two new diatoms in the genus *Thalassiosira* from Japanese marine waters // Bulletin of Tokai Regional Research Laboratory. 1985. № 116. P. 1–11.

Takano H. Diatoms. In: Red tide organisms in Japan – an illustrated taxonomic guide. Japan. 1990. 407 p.

Tishchenko P.Ya., Lobanov V.B., Zhabin I.A., et al. Seasonal variability of the hydrochemical conditions in the Sea of Japan // Oceanology. 2003. Vol. 43, № 5. P. 643–655.

Tremarin P.I., Ludwig T.A.V., Filho H.M. Thalassiosirales (Diatomeae) do rio Guaraguaçu, Bacia Litorânea, PR, Brasil // Acta Botanica Brasilica. 2008. Vol. 22. № 4. P. 1101–1113.

Trenberth, K.E., P.D. Jones, P. Ambenje, R. Bojariu, D. Easterling, A. Klein Tank, D. Parker, F. Rahimzadeh, J.A. Renwick, M. Rusticucci, B. Soden and P. Zhai. Observations: Surface and Atmospheric Climate Change // Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor

and H.L. Miller. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Trigueros J.M., Orive E. Seasonal variations of diatoms and dinoflagellates in a shallow, temperate estuary, with emphasis on neritic assemblages // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 444. P. 119–133.

Truby E.W. Preparation of single-celled marine dinoflagellates for electron microscopy // *Microscopy Research and Technique*. 1997. Vol. 36. P. 337–340.

Utermöhl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton // *Methodik Internationalen Verein Limnologie Mitteilungen*. 1958. Vol. 9. P. 1–38.

Van Beusekom J.E.E., Loebel M., Martens P. Distant riverine nutrient supply and local temperature drive the long-term phytoplankton development in a temperate coastal basin. // *Journal of Sea Research*. 2009. Vol. 61. P. 26–33.

Van Landingham S.L. Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Part II. *Bacteriastrum* through *Coscinodiscus*. Lehre Verlag von J. Cramer 1968. P. 494–1086.

Watanabe K., Kasai A., Fukuzaki K., Ueno M., Yamashita Y. Estuarine circulation-driven entrainment of oceanic nutrients fuels coastal phytoplankton in an open coastal system in Japan // *Journal of Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2017. Vol. 184. P. 126–137.

Wasmund N, Dutz J., Kremp A., Zettler M.L. Biological Assessment of the Baltic Sea 2018. 2019. *Meereswiss. Ber., Warnemünde*, 112. 100 p.

Wilks J.V., Armand L.K. Diversity and taxonomic identification of *Shionodiscus* spp. in the Australian sector of the Subantarctic Zone // *Diatom Research*. 2017. Vol. 32. P. 295–307.

Yamada M., Katsuki E., Otsubo M., Kawaguchi M., Ichimi K., Kaeriyama H., Tada K., Harrison P. Species diversity of the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae) in the industrial harbor Dokai Bay // *Journal of Oceanography*. 2010. Vol. 66. P. 755–771.

Yin K. Influence of monsoons and oceanographic processes on red tides in Hong Kong waters // *Marine Ecology Progress Series*. 2003. Vol. 262. P. 27–41.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица – Аннотированный список видов рода *Thalassiosira* Японского моря

| № | Таксон | Географический тип | Экологический тип | Литературный источник |
|--------------------------------------|---|--------------------|-------------------|-----------------------|
| I секция Tangentales Makarova | | | | |
| 1 | <i>T. allenii</i> var. <i>allenii</i> Takano 1965 ^I | ТБ | Н | М, С 1, 11 |
| 2 | <i>T. allenii</i> var. <i>striata</i> Guo, Guo et Li 2018 ^{I, II} | ТБ | Н | М 11 |
| 3 | <i>T. angulata</i> (Gregory) Hasle 1978 = <i>Orthoseira angulata</i> Gregory 1857 = <i>Melosira angulata</i> (Gregory) Rabenhorst 1864 = <i>Lysigonium angulatum</i> (Gregory) Kuntze 1891 | АБ | Н | М 4 |
| 4 | <i>T. anguste-lineata</i> (Schmidt) Fryxell et Hasle 1977 = <i>Coscinodiscus angustelineatus</i> Schmidt 1878 = <i>Coscinodiscus polychordus</i> Gran 1897 = <i>Thalassiosira polychorda</i> (Gran) Jørgensen 1899 = <i>Coscinosira polychorda</i> (Gran) Gran 1900 = <i>Coscinodiscus lineatus</i> f. <i>polychordus</i> (Gran) Peragallo et Peragallo 1908 = <i>Coscinodiscus lineatus</i> var. <i>polychorda</i> (Gran) Mills 1933 | ТАБ | Н | М, С 2–5, 7, 9–11 |

| | | | | | |
|---|--|-----|---|---|----------------|
| 5 | <i>T. decipiens</i> (Grunow et Van Heurck) Jørgensen 1905 = <i>Coscinodiscus decipiens</i> Grunow et Van Heurck 1882 = <i>Coscinodiscus eccentricus</i> var. <i>decipiens</i> Grunow 1878 = <i>Thalassiosira gelatinosa</i> Hensen 1887 | АБ | П | Э | 2, 10 |
| 6 | <i>T. excentrica</i> (Ehrenberg) Cleve 1904 = <i>Coscinodiscus excentricus</i> Ehrenberg 1840 = <i>Coscinodiscus kryophilus</i> Grunow 1884 = <i>Thalassiosira kryophila</i> (Grunow) Jørgensen 1905 = <i>Thalassiosira</i> <i>excentrica</i> Karsten 1905 <i>Thalassiosira excentrica</i> f. <i>velata</i> Cleve 1942 = <i>Thalassiosira</i> <i>excentrica</i> var. <i>fasciculata</i> Chernov 1947 = <i>Thalassiosira</i> <i>excentrica</i> f. <i>major</i> Jousé 1959 | ТБ | Н | Э | 2, 4, 7, 9, 10 |
| 7 | <i>T. favosa</i> Makarova 1998 ^{II} | ТАБ | Н | М | 11 |
| 8 | <i>T. hispida</i> Syvertsen 1986 ^{I,II} | ТАБ | Н | М | 11 |

Продолжение таблицы

| | | | | | |
|----|--|-----|---|---|---------------|
| 9 | <i>T. leptopus</i> (Grunow) Hasle et Fryxell 1977 = <i>Coscinodiscus leptopus</i> Grunow 1883 = <i>Coscinodiscus lineatus</i> Ehrenberg 1839 = <i>Coscinodiscus pseudolineatus</i> Pantocsek 1886 = <i>Coscinodiscus leptopus</i> var. <i>discrepans</i> Rattray 1890 = <i>Coscinodiscus praelineatus</i> Jousé 1968 | ТБ | П | М | 4 |
| 10 | <i>T. levanderi</i> Goor 1924 = <i>Coscinodiscus levanderi</i> (Goor) Cleve 1951 ^{I, II} | АБ | Н | С | 11 |
| 11 | <i>T. lineata</i> Jousé 1968 | Т | П | М | 10 |
| 12 | <i>T. nodulolineata</i> (Hendey) Hasle et Fryxell 1977 = <i>Coscinodiscus nodulolineatus</i> Hendey 1958 | ТБ | Н | М | 10 |
| 13 | <i>T. pacifica</i> Gran et Angst 1931 = <i>Thalassiosira pulchella</i> Takano 1963 | ТБ | Н | М | 4, 5, 7, 9–11 |
| 14 | <i>T. punctifera</i> (Grunow) Fryxell, Simonsen et Hasle 1974 = <i>Coscinodiscus excentricus</i> var. <i>punctifera</i> Grunow 1884 | Т | П | М | 10 |
| 15 | <i>T. simonsenii</i> Hasle et Fryxell 1977 | ТАБ | П | М | 10 |

Продолжение таблицы

| | | | | | |
|--|---|-----|---|------|-----------|
| 16 | <i>T. tenera</i> Proshkina-Lavrenko 1961 | ТАБ | Н | М, С | 7, 10, 11 |
| III секция Fasciculigera Makarova | | | | | |
| 17 | <i>T. aestivalis</i> Gran 1931 = <i>Thalassiosira concaviuscula</i> Makarova 1978 | ТБ | Н | М | 3, 10, 11 |
| 18 | <i>T. diporocylus</i> Hasle 1972 | ТБ | Н | М | 10 |
| 19 | <i>T. lundiana</i> Fryxell 1975 ¹ | К | Н | Э | 10, 11 |
| 20 | <i>T. minicosmica</i> Lee et Park 2015 ¹ | ТБ | Н | М, С | 10, 11 |
| 21 | <i>T. minuscula</i> Krasske 1941 | Т | Н | М | 10 |
| 22 | <i>T. ordinaria</i> Makarova 1977 ¹ | АБ | Н | М | 10, 11 |

Продолжение таблицы

| | | | | | |
|--|--|-----|---|------|-------------------|
| 23 | <i>T. punctigera</i> (Castracane) Hasle 1983 = <i>Ethmodiscus punctiger</i> Castracane 1886 = <i>Coscinodiscus punctiger</i> (Castracane) Peragallo 1889 = <i>Ethmodiscus japonicus</i> Castracane 1886 = <i>Coscinodiscus angstii</i> Gran 1931 = <i>Thalassiosira japonica</i> Kisselev 1931 = <i>Thalassiosira angstii</i> (Gran) Makarova 1971 | ТАБ | Н | М | 2, 4, 5, 7, 9, 10 |
| 24 | <i>T. subtilis</i> (Ostenfeld) Gran 1900 = <i>Podosira subtilis</i> Ostenfeld 1900 = <i>Coscinodiscus ostenfeldii</i> Cleve 1951 | ТБ | О | М | 4 |
| 25 | <i>T. wongii</i> Mahood 1986 | АБ | Н | С | 6, 11 |
| III секция Thalassiosira Makarova | | | | | |
| 26 | <i>T. binata</i> Fryxell 1977 | ТБ | Н | М, С | 6, 8–11 |
| 27 | <i>T. conferta</i> Hasle 1977 ^{I, II} | ТБ | Н | М | 11 |
| 28 | <i>T. curviseriata</i> Takano 1983 | ТБ | Н | М | 5, 6–8, 10 |
| 29 | <i>T. delicatula</i> Ostenfeld 1908 = <i>Thalassiosira chilensis</i> Krasske 1941 = <i>Thalassiosira coronata</i> Gaarder 1951 | ТБ | Н | М | 10 |

Продолжение таблицы

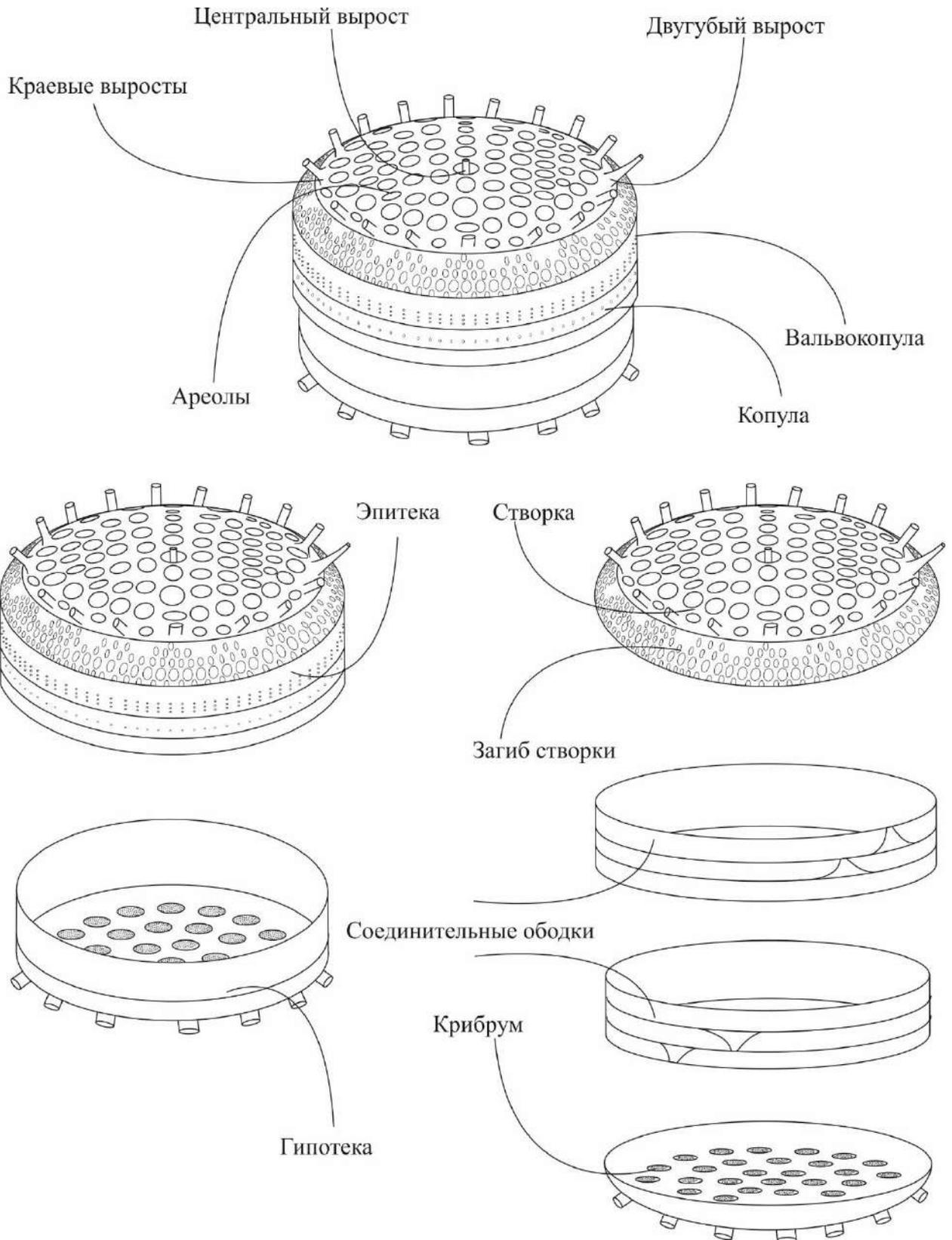
| | | | | | |
|----|--|-----|---|------|--------------|
| 30 | <i>T. gravida</i> Cleve 1896 = <i>Thalassiosira tcherniae</i> Manguin 1957 = <i>Coscinodiscus pelagicus</i> Woodhead et Tweed 1960 | АБ | П | М | 2-5, 7, 9-11 |
| 31 | <i>T. hyalina</i> (Grunow) Gran 1897 = <i>Coscinodiscus hyalinus</i> Grunow 1880 | АБ | П | М | 4, 11 |
| 32 | <i>T. lacustris</i> (Grunow) Hasle et Fryxell 1977 = <i>Coscinodiscus lacustris</i> Grunow 1880 = <i>Cyclotella punctata</i> Smith 1856 = <i>Stephanodiscus punctatus</i> (Smith) Grunow 1878 = <i>Coscinodiscus lacustris</i> var. <i>genuinus</i> Cleve-Euler 1942 | ТБ | Н | М, С | 10 |
| 33 | <i>T. mala</i> Takano 1965 | ТБ | Н | М | 8-10 |
| 34 | <i>T. mediterranea</i> (Schröder) Hasle 1972 = <i>Coscosira mediterranea</i> Schröder 1911 = <i>Coscinodiscus mediterranea</i> Schröder 1911 = <i>Thalassiosira stellaris</i> Hasle et Guillard 1977 | ТБ | Н | М | 10 |
| 35 | <i>T. minima</i> Gaarder 1951 = <i>Coscosira floridana</i> Cooper 1958 = <i>Thalassiosira floridana</i> (Cooper) Hasle 1972 ¹ | К | П | М | 10, 11 |
| 36 | <i>T. nordenskiöldii</i> Cleve 1873 = <i>Coscinodiscus nordenskiöldii</i> (Cleve) Cleve 1951 | ТАБ | Н | М | 2-5, 7, 9-11 |

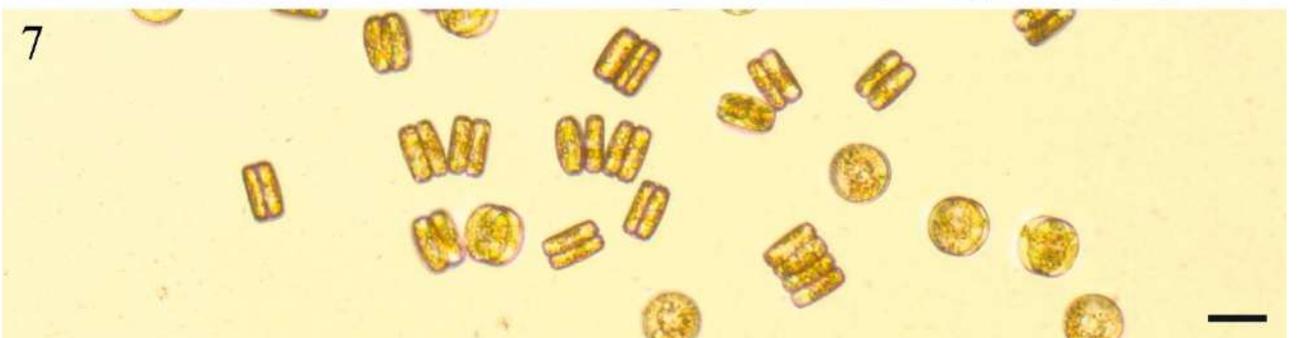
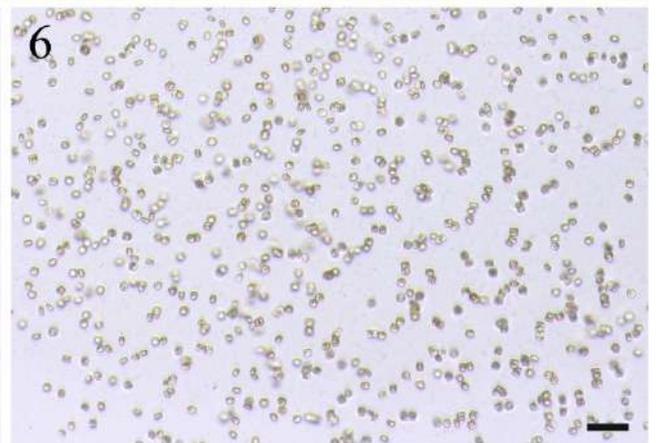
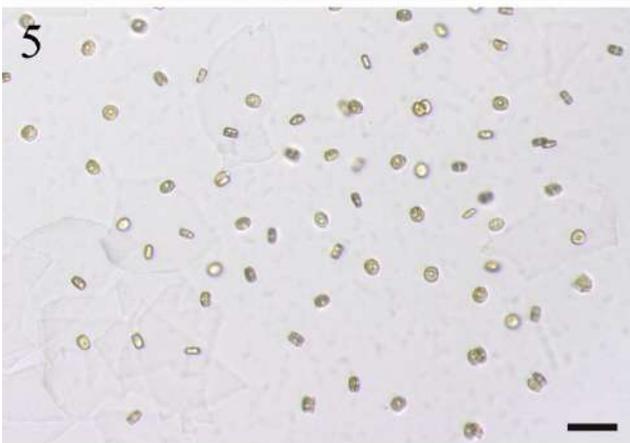
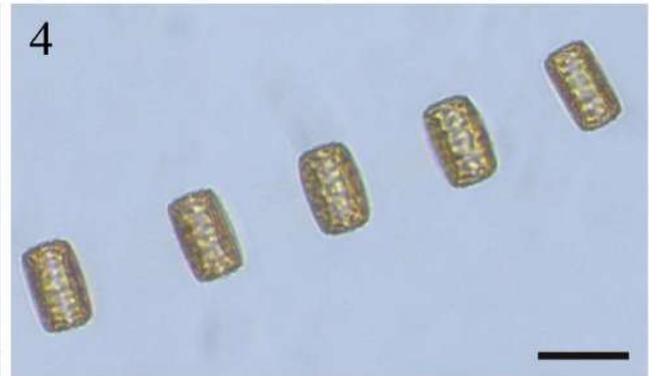
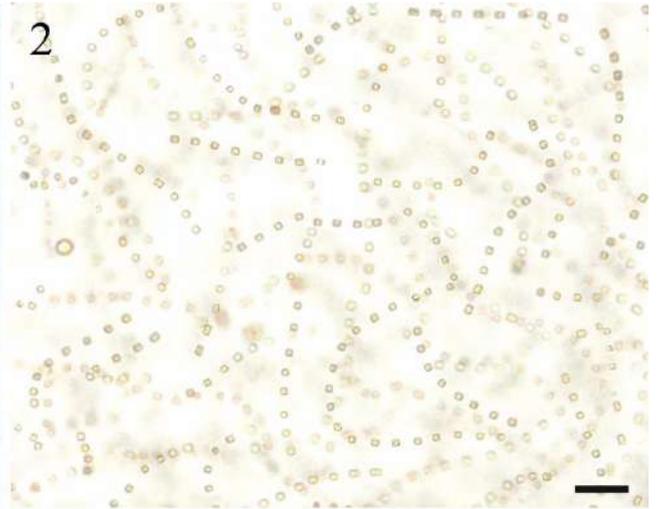
| | | | | | |
|--|---|----|---|------|---------------|
| 37 | <i>T. oceanica</i> Hasle 1983 ¹ | ТБ | Н | М | 10, 11 |
| 38 | <i>T. pseudonana</i> Hasle et Heimdal 1970 = <i>Cyclotella nana</i> Hustedt 1957 = <i>Cyclotella pseudonana</i> Chang 1989 = <i>Discostella nana</i> (Hustedt) Chang 2008 | ТБ | Н | М, С | 9, 11 |
| 39 | <i>T. rotula</i> Meunier 1910 = <i>Coscinodiscus rotulus</i> (Meunier) Cleve 1951 | ТБ | Н | М | 2-5, 7, 9, 11 |
| 40 | <i>T. tealata</i> Takano 1980 ¹ | ТБ | Н | М | 11 |
| IV секция Inconspicuae Makarova | | | | | |
| 41 | <i>T. condensata</i> Cleve 1900 | ТБ | Н | М | 4 |

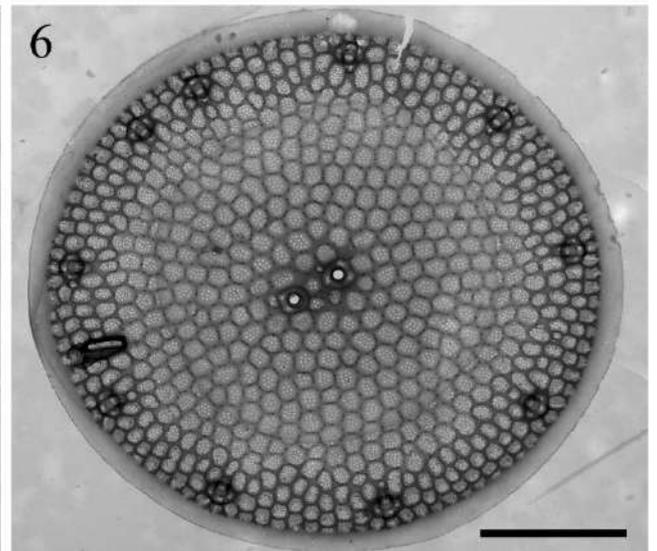
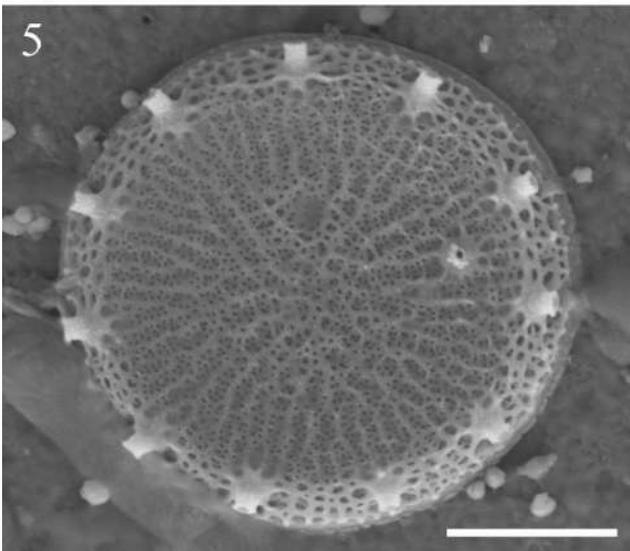
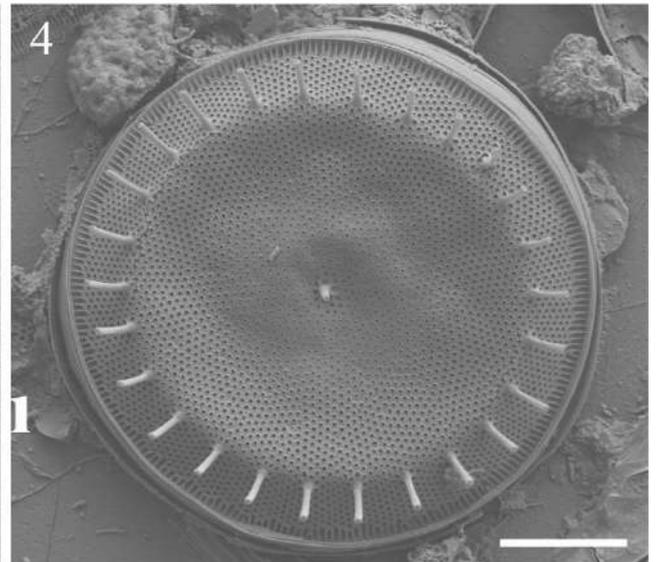
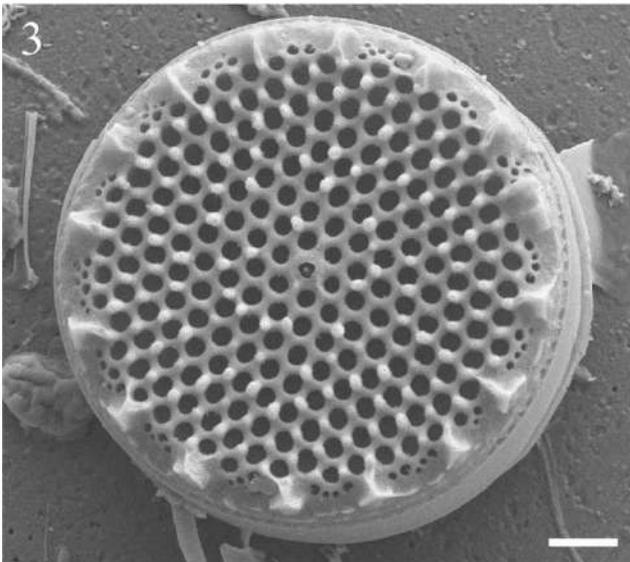
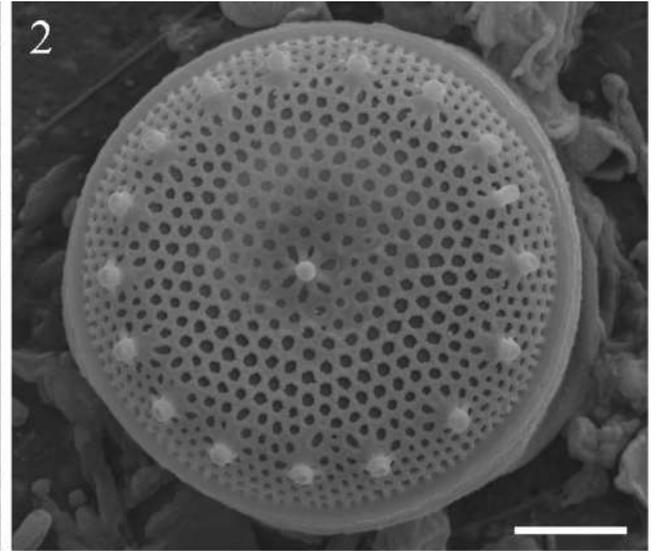
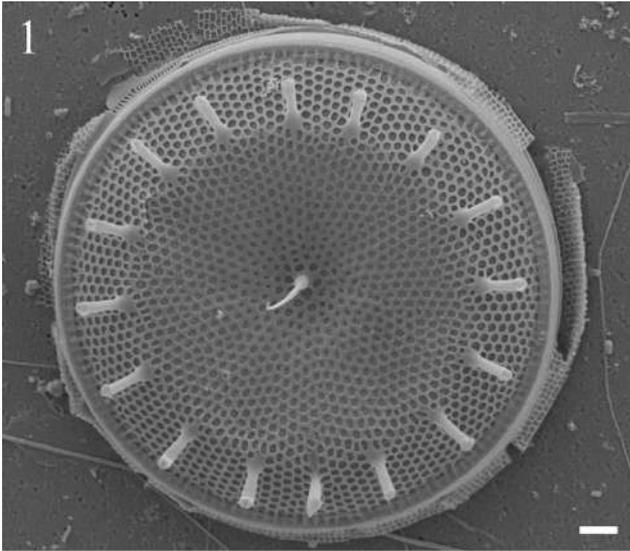
Примечание. АБ – арктическо-бореальный; ТБ – тропическо-бореальный, ТАБ – тропическо-аркто-бореальный; Т – тропический, К – космополитический. Н – неритический, О – океанический, П – панталасный. М – морской, С – солоноватоводный, Э – эвригалинный.

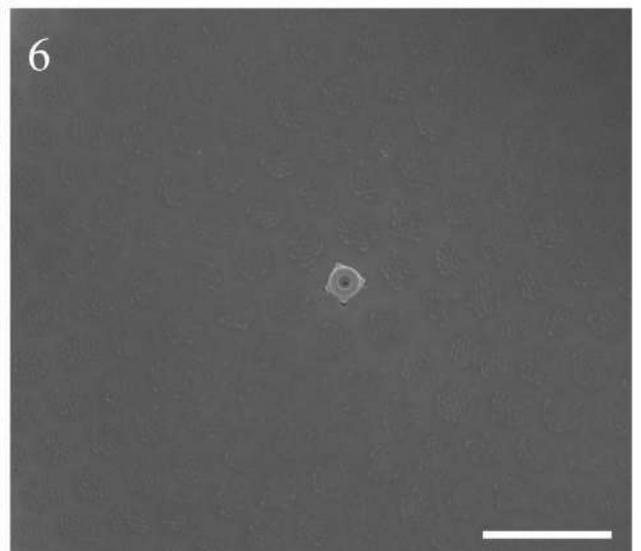
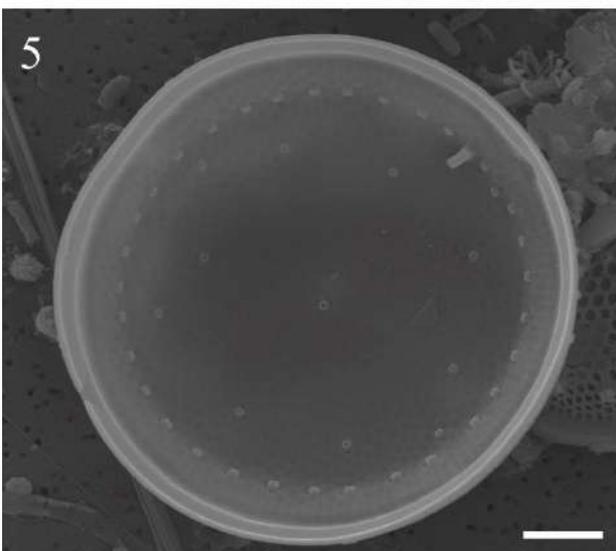
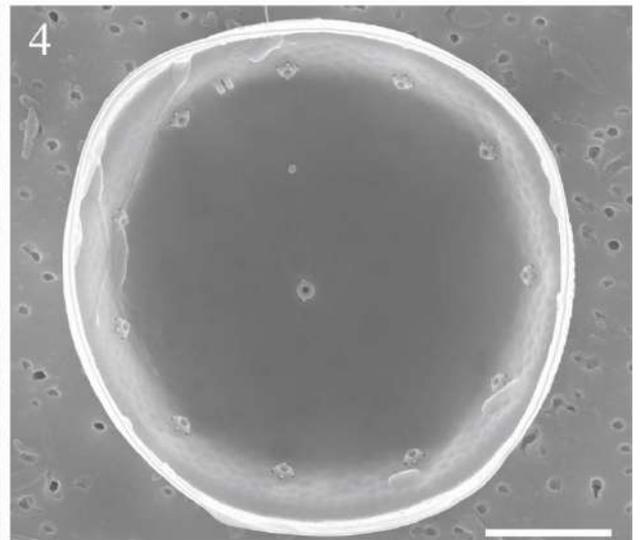
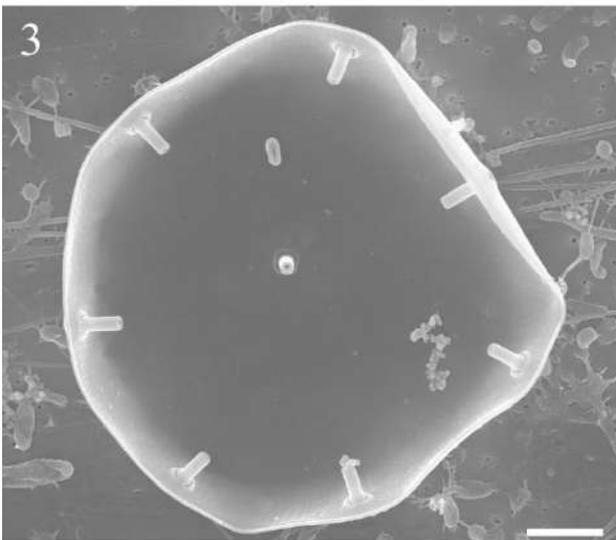
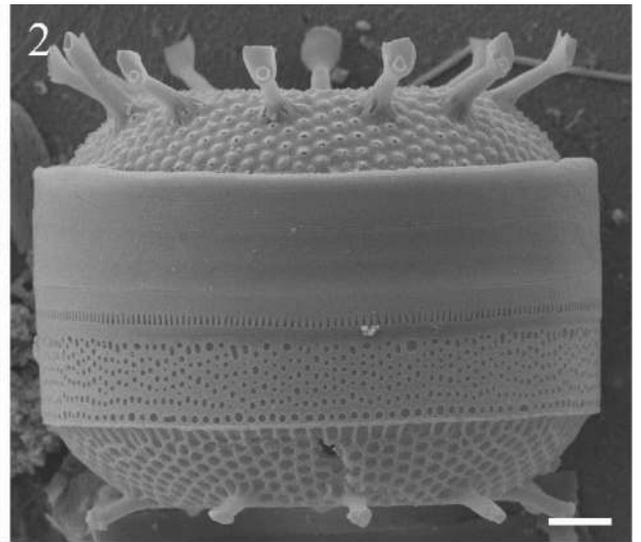
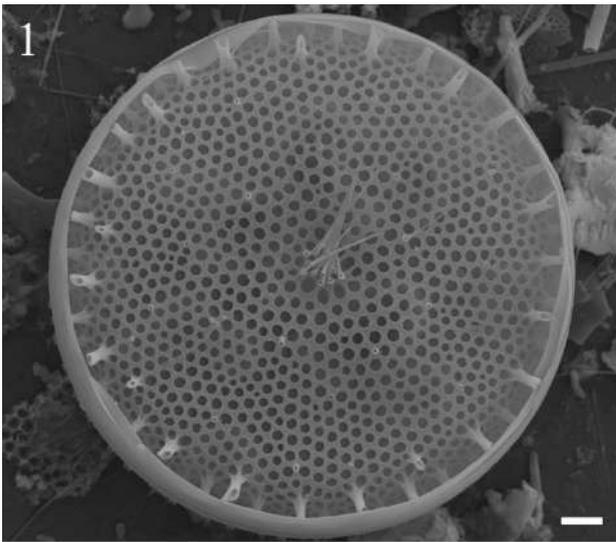
¹ виды, указанные впервые для морей России, ^{II} виды, впервые указанные для Японского моря.

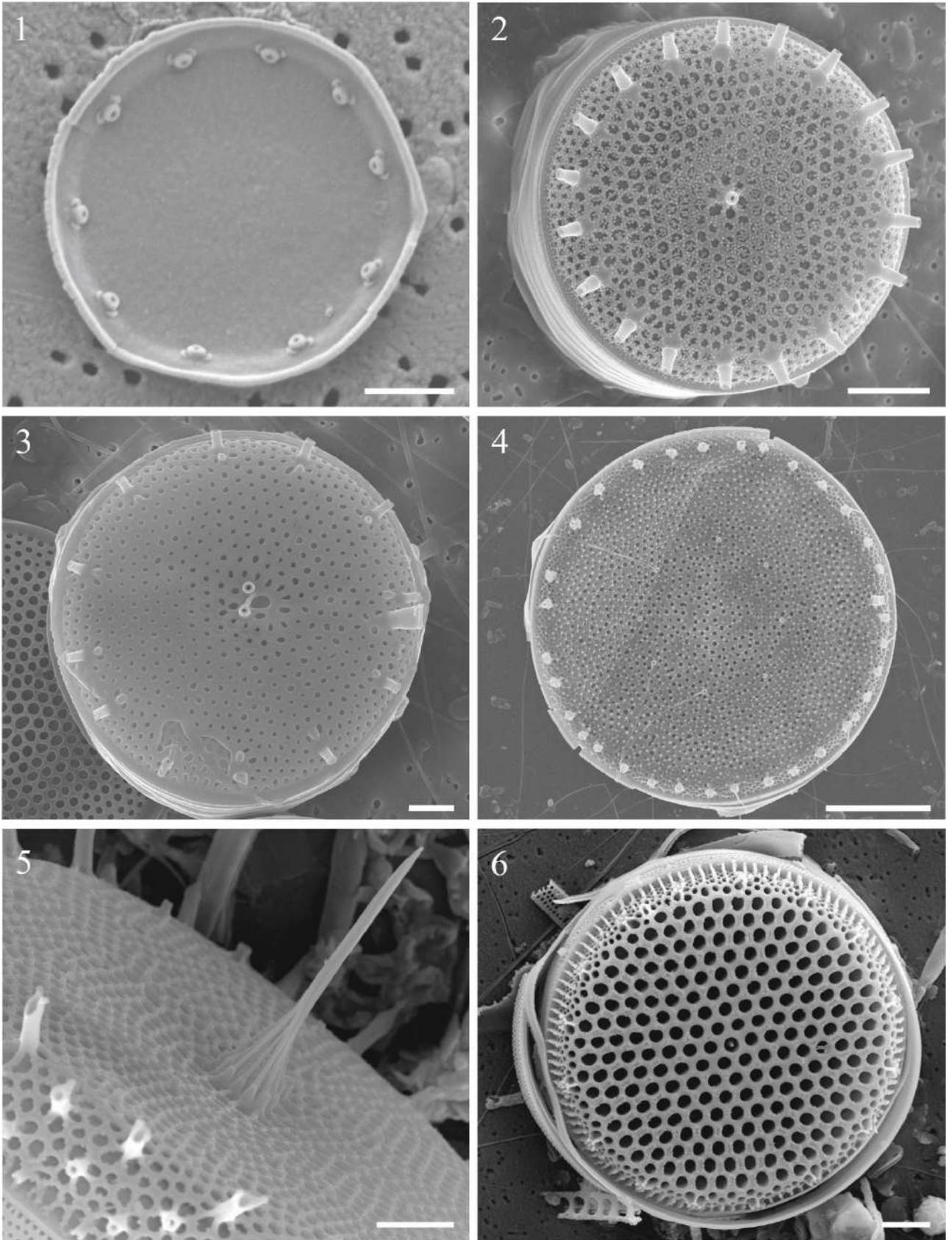
1 – Такано, 1965; 2 – Коновалова, 1979; 3 – Коновалова, 1984; 4 – Макарова, 1988; 5 – Коновалова и др., 1989; 6 – Орлова, 1990; 7 – Коновалова, Орлова, 1991; 8 – Шевченко и др., 2003; 9 – Орлова и др., 2009; 10 – Park et al., 2016, 11 – оригинальные данные.

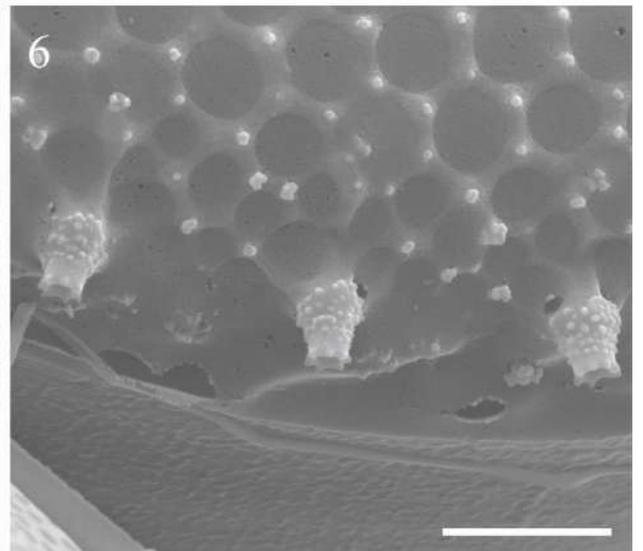
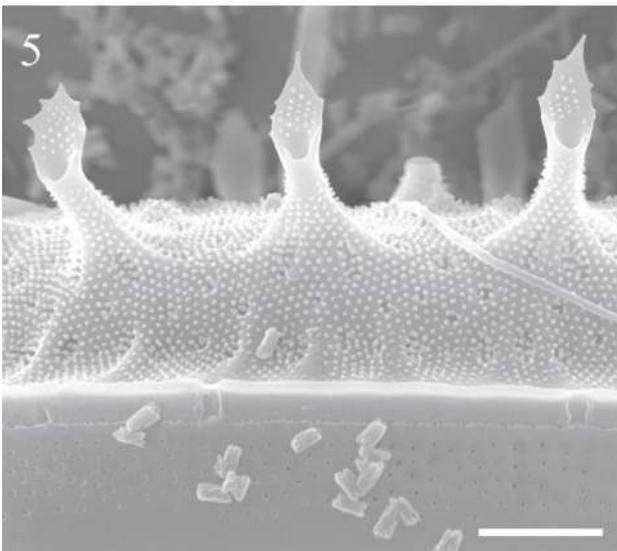
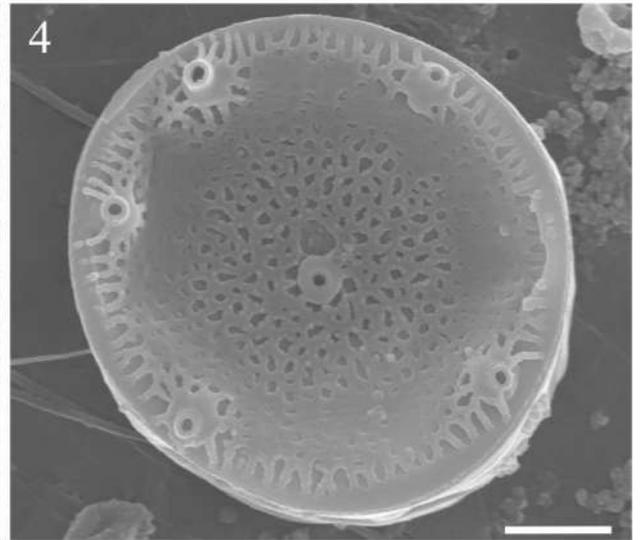
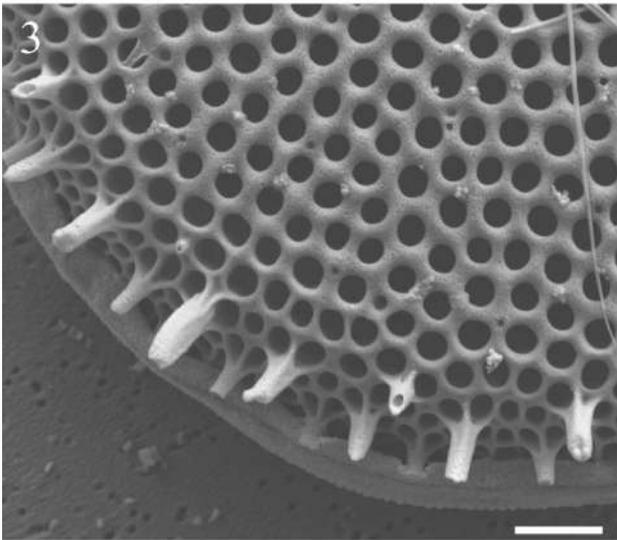
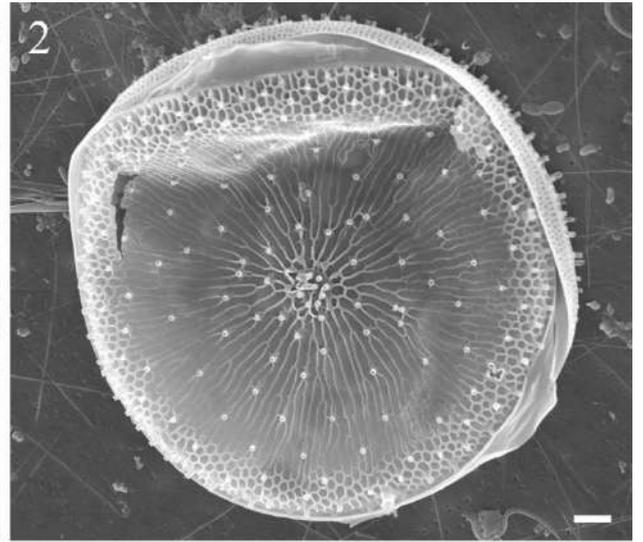
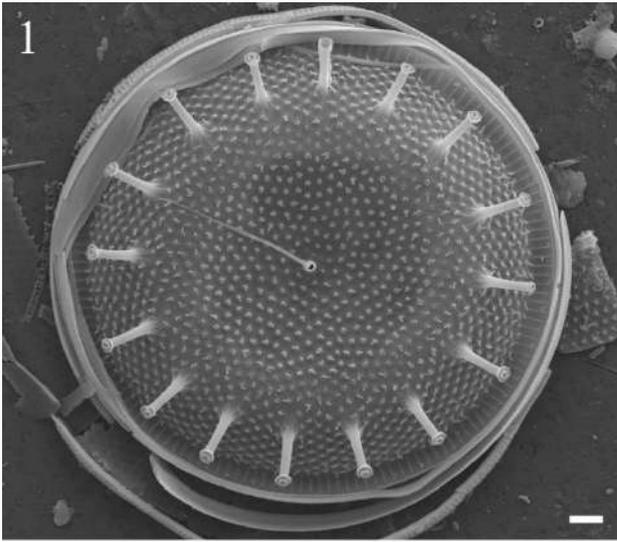


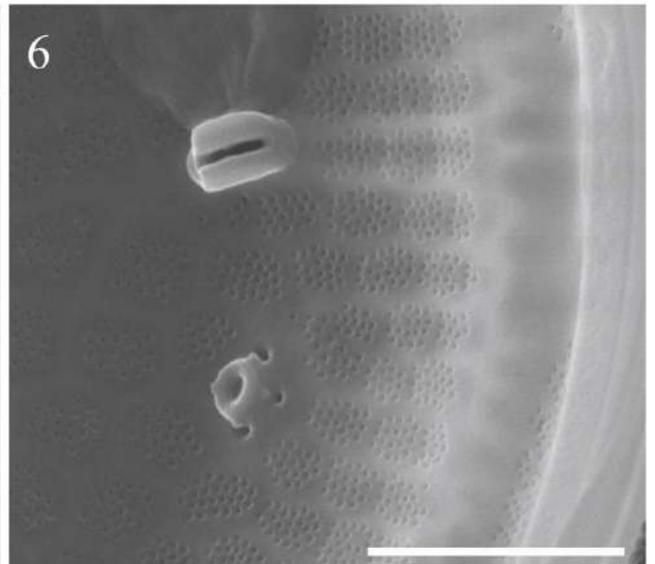
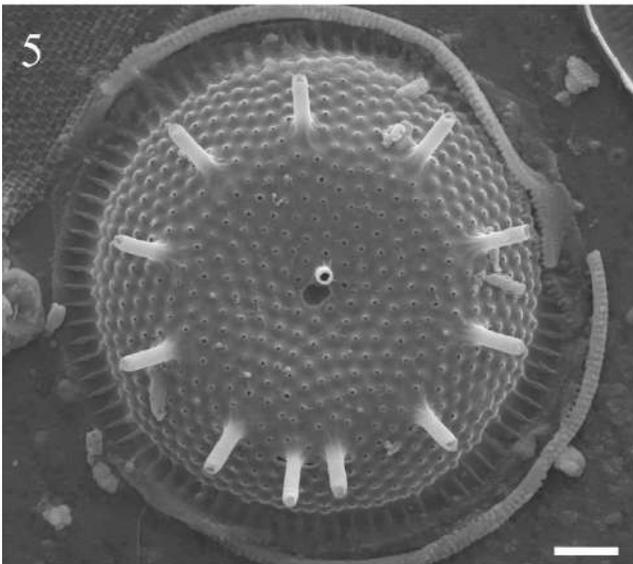
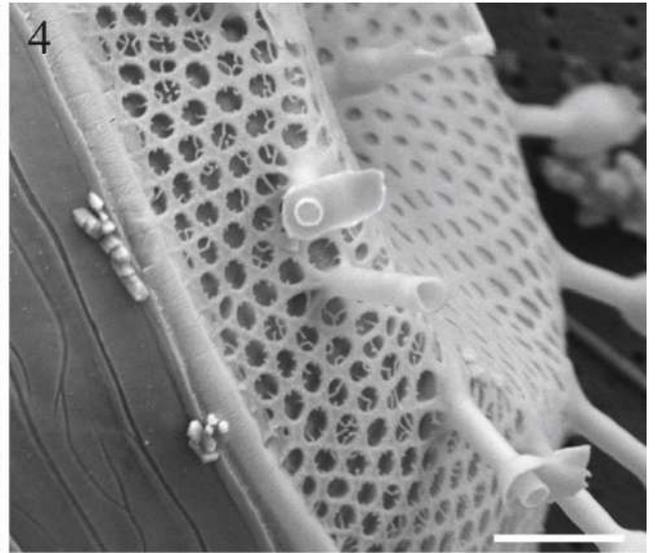
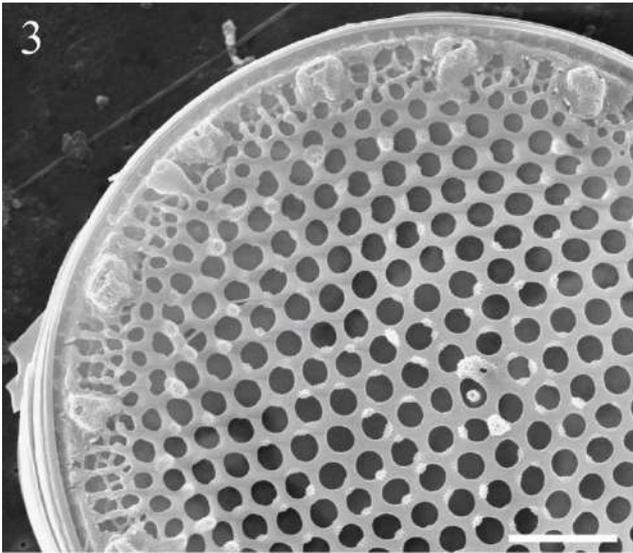
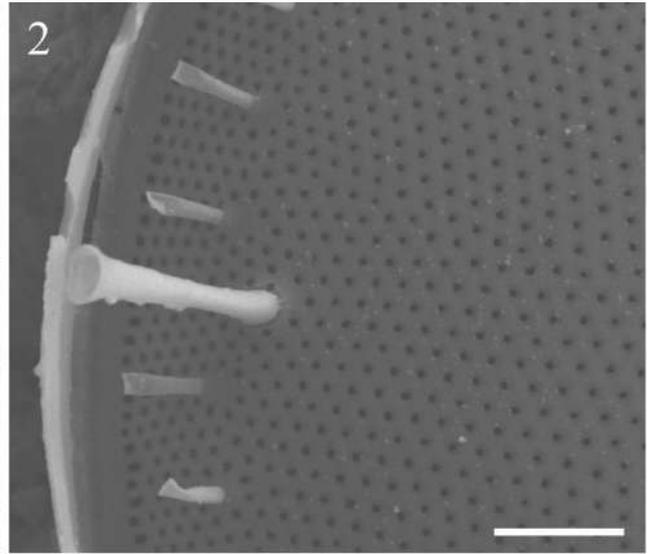
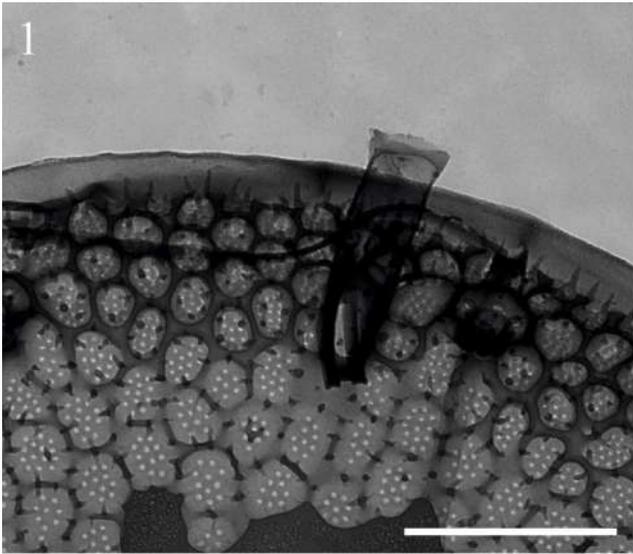


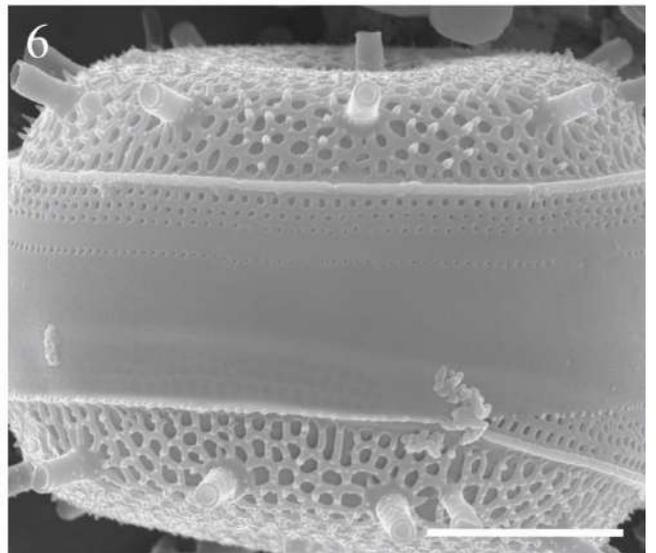
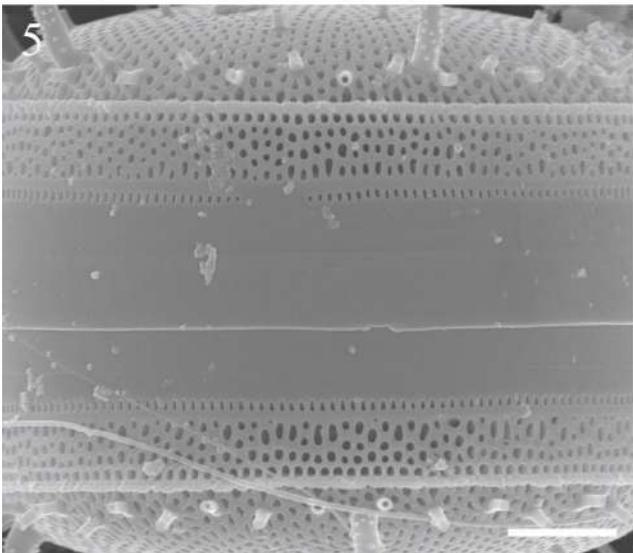
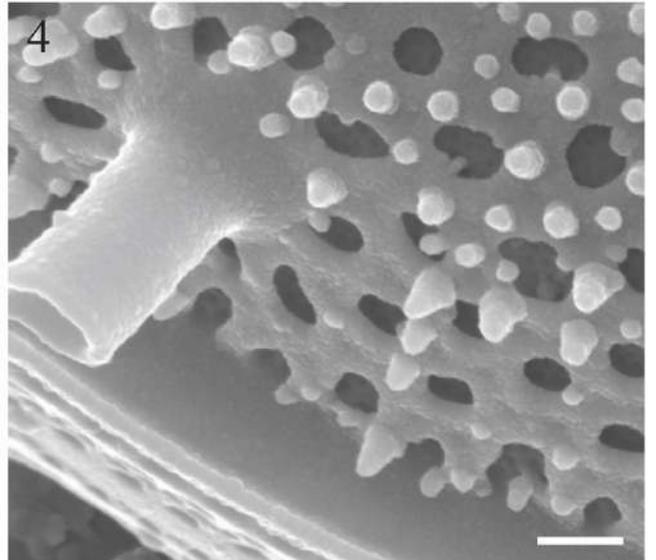
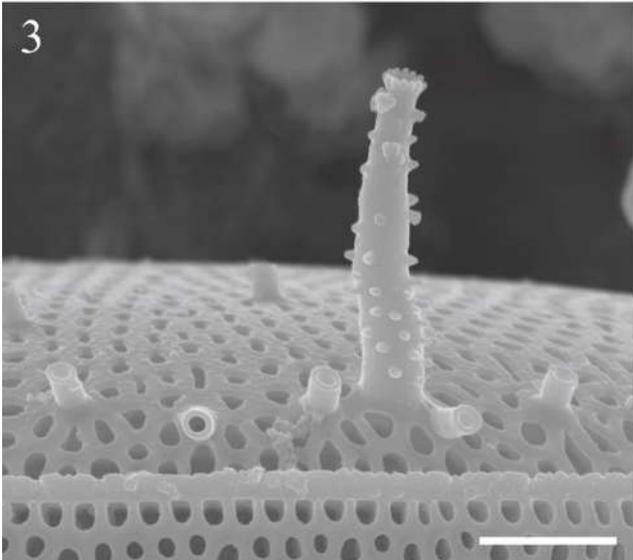
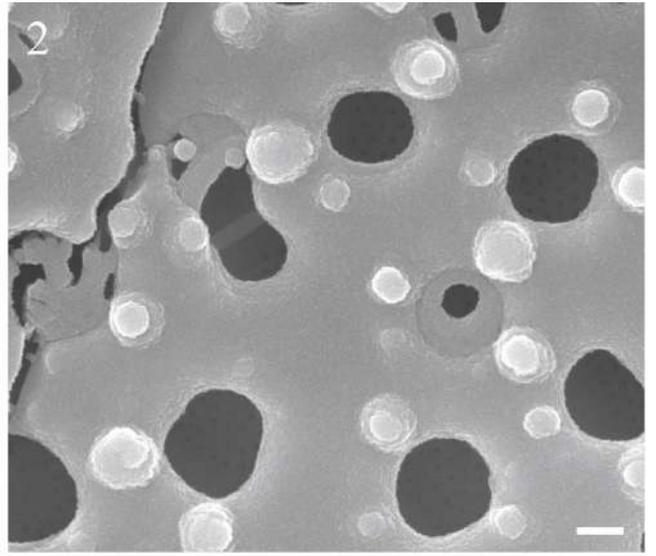
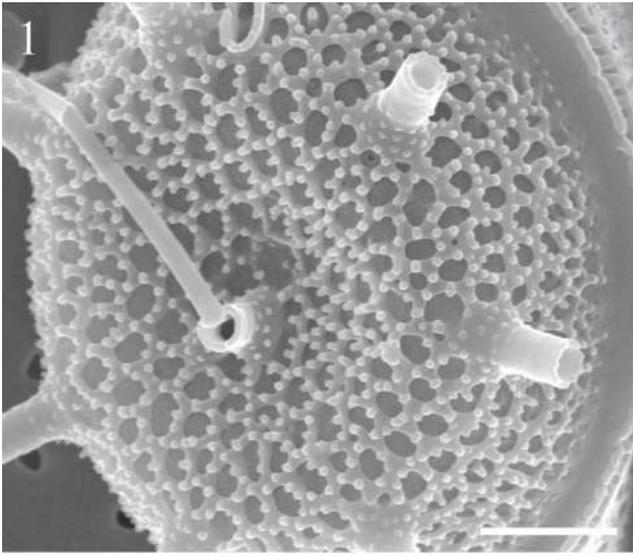


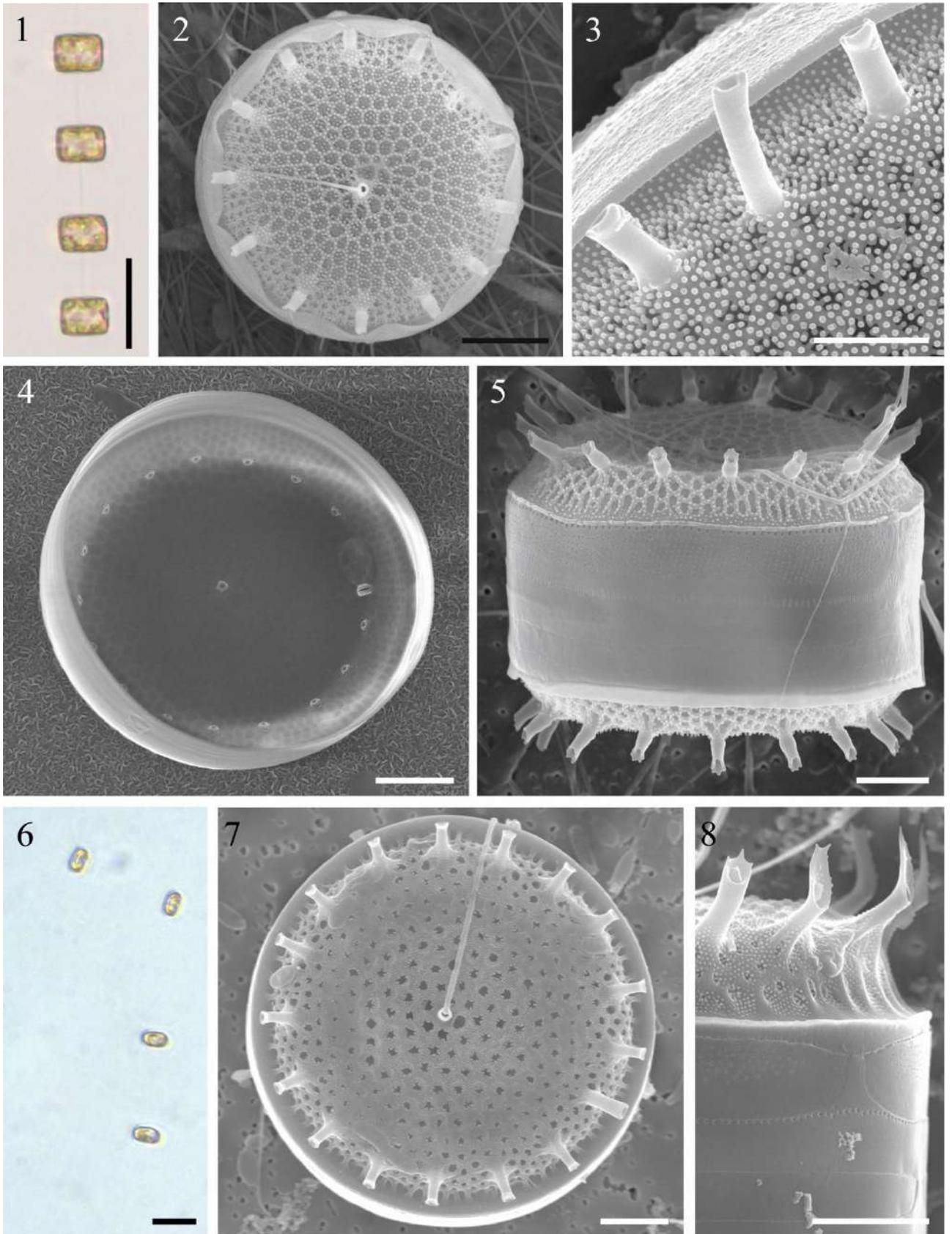


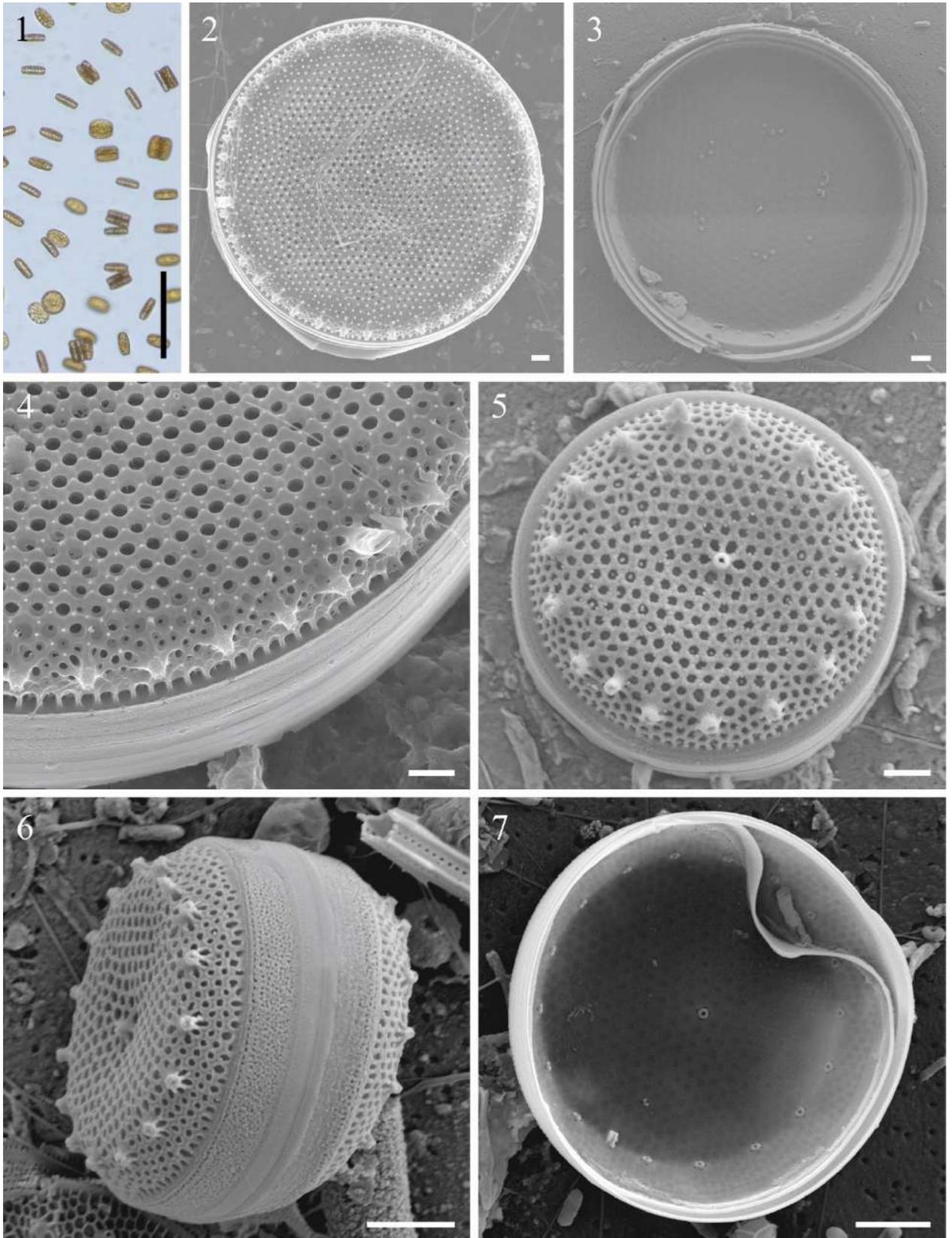


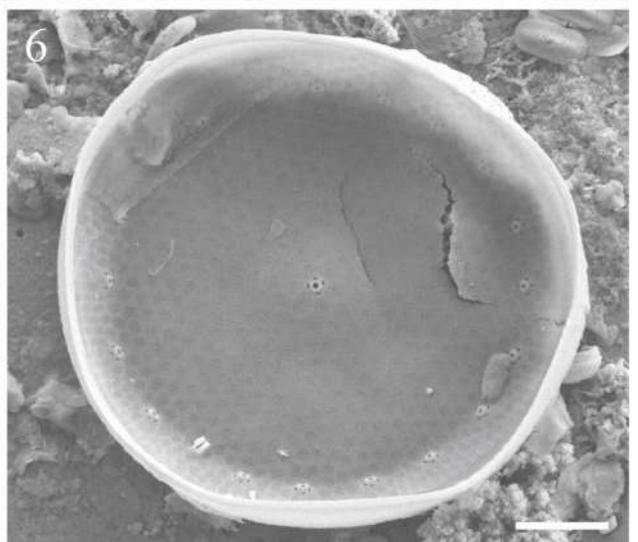
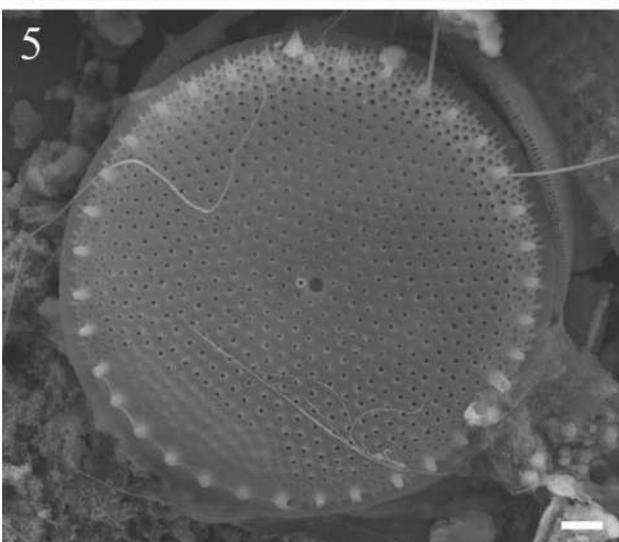
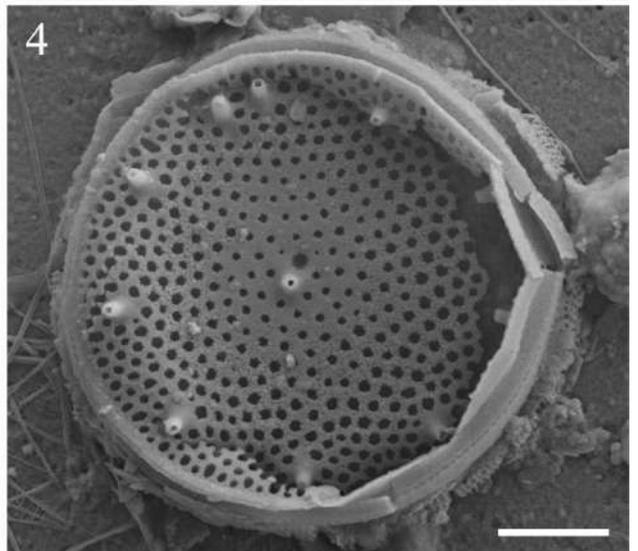
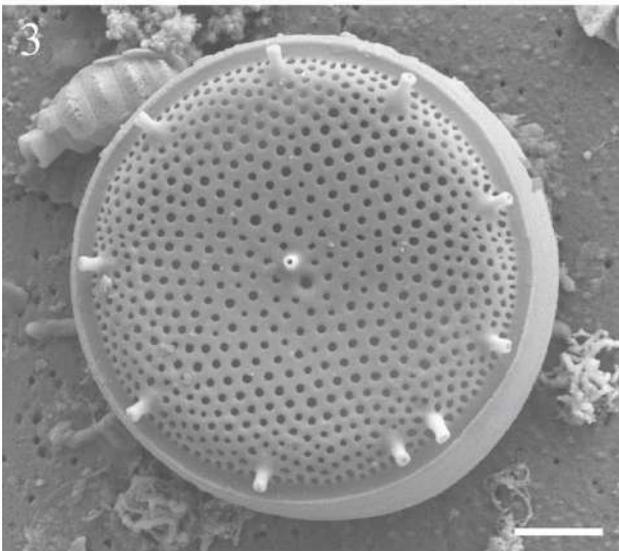
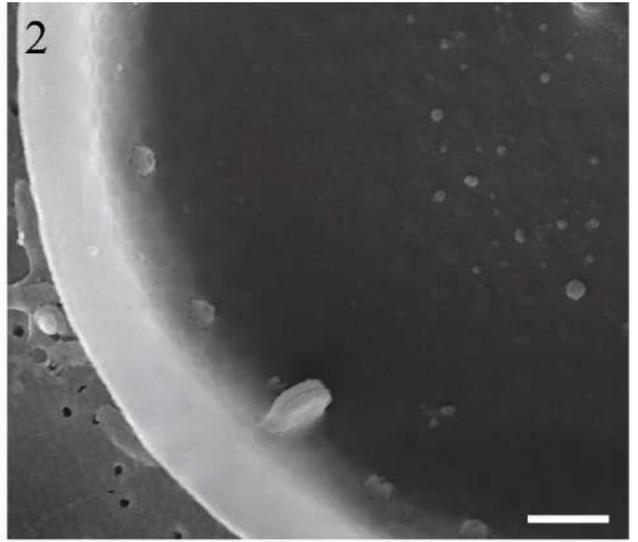
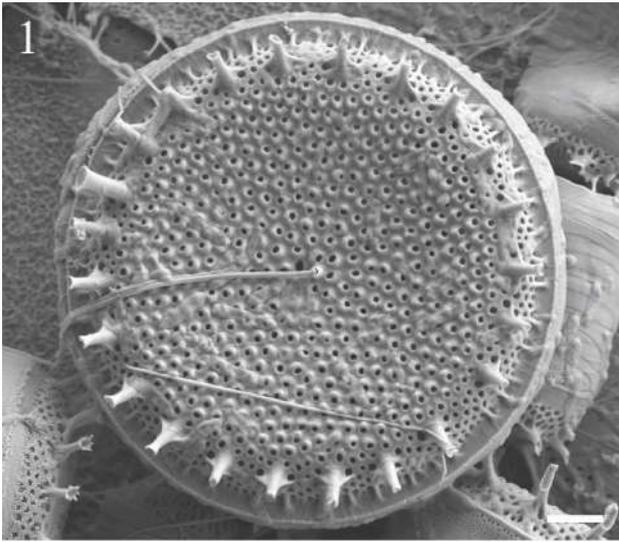


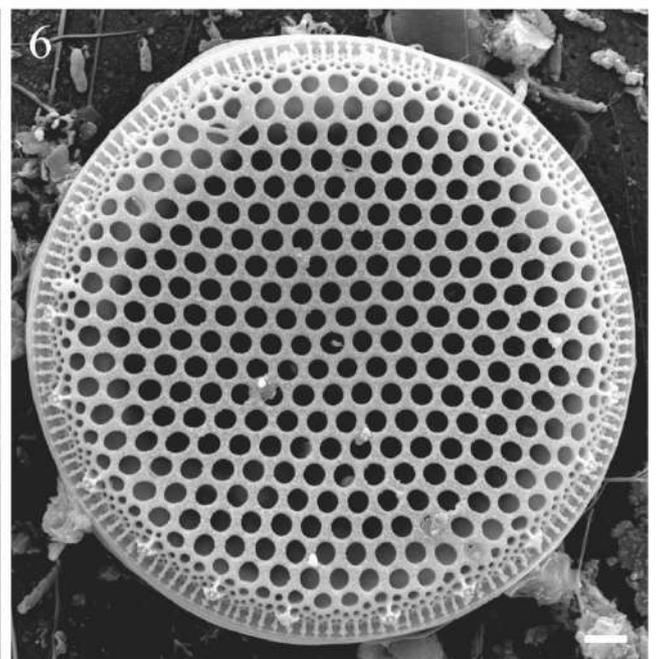
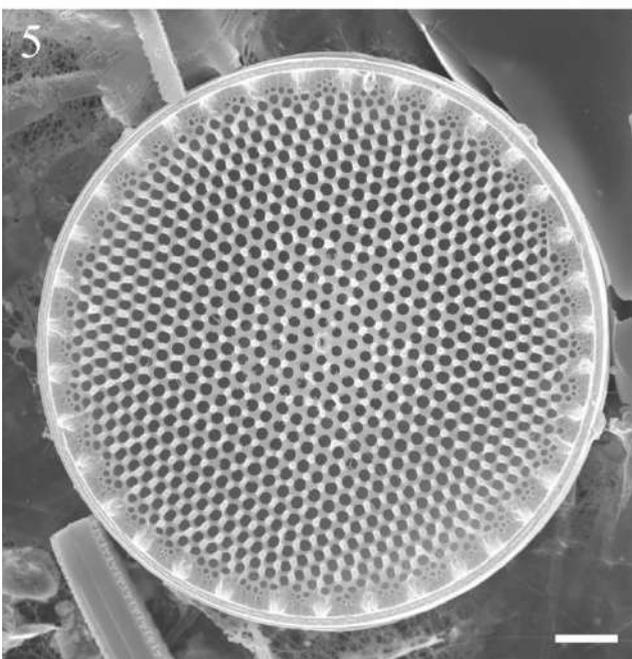
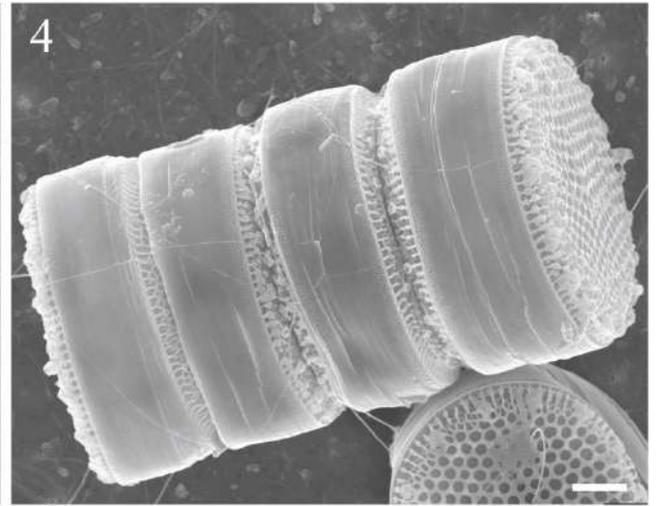
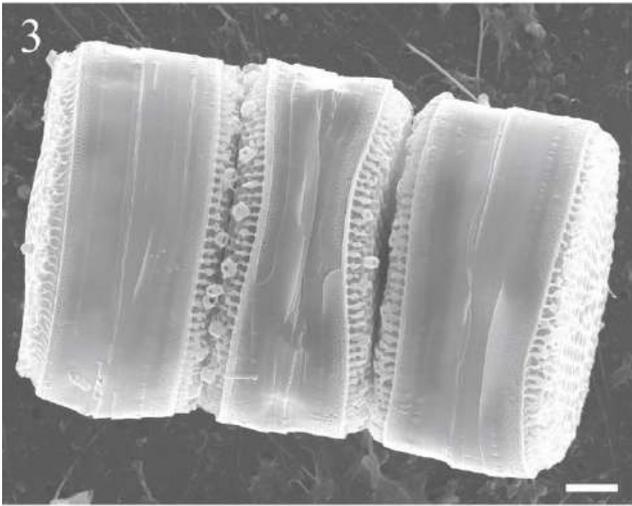
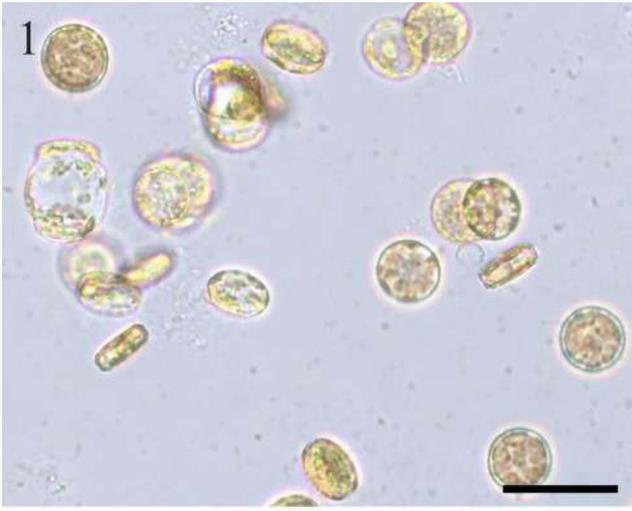


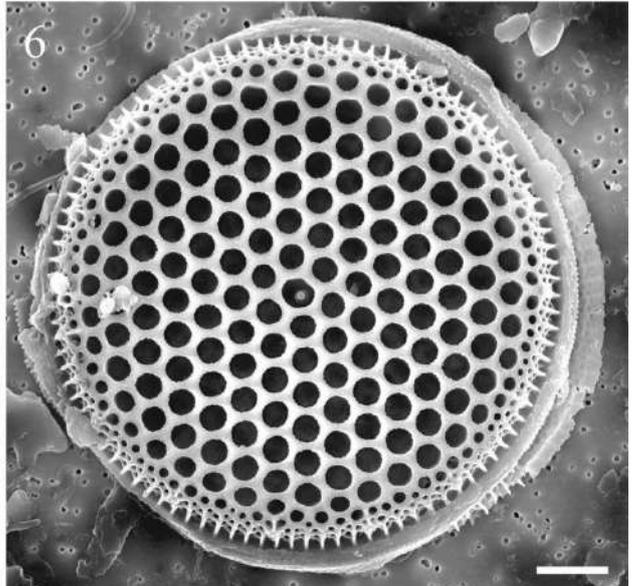
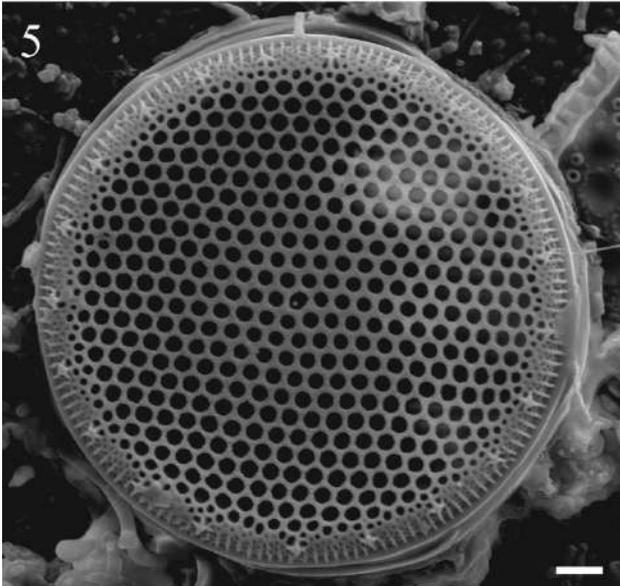
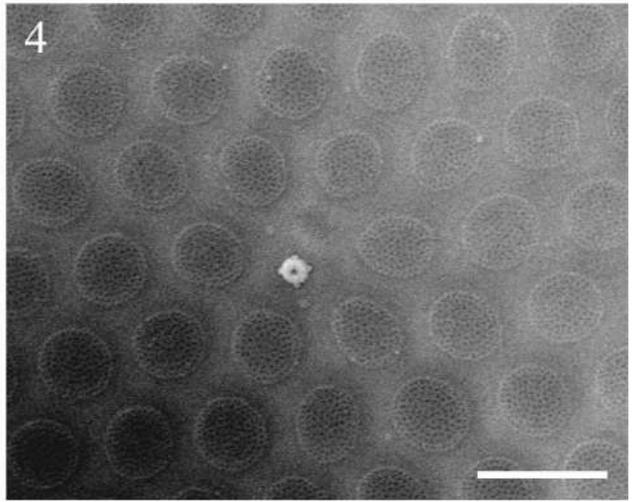
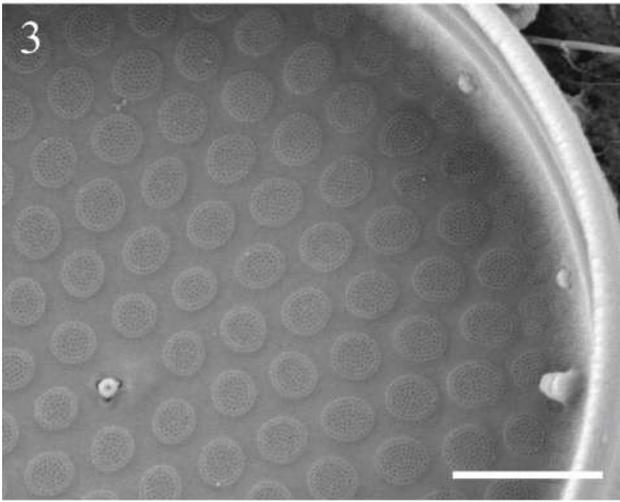
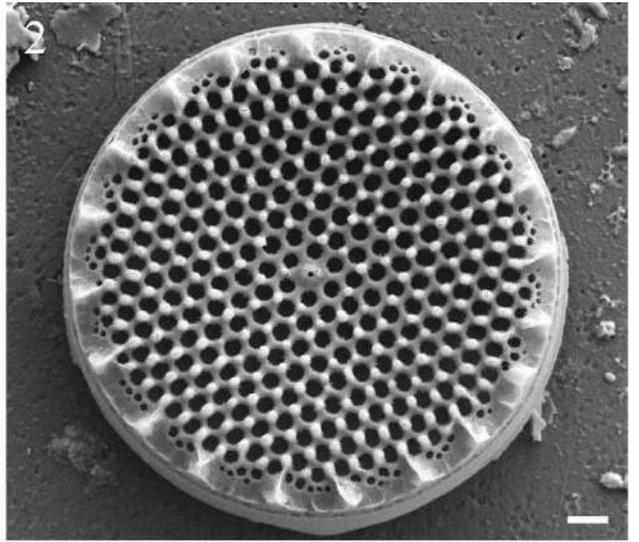
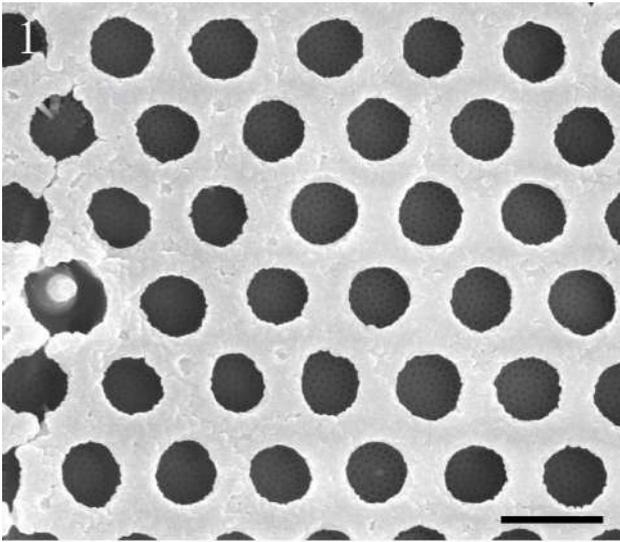


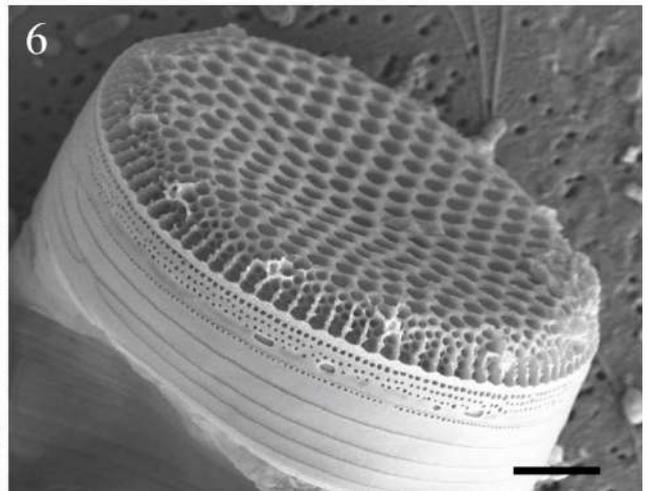
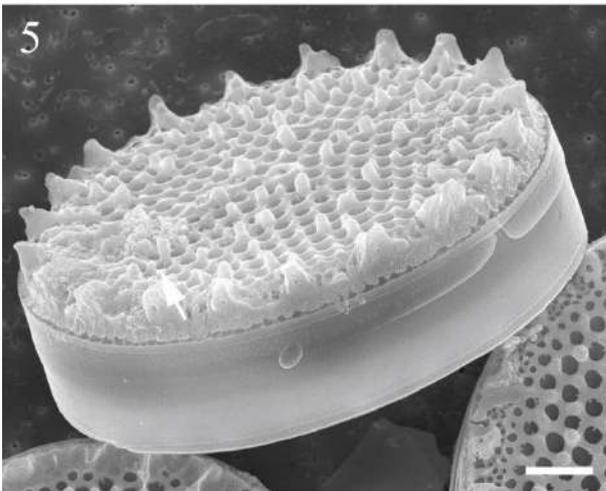
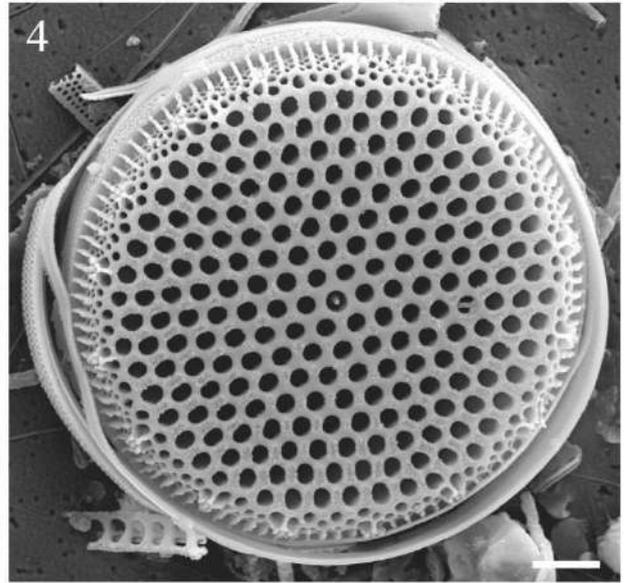
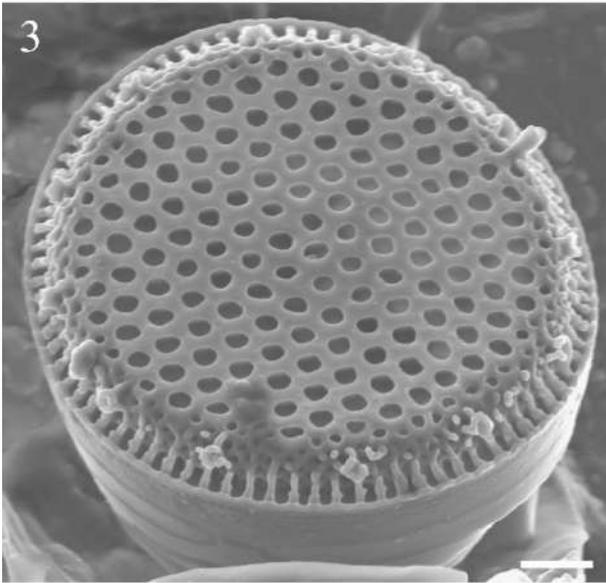
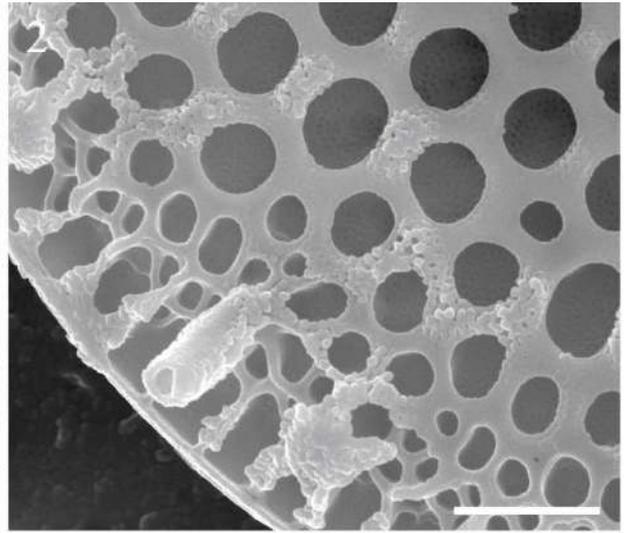
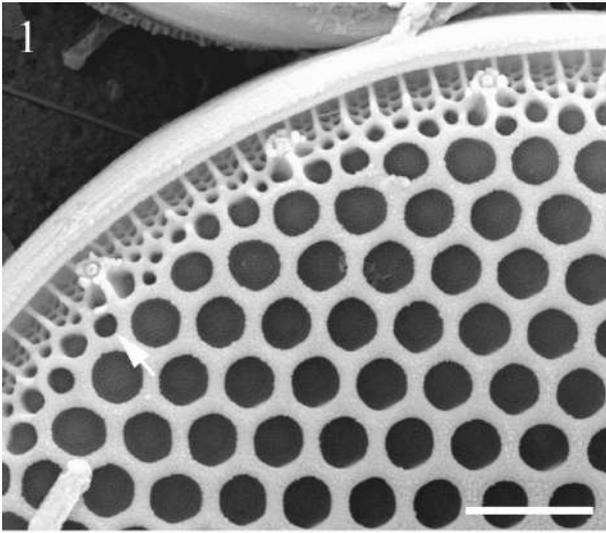


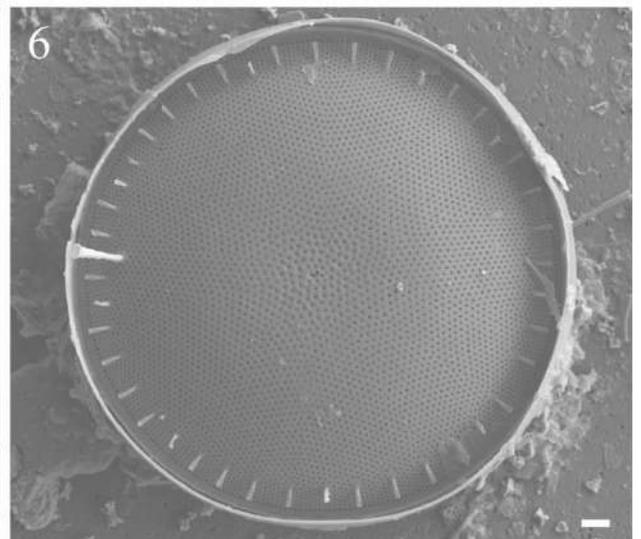
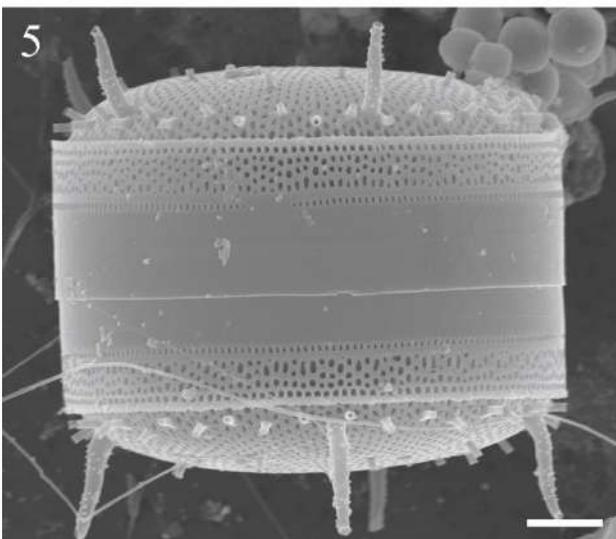
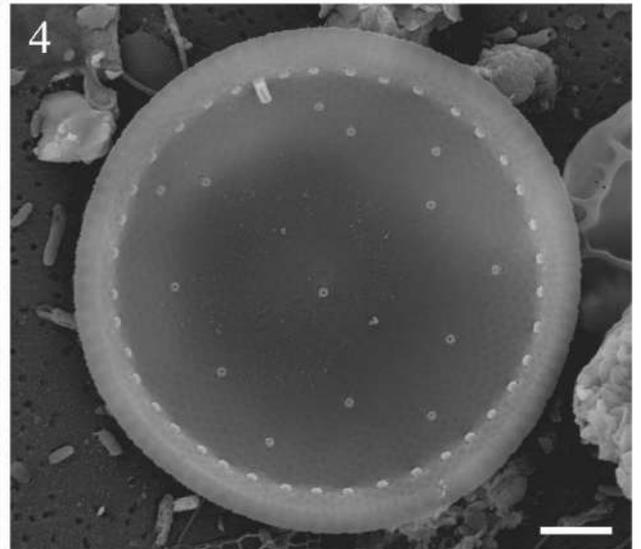
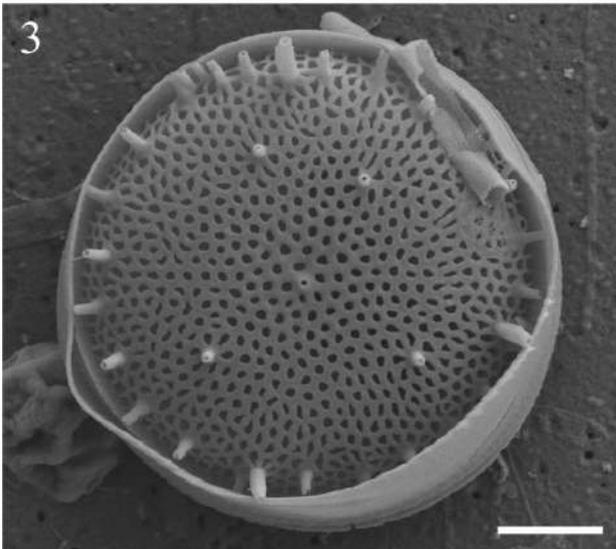
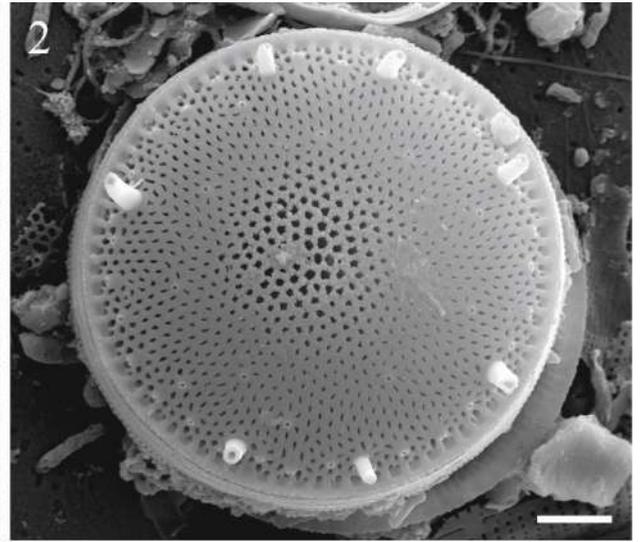
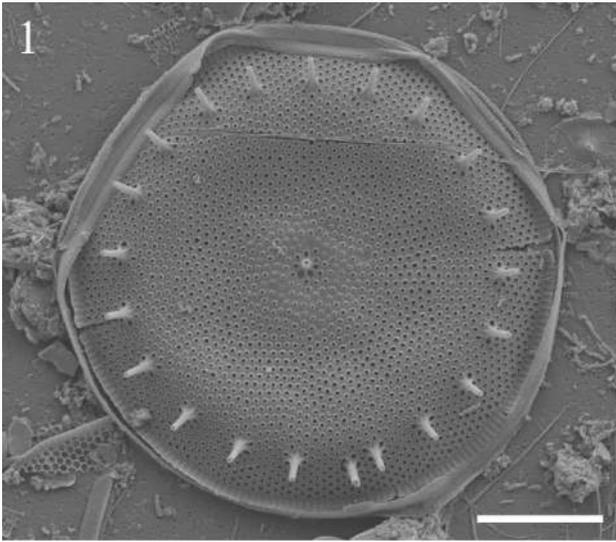


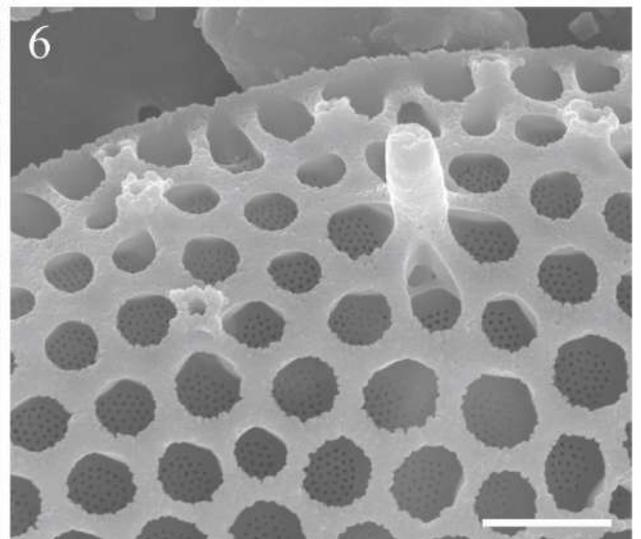
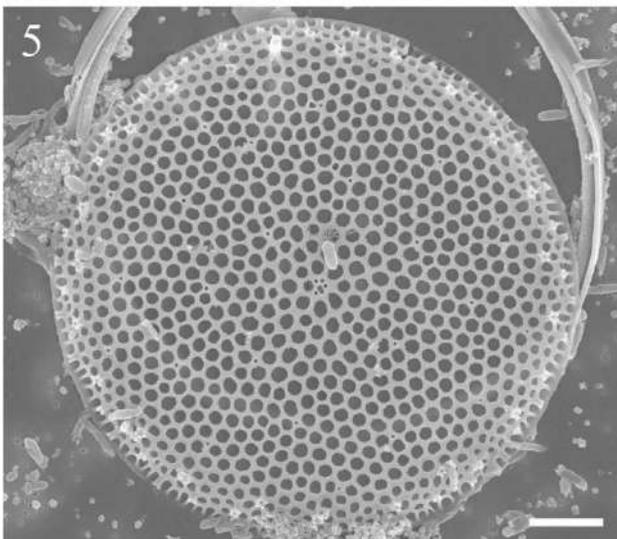
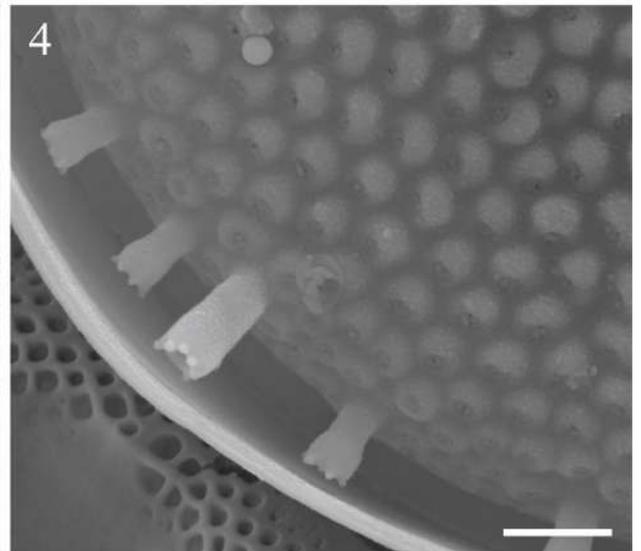
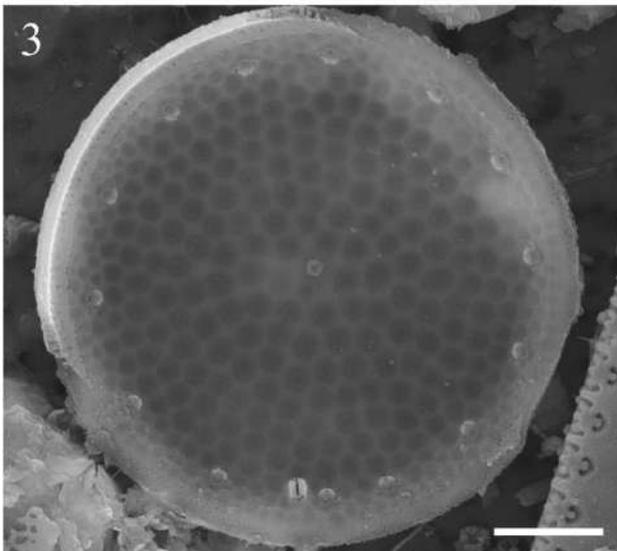
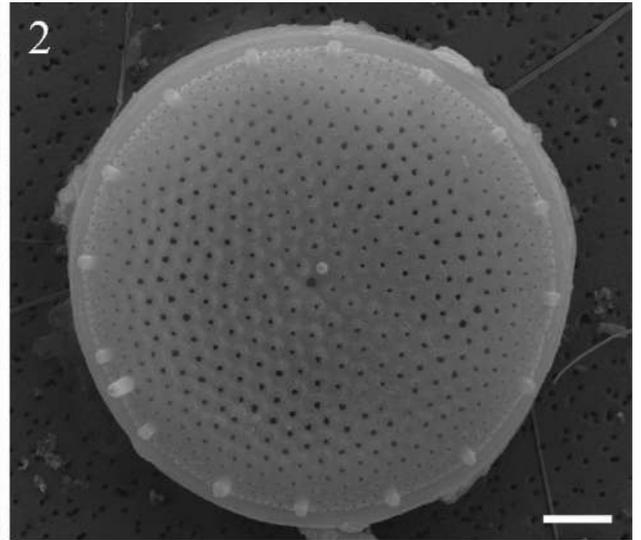
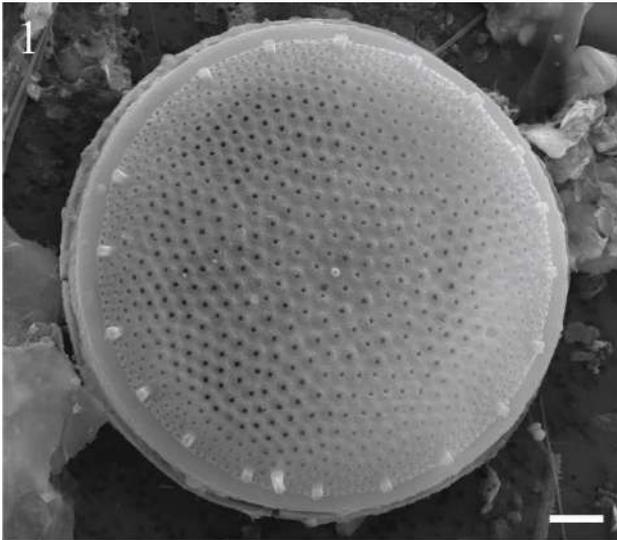


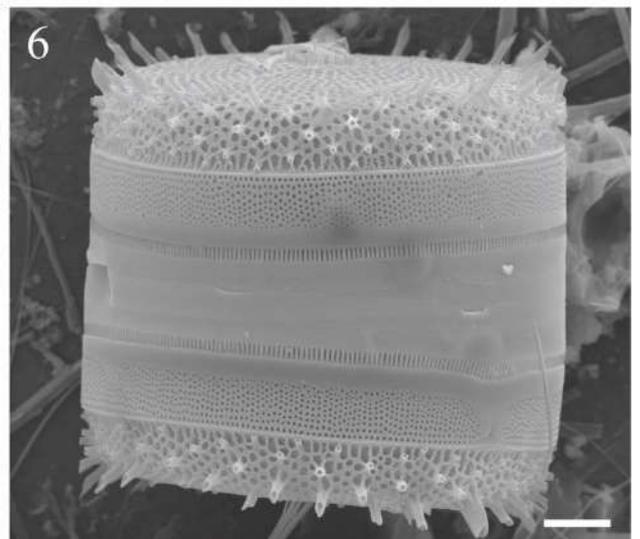
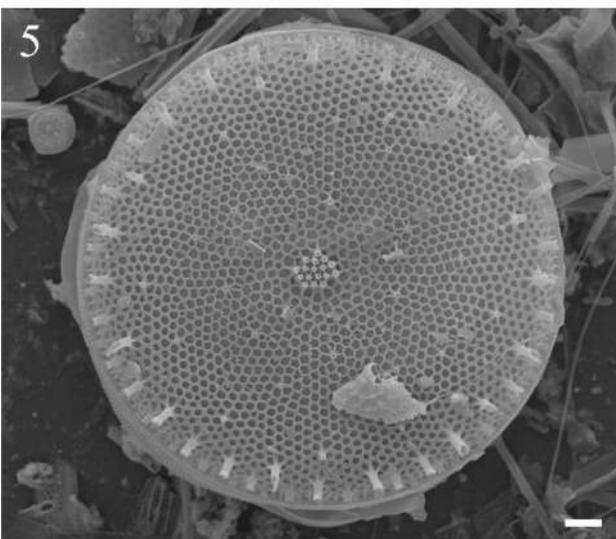
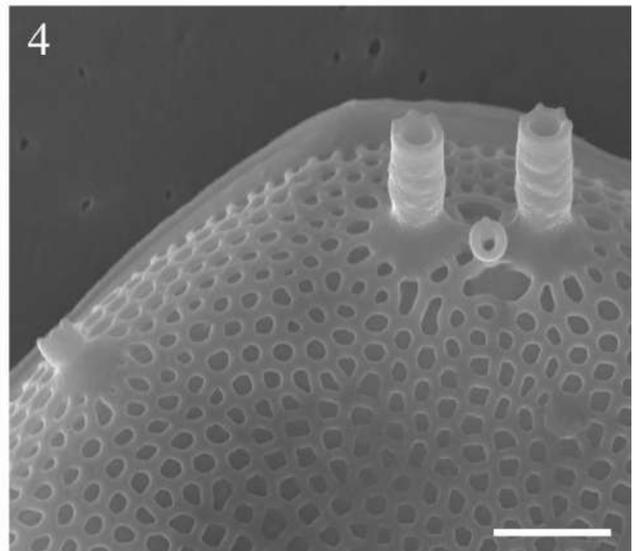
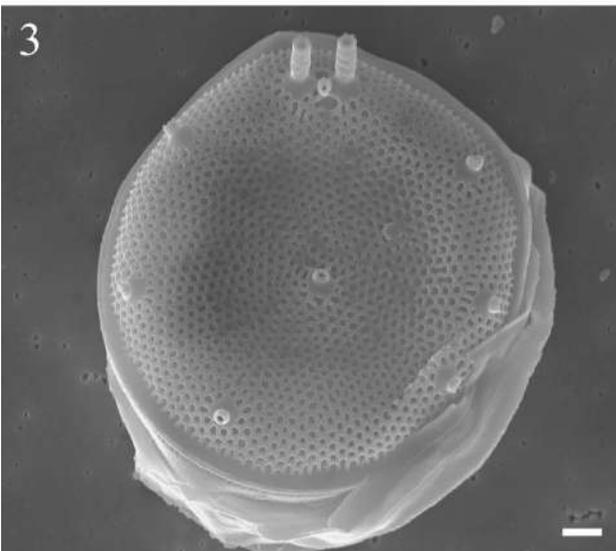
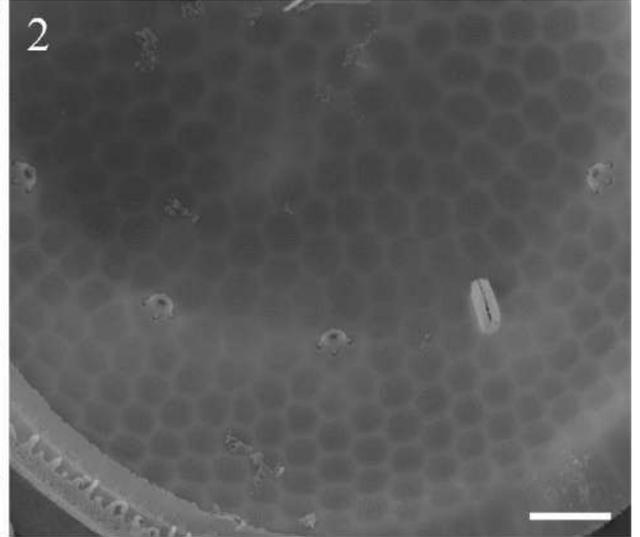
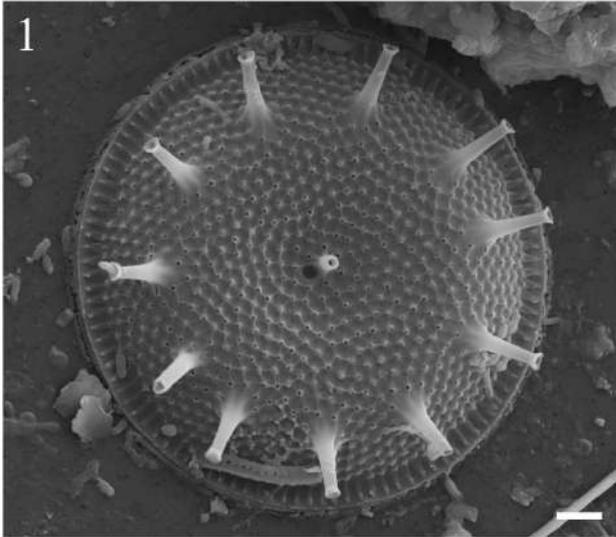


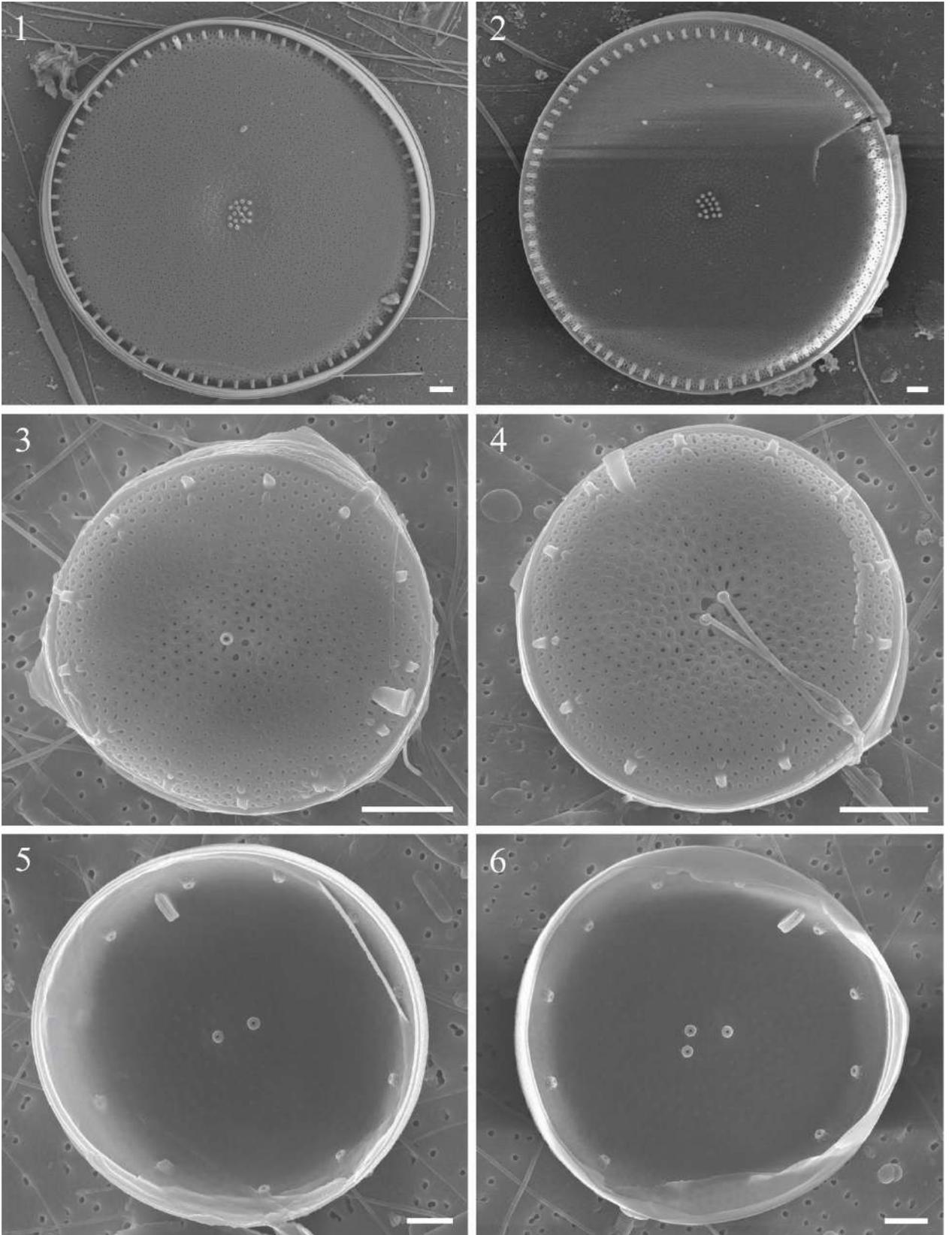


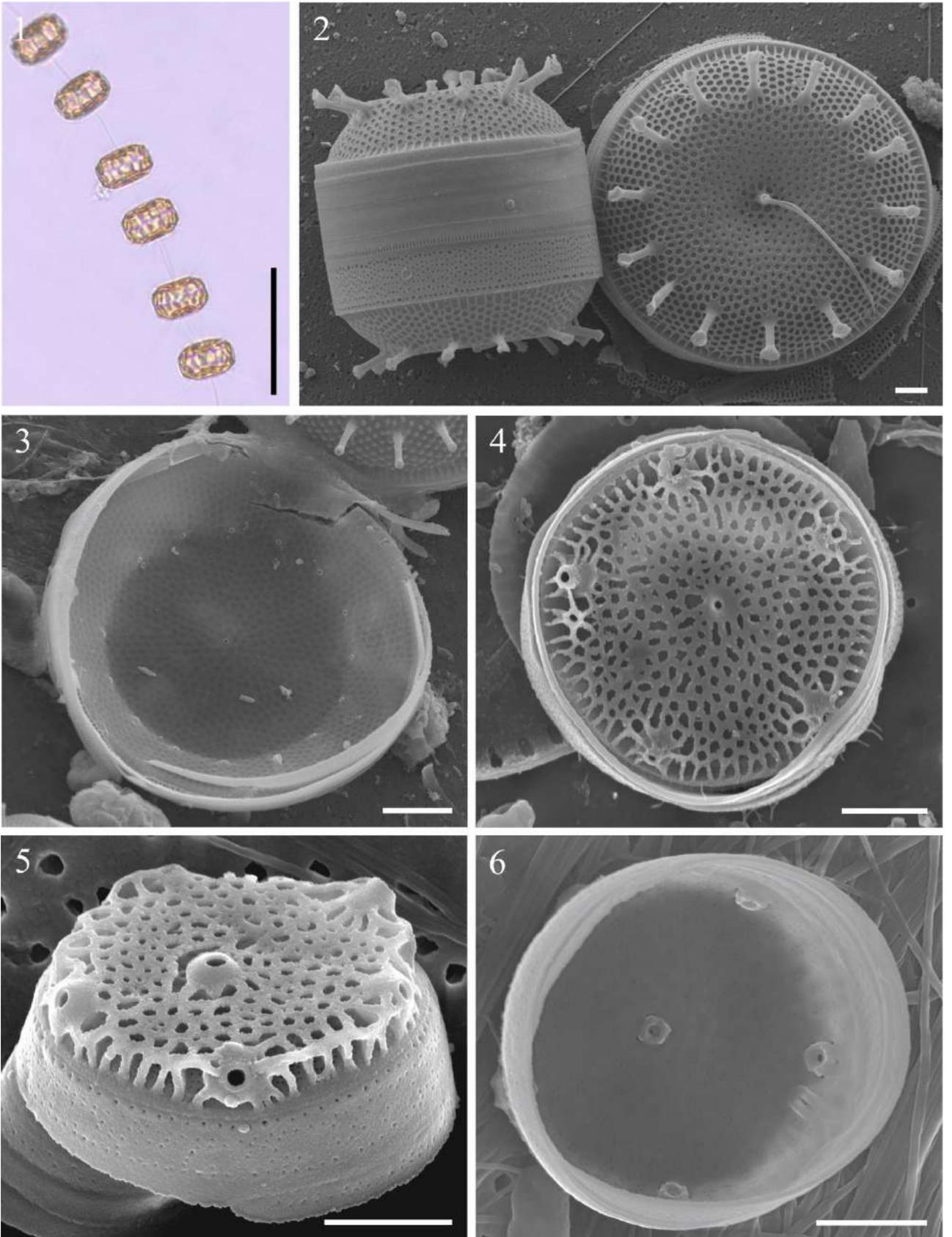


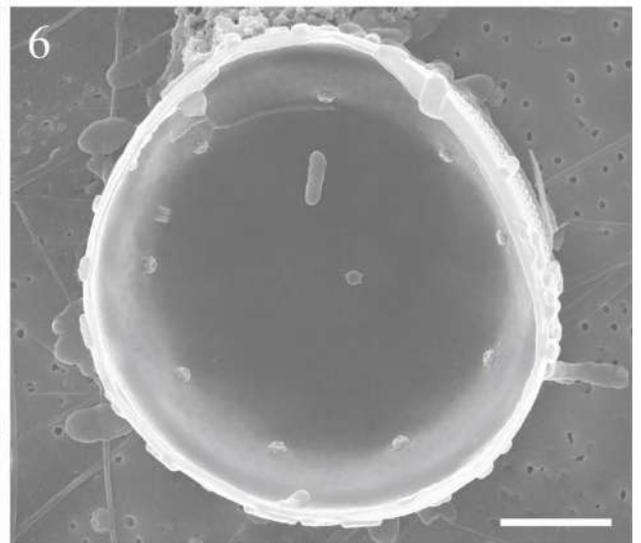
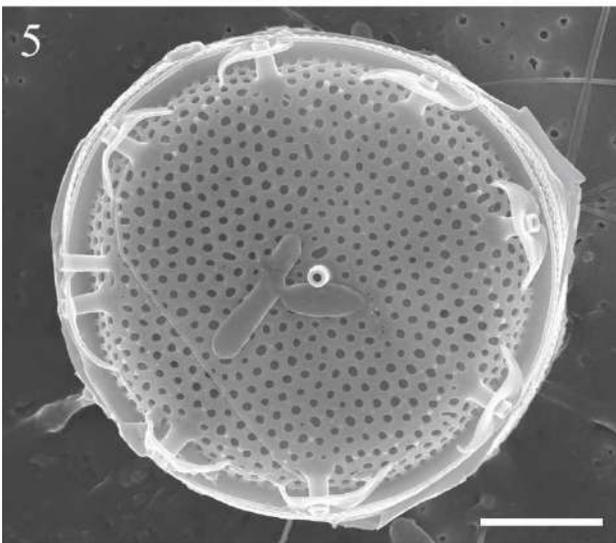
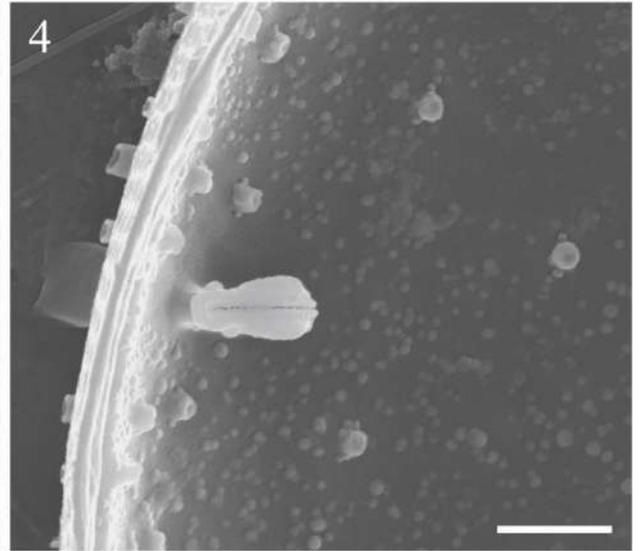
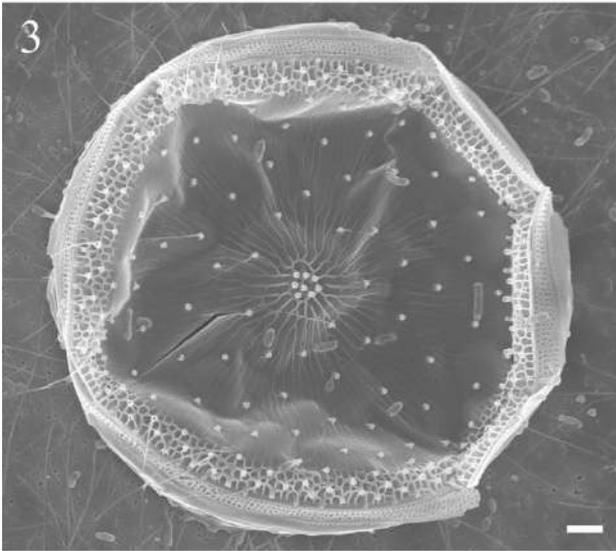
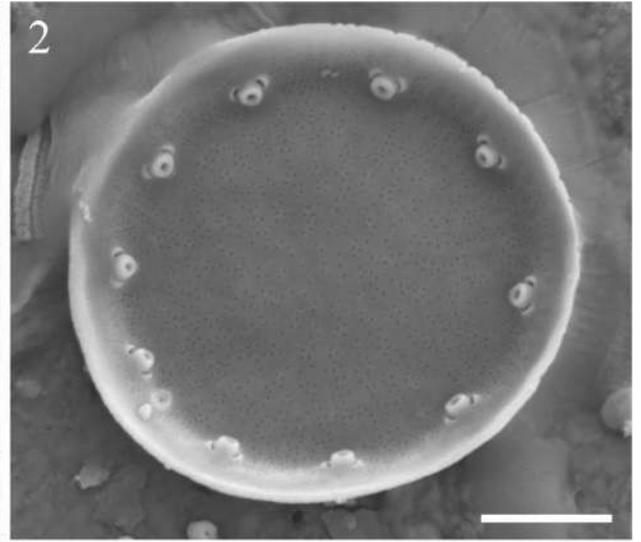
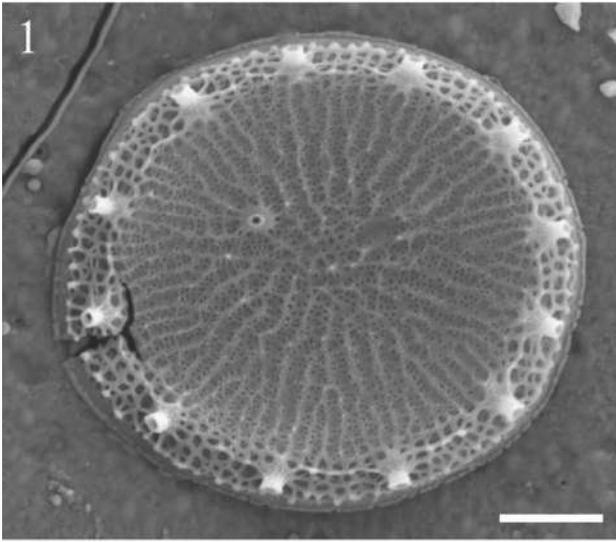


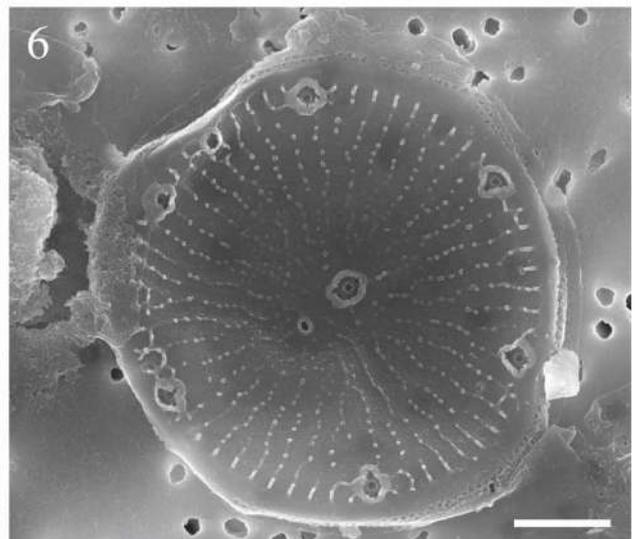
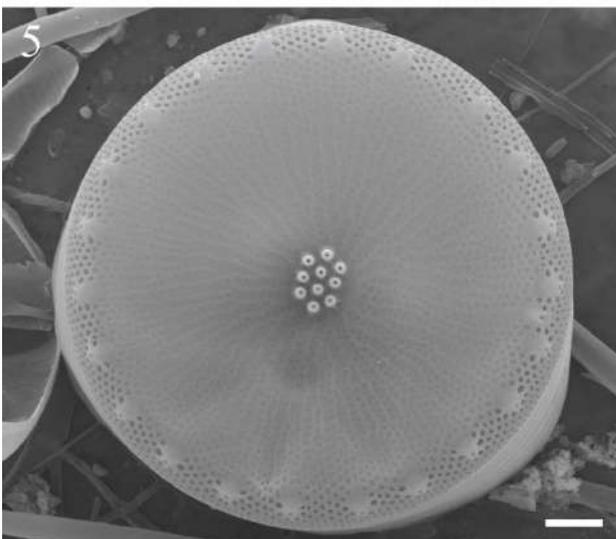
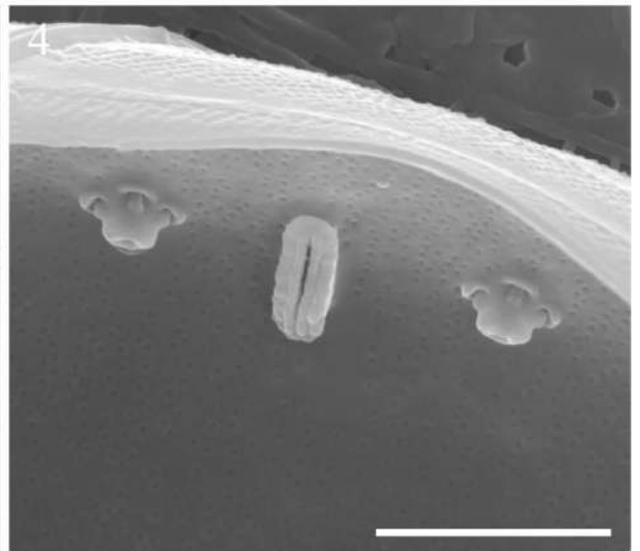
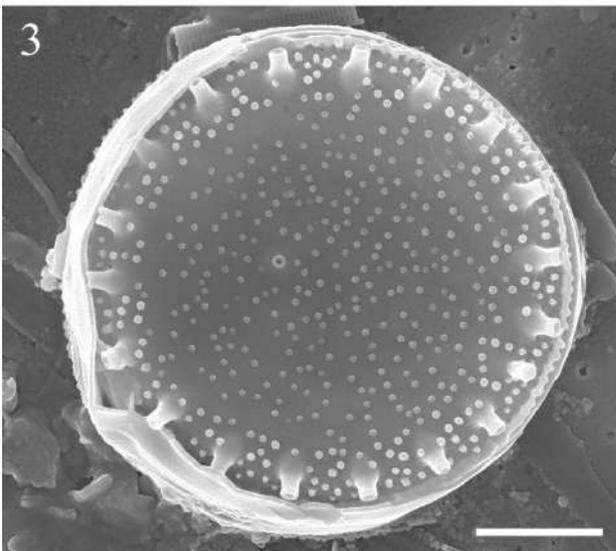
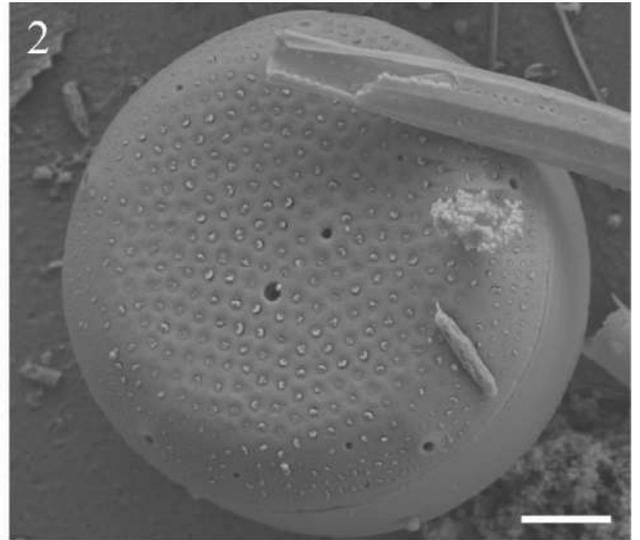
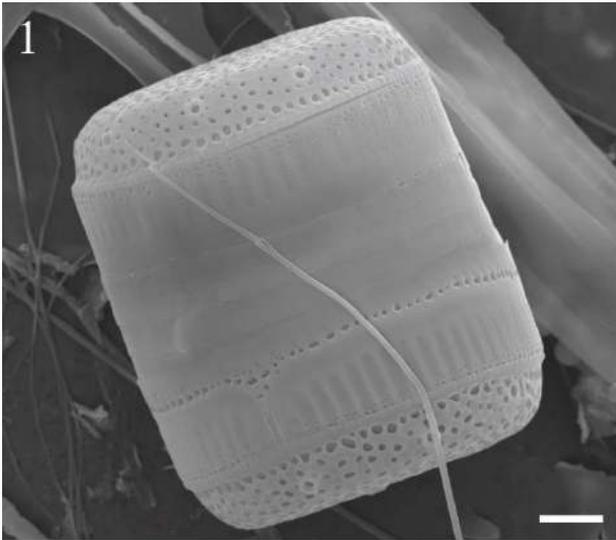












Подписи к приложениям с фототаблицами.

Приложение В. Способы образования колоний.

1, 2 – цепочки образуются путем соединения клеток тонким тяжом (1 – *Thalassiosira pacifica*, 2 – *Thalassiosira minima*), 3 – цепочка образуется путем соединения клеток одним толстым тяжом (*Thalassiosira gravida*), 4 – цепочка образуется путем соединения клеток несколькими тонкими тяжами (*Thalassiosira anguste-lineata*), 5 – одиночные клетки (*Thalassiosira tenera*), 6 – колония, образованная клетками, заключенными в слизь (*Thalassiosira pseudonana*), 7 – клетки плотно соединяются друг с другом выростами с опорами (*Thalassiosira tenera*). 1–7 – СМ. Масштаб, мкм: 1, 2 – 30; 3, 4, 7 – 20; 5, 6 – 40.

Приложение Г. Перфорация створки.

1 – радиальное расположение ареол (*Thalassiosira nordenskioldii*), 2 – тангенциальное расположение ареол (*Thalassiosira favosa*), 3 – линейное расположение ареол (*Thalassiosira tenera*), 4 – пучковатое расположение ареол (*Thalassiosira aestivalis*), 5 – радиальное с дихотомическим разветвлением (*Thalassiosira pseudonana*), 6 – расположение пор на кривбруме (*Thalassiosira minima*). 1–5 – СЭМ, 6 – ТЭМ. Масштаб, мкм: 1, 3, 4, 6 – 2; 2, 5 – 1.

Приложение Д. Выросты с опорами.

1 – расположение выростов с опорами по всей створке, выросты в виде коротких и длинных трубочек (*Thalassiosira gravida*), 2 – трубка выроста с опорами, состоящая из двух трубочек, вложенных одна в другую (*Thalassiosira nordenskioldii*), 3 – краевые выросты, имеющие длинные трубки на внутренней части створки (*Shionodiscus sp.*), 4 – различное число сателлитных пор на внутренней стороне створки у выростов с опорами (4 – *Thalassiosira sp.*, 5 – *Thalassiosira lundiana*, 6 – *Thalassiosira allenii* var. *allenii*). 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–5 – 2; 6 – 1.

Приложение Е. Центральный вырост с опорами.

1 – центральный вырост отсутствует (*Thalassiosira pseudonana*), 2 – центральный вырост в центре, окруженный вытянутыми ареолами (*Thalassiosira allenii* var. *allenii*), два центральных выроста, смещенных от центра (*Thalassiosira minima*), 4 – центральные выросты образуют кольцо (*Thalassiosira anguste-lineata*), 5 – центральные выросты образуют пучок (*Thalassiosira gravida*), 6 – трубка центрального выроста не выходит за поверхность створки (*Thalassiosira tenera*). 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1 – 1; 2–6 – 2.

Приложение Ж. Краевые выросты с опорами.

1 – краевые выросты, расположенные на границе с загибом (*Thalassiosira nordenskioldii*), краевые выросты, расположенные по всей створке (*Thalassiosira rotula*), 3 – краевые выросты в шахматном порядке (*Thalassiosira gravida*), 4 – 6 – наружная трубка краевого выроста короткая; со скошенным краем; с шипообразными выростами (4 – *Thalassiosira oceanica*, 5 – *Thalassiosira allenii* var. *allenii*, 6 – *Thalassiosira anguste-lineata*). 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–3, 5, 6 – 2; 4 – 1.

Приложение И. Двугубый вырост.

1 – трубка, пронизывающая створку насквозь (*Thalassiosira minima*), 2 – 5 – трубка двугубого выроста длиннее, короче или равна величине трубок краевых выростов с опорами, располагается в одном кольце с краевыми либо отступя к центру или краю створки (2 – *Thalassiosira minicosmica*, 3 – *Thalassiosira tenera*, 4 – *Thalassiosira nordenskioldii*, 5 – *Thalassiosira binata*), 6 – внутренняя часть двугубого выроста (*Thalassiosira allenii* var. *allenii*). 1 – ТЭМ, 2–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1, 6 – 1; 2–5 – 2.

Приложение К. Дополнительные элементы створки и поясковая зона.

1, 2 – кремниевые гранулы (1 – *Thalassiosira allenii* var. *allenii*, 2 – *Thalassiosira anguste-lineata*), 3 – замкнутый вырост (*Thalassiosira lundiana*), 4 – кремниевые шипы (*Thalassiosira* sp.), 5, 6 – структура вальвокопулы (vc), копулы (c), вставочных ободков (p1, p2) (5 – *Thalassiosira lundiana*, 6 – *Thalassiosira* sp.). 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–6 – 1.

Приложение Л. *Thalassiosira allenii* var. *allenii* (1–5); *Thalassiosira allenii* var. *striata* (6–8).

1 – цепочка из четырех клеток, 2 – створка, покрытая кремниевыми гранулами, ареолы в тангенциальных рядах, центральный вырост окружен шестью вытянутыми ареолами, 3 – форамены ареол с пальцевидными выростами, 4 – внутренняя сторона створки, 5 – структура пояска; 6 – цепочки из двух клеток, 7 – створка, покрытая кремниевыми гранулами, ареолы в тангенциальных рядах, центральный вырост с прилегающей крупной ареолой, широкий гиалиновый край, 8 – структура пояска. 1, 6 – СМ, 2–5, 7, 8 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1, 6 – 20; 2, 4, 5, 7 – 2; 3, 8 – 1.

Приложение М. *Thalassiosira anguste-lineata* (1–4); *Thalassiosira favosa* (5–7).

1 – цепочки клеток, 2 – общий вид створки с ареолами в тангенциальных рядах, 3 – внутренняя поверхность створки, 4 – часть створки, показывающий краевые выросты, двугубый вырост; 5 – общий вид створки с ареолами в тангенциальных рядах, центральный вырост с шестью вытянутыми ареолами, 6 – структура пояска, 7 – внутренняя поверхность створки. 1 – СМ, 2–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1 – 40; 2–7 – 2.

Приложение Н. *Thalassiosira hispida* (1, 2); *Thalassiosira levanderi* (3, 4); *Thalassiosira pacifica* (5, 6).

1 – общий вид створки с ареолами в тангенциальных рядах, 2 – внутренняя часть створки; 3, 4 – различные створки с ареолами в тангенциальных рядах; 5 – общий вид створки, 6 – внутренняя часть створки. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–6 – 2.

Приложение П. *Thalassiosira tenera*.

1 – одиночные клетки с множеством хлоропластов, 2 – колония из двух клеток, 3 – колония из трех клеток, 4 – колония из четырех клеток, 5 – структура створки с ареолами в прямых рядах, центральная пора прикрыта кремнеземным слоем, 6 – структура створки, центральный вырост не выходит за поверхность створки. 1, 2 – СМ, 3–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1, 2 – 20; 3–6 – 2.

Приложение Р. *Thalassiosira tenera*.

1 – крибрум, 2 – створка, полностью покрытая гранулами, 3 – внутренняя поверхность створки, центральный вырост с тремя сателлитными порами, 4 – внутренняя поверхность створки, центральный вырост с четырьмя сателлитными порами, 5 – створка клетки с большой центральной порой, 6 – створка клетки с краевым выростом, не возвышающимся над поверхностью створки. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1, 3, 4 – 1; 2, 5, 6 – 2.

Приложение С. *Thalassiosira tenera*.

1 – часть створки клетки, показывающая форму краевых выростов, 2 – часть створки клетки, показывающая форму двугубого выроста, 3 – створка клетки с двугубым выростом, возвышающийся над поверхностью, 4 – створка клетки с низким загибом со структурой из 1–3 рядов мелких пор и ребер, 5 – волнистая по краю поверхность створки, 6 – створка со стороны пояса. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1, 2 – 1; 3–6 – 2.

Приложение Т. *Thalassiosira aestivalis* (1); *Thalassiosira lundiana* (2–5); *Thalassiosira minicosmica* (6).

1 – общий вид створки с ареолами, образующими отчетливые пучки; 2, 3 – различные створки клетки с ареолами в радиальных пучках, 4 – внутренняя поверхность створки, 5 – структура пояса; 6 – общий вид створки с пучковатым расположением ареол. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–6 – 2.

Приложение У. *Thalassiosira ordinaria* (1–4); *Thalassiosira wongii* (5, 6).

1, 2 – различные створки, 3 – внутренняя поверхность створки, 4 – часть створки, показывающая форму краевых и двугубого выростов; 5 – створка с ареолами в не отчетливых пучках, 6 – часть створки, показывающая форму краевых и двугубого выростов. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–5 – 2; 6 – 1.

Приложение Ф. *Thalassiosira binata* (1, 2); *Thalassiosira conferta* (3, 4); *Thalassiosira gravida* (5, 6).

1 – общий вид створки с большой центральной ареолой, 2 – внутренняя часть створки; 3 – поверхность створки с ареолами в радиальных рядах, 4 – часть створки, показывающая форму краевых и двугубого выростов; 5 – поверхность створки с ареолами в радиальных рядах, 6 – поясковая зона. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1 – 3; 2–6 – 2.

Приложение Х. *Thalassiosira hyalina* (1, 2); *Thalassiosira minima* (3–6).

1, 2 – различные створки с радиальной ареоляцией; 3, 4 – различные створки с одним и двумя центральными выростами, 5, 6 – различные створки с внутренней стороны. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–4 – 2; 5, 6 – 1.

Приложение Ц. *Thalassiosira nordenskioldii* (1–3); *Thalassiosira oceanica* (4–6).

1 – цепочка, 2 – общий вид створки с ареолами в радиальных рядах и вид клетки с пояска, 3 – внутренняя поверхность створки; 4 – общий вид створки с ареолами в радиальных рядах, 5 – поясковая зона, 6 – внутренняя поверхность створки. 1 – СМ, 2–6 – 6 СЭМ. Масштаб, мкм: 1–4 – 2; 5, 6 – 1.

Приложение Ш. *Thalassiosira pseudonana* (1, 2); *Thalassiosira rotula* (3, 4); *Thalassiosira tealata* (5, 6).

1 – общий вид створки с радиальными ребрами, 2 – внутренняя поверхность створки; 3 – общий вид створки с радиальными ребрами, 4 – внутренняя поверхность створки; 5 – общий вид створки со структурой из ареол в

радиальных рядах, 6 – внутренняя часть створки. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–6 – 2.

Приложение Щ. *Shionodiscus oestrupii* var. *venrickae* (1); *Shionodiscus perpusillus* (2); *Conticribra guillardii* (3, 4); *Bacterosira constricta* (5); *Minidiscus spinulatus* (6).

1 – поясковая зона; 2 – общий вид створки; 3 – общий вид створки, 4 – внутренняя поверхность створки; 5 – общий вид створки; 6 – общий вид створки. 1–6 – СЭМ. Масштаб, мкм: 1–6 – 2.

Таблица – Корреляционная матрица доминирующих видов *Thalassiosira* и гидрохимических параметров воды на станции в б. Парис в период исследования 2016–2018 гг

| Таксон | t | S | 2016 | | | | | Dsi | DIN |
|--|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|-----|-----|
| | | | DOP | DIP | COD | Dsi | DIN | | |
| <i>Thalassiosira aestivalis</i> | -0,2329 | 0,19206 | -0,21478 | -0,245 | -0,19406 | -0,32687 | -0,21186 | | |
| <i>Thalassiosira anguste-lineata</i> | -0,3274 | 0,34469 | 0,78006 | 0,83776 | -0,38468 | 0,07959 | 0,59838 | | |
| <i>Thalassiosira lundiana</i> | 0,80494 | -0,9034 | -0,35854 | -0,27059 | 0,68708 | 0,8901 | -0,48288 | | |
| <i>Thalassiosira minima</i> | -0,2024 | 0,09218 | -0,21478 | -0,27059 | -0,31994 | -0,27266 | 0,40614 | | |
| <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> | -0,3898 | 0,36484 | -0,01370 | -0,05855 | -0,33866 | -0,34809 | -0,24045 | | |
| <i>Thalassiosira pseudonana</i> | -0,2278 | 0,21783 | -0,35854 | -0,29532 | -0,257 | -0,21274 | -0,19394 | | |
| <i>Thalassiosira tenera</i> | -0,6212 | 0,6145 | -0,36905 | -0,40138 | 0,14395 | -0,58940 | -0,37090 | | |
| Таксон | t | S | 2017 | | | | | Dsi | DIN |
| | | | DOP | DIP | COD | Dsi | DIN | | |
| <i>Thalassiosira allenii</i> var. <i>allenii</i> | -0,00964 | -0,10880 | -0,00853 | -0,25199 | -0,32312 | -0,08294 | -0,01261 | | |
| <i>Thalassiosira lundiana</i> | 0,73479 | -0,61405 | -0,40670 | -0,13968 | 0,80144 | 0,11261 | -0,27757 | | |
| <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> | -0,12303 | -0,04135 | -0,12853 | -0,16614 | 0,02844 | 0,02014 | -0,06468 | | |
| <i>Thalassiosira ordinaria</i> | -0,27077 | 0,26941 | 0,74286 | 0,76320 | -0,16550 | 0,28756 | 0,90499 | | |
| <i>Thalassiosira rotula</i> | 0,42424 | -0,39375 | -0,21717 | -0,23254 | 0,22854 | 0,75701 | -0,20961 | | |
| <i>Thalassiosira tenera</i> | -0,51146 | 0,53570 | 0,00877 | -0,10348 | -0,41892 | -0,68476 | -0,25897 | | |

| 2018 | | | | | | | | | |
|--|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------|--|--|
| Таксон | t | S | DOP | DIP | COD | Dsi | DIN | | |
| <i>Thalassiosira allenii</i> var. <i>allenii</i> | 0,50373 | -0,29251 | -0,37276 | -0,34202 | 0,29037 | -0,04734 | 0,13552 | | |
| <i>Thalassiosira binata</i> | -0,04962 | 0,13968 | -0,16058 | 0,13744 | -0,11871 | -0,05943 | -0,19427 | | |
| <i>Thalassiosira gravida</i> | -0,28710 | 0,30221 | 0,19611 | 0,65487 | -0,25837 | -0,12467 | -0,17967 | | |
| <i>Thalassiosira lundiana</i> | 0,69805 | -0,71927 | 0,54008 | -0,56055 | 0,78151 | 0,90221 | -0,25598 | | |
| <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> | -0,52768 | 0,28262 | -0,08179 | 0,29449 | -0,27014 | -0,39343 | 0,10235 | | |
| <i>Thalassiosira tenera</i> | -0,68932 | 0,71123 | -0,22260 | -0,09588 | -0,44662 | -0,70230 | -0,04286 | | |