

С. И. Генкал<sup>1</sup>  
М. В. Черепанова<sup>2</sup>

S. I. Genkal  
M. V. Cherepanova

НОВАЯ РАЗНОВИДНОСТЬ STEPHANODISCUS NIAGARAE  
(BACILLARIOPHYTA) ИЗ ОЗЕРНОГО ДИАТОМИТА  
ОСТРОВА КУНАШИР (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

A NEW VARIETY OF STEPHANODISCUS NIAGARAE  
(BACILLARIOPHYTA) FROM LAKE DIATOMITE  
OF THE KUNASHIR ISLAND (KURIL ISLANDS)

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
152742, Ярославская обл. Некоузский р-н, пос. Борок  
genkal@ibiw.yaroslavl.ru

<sup>2</sup> Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, д. 159

Изучена морфология створки формы из озера Кунашир, которая была ранее идентифицирована как *Stephanodiscus niagarae*. Выявлена изменчивость основных диагностических признаков: диаметра створки и высоты ее загиба, числа штрихов и ареол в 10 мкм, структуры и расположения выростов с опорами на створке и ее загибе, строения и расположения двугубых выростов. Показано, что кунаширская форма отличается от типовой *S. niagarae* по расположению краевых выростов, что послужило основанием для описания новой разновидности *S. niagarae* — var. *puzanoviana*.

**Ключевые слова:** диатомит, *Bacillariophyta*, *Stephanodiscus niagarae* var. *puzanoviana* var. nov., остров Кунашир.

The valve morphology of a form identified as *Stephanodiscus niagarae* from diatomites of Kunashir Island has been studied. Variability of the main diagnostic features has been determined, namely the valve diameter and the mantle height, the number of striae and areolae in 10 μm, structure and location of processes with satellite pores on the valve face and its mantle, structure and location of rimoportulae. It is shown that the Kunashir form differs from the type of *S. niagarae* in location of fuloportulae that gives us grounds for description of a new variety of *Stephanodiscus niagarae*, var. *puzanoviana*.

**Keywords:** diatomite, *Bacillariophyta*, *Stephanodiscus niagarae* var. *puzanoviana*, Kunashir Island.

*Stephanodiscus niagarae* Ehrenberg относится к редким видам. На территории России он указывается для планктона Онежского озера (Определитель..., 1951; Давыдова, 1985; Козыренко и др., 1992). В этом же озере он обнаружен в поверхностном слое осадков и голоценовых отложениях (Давыдова, 1985). Наши электронно-микроскопические исследования (СЭМ) показали, что крупноразмерная фор-

ма *Stephanodiscus* из Онежского озера, хотя и имеет сходную с *S. niagarae* морфологию, но относится к другому виду — *S. neoastraea* (С. И. Генкал, неопубл.). Находки *S. niagarae* в отложениях разного возраста требуют, по нашему мнению, исследования морфологии панциря с использованием современных методов и с учетом новых данных об элементах ультраструктуры створки, поскольку широкое распространение в водоемах России имеет другой сходный по морфологии вид — *S. neoastraea* (Генкал, 2005). *S. niagarae* был определен С. П. Озорниной (1993) в отложениях эоплейстоцена – позднего плейстоцена Центральной Камчатской депрессии. Но фотографии створок вида из этих отложений, выполненные в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) (Козыренко и др., 1992: табл. 12, 2, 3), не позволяют точно идентифицировать изображенные на них формы, поскольку на них невозможно рассмотреть расположение и строение центральных и краевых выростов с опорами. Н. Н. Давыдова (1985) отмечала также редкие находки *S. niagarae* в поверхностных осадках Белого озера и в отложениях, формировавшихся в атлантическую и бореальную фазы голоцена в Ладожском озере. Описанный нами из фитопланктона Белого озера отличный от *S. niagarae* вид *S. maximus* (Генкал, 1997), найденный также в фитопланктоне Ладожского озера (Генкал, Трифонова, 2001, 2003), позднее был сведен в синонимичку к *S. neoastraea* (Генкал, 2005).

В диатомите на мысе Пузанова на о. Кунашир *S. niagarae* был изучен М. В. Черепановой и Т. А. Гребенниковой (2001). Диатомовые водоросли из этих отложений исследовались только в световом микроскопе (СМ). Для более детальной характеристики диатомита авторами проводились измерения диаметра створок порообразующих таксонов, к которым относится и *S. niagarae*. Необходимо отметить, что возраст данного диатомита до исследований, проведенных этими авторами, датировался серединой позднего плейстоцена (Пушкарь и др., 1998). На основе сравнения изученной флоры с плиоценовыми и раннеплейстоценовыми флорами Камчатки и Армении М. В. Черепановой и Т. А. Гребенниковой было сделано предположение, что возраст пузановского диатомита — среднеплейстоценовый. В 2000 г. была опубликована статья Н. Tanaka (2000), в которой он описал новый вид *Stephanodiscus komoroensis* из озерных позднеплейстоценовых осадков Центральной Японии, относящихся к формации Урюзаки (Uryuzaka Formation). При этом он отмечал, что предшественниками в этих отложениях указывался только *S. niagarae*.

Еще один новый вид — *Stephanodiscus miyagiensis* — описан Н. Танака, Т. Nagumo (2006) из плейстоценовых осадков формации Оникобе (Onikobe Formation). И вновь, W. Ichikawa (1955), впервые изучивший диатомовые из отложений этой формации, определил только один вид — *S. niagarae*. Вместе с тем, ряд авторов (Kobayasi et al., 1985; Yang, Duthi, 1993) указывают на морфологическую вариабельность створок видов *Stephanodiscus* как реакцию на различные экологические условия. Кроме того, наблюдаются морфологические вариации и на различных стадиях жизненного цикла, например, у *S. hantzschii* Grunow (Kling, 1992). Данные, полученные исследователями рода *Stephanodiscus*, и определили цель настоящего исследования — детальное изучение морфологических особенностей створок формы, отнесенной к *Stephanodiscus niagarae*, и уточнение ее систематического положения.

В одной из первых отечественных систематических сводок имеется краткий диагноз этого вида и рисунок Ван Гейрка (Определитель..., 1951: рис. 57, 4). Более подробный диагноз с оригинальными иллюстрациями по материалам из среднеплейстоценовых отложений Белоруссии (СМ) и эоплейстоценовых — верхнеплейстоценовых толщ Центральной Камчатской депрессии (СЭМ) приводят Т. Ф. Козыренко с соавт. (1992: табл. 12, 1–3). Результаты подробного изучения морфологии *S. niagarae* на основе световой и электронной микроскопии освещены в серии работ Е. Theriot (Theriot, Stoermer, 1981, 1984a, b, 1986; Theriot, 1987; Theriot et al., 1988), а также других зарубежных исследователей (Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, Meyer, 1994; Håkansson, 2002).

Материалом для наших исследований послужила проба из разреза (Pn7) диатомита мощностью 10 м, вскрытого на глубине 10 м от поверхности 70-метрового берегового обрыва около мыса Пузанова. Видимая протяженность линзы 50 м. Диатомит залегает на синевато-серых тонкослоистых алевролитах морского генезиса. Диатомовые отложения перекрыты тефрой с золовой супесью и почвой мощностью до 8 м. Экологическая структура изученных в диатомите палеосообществ соответствует глубокому пресному озеру большой площади с развитой литоралью. На основе выявленного доминирования планктонных видов можно говорить, что глубины водоема на протяжении всего времени образования диатомита были относительно большими (более 10 м). Присутствие и высокое разнообразие эпифитов *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *C. neodiminuta*, *Epithemia*

*adnata* свидетельствуют о существовании в литоральной зоне озера богатой водной растительности. Водоем отличался пониженной кислотностью, невысоким содержанием солей и имел высокую степень эвтрофности (Черепанова, Гребенникова, 2001).

Техническая обработка образцов осуществлялась по общепринятой методике (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью светового микроскопа Axioskop 40 Carl Zeiss (фотографирование проводилось с помощью камеры Axion Cam Zeiss, обработка и анализ изображения с помощью модульной системы Axion Vision 3.0) и СЭМ — Carl Zeiss EVO 40 и JSM-25S.

В исследованной выборке диаметр створки варьирует от 32 до 51 мкм, что соответствует литературным данным (табл. 1). По данным М. В. Черепановой и Т. А. Гребенниковой (2001), диапазоны изменчивости этого признака в выделенных четырех палеосообществах из пузановского диатомита: 26–57, 21–46, 23–56, 21–53 мкм — также сходны с полученными нами результатами. Минимальное значение диаметра створки по диагнозу (Определитель..., 1951) составляет 15 мкм. Возможно, в данном случае имеет место путаница в определении со сходным по морфологии *Stephanodiscus astraea* (Ehrenberg) Grunow, что отмечали и другие исследователи (Theriot, Stoermer, 1981). В настоящее время в России большинство изученных с помощью СЭМ крупноразмерных форм, которые имеют такой же общий абрис, как и *S. niagarae*, относят к *Stephanodiscus neoastraea* Håkansson et Nickel, 1986 (Генкал, 2005). Близкий к вышеуказанному диапазон изменчивости диаметра створки приводится для *S. niagarae* из отложений Китая (16–46 мкм; Theriot et al., 1988). Вместе с тем, приведенные последними авторами микрофотографии (СЭМ) свидетельствуют о гетеротопном расположении центральных выростов (Theriot et al., 1988: figs 6, 7), что не характерно для *S. niagarae*, и, возможно, форма из отложений Китая относится к другому таксону (? *S. neoastraea*).

Высота загиба створки в исследованной выборке варьирует от 2.1 мкм до 6.4 мкм, что совпадает с литературными данными (табл. 1, 2).

Диапазон изменчивости числа штрихов на створке в 10 мкм в нашем материале (4–6) также соответствует описанию (табл. 1). В некоторых систематических сводках (Определитель..., 1951) для этого признака приводится значение 10, что значительно отличается от других литературных данных (табл. 1, 2) и близко к таковому для *S. neoastraea* (Генкал, 2005).

Таблица 1

Морфологические признаки *Stephanodiscus niagarae* по литературным данным

Признаки	Huber-Pestalozzi, 1942	Определитель..., 1951	Theriot, Stoermer, 1981	Theriot, Stoermer, 1984a	Håkansson, Kling, 1989	Håkansson, Meyer, 1994	Håkansson, 2002	Козыренко и др., 1992
Диаметр створки, мкм	30–135	15–55	35–100	21.3–70.7	30–64	25–135	25–90(135)	26–90
Высота загиба створки, мкм				1.3–4.6*	4.0–5.6			3–5
Число штрихов в 10 мкм	5–6	10	4.2–6.3		6–7**	5–7	5–7	5–7
Рядность штрихов		2–3	2 или больше	2	2–3	2–3	2–3	2, редко 3
Число ареол в 10 мкм	12–14		10–15.5	11.5–20*	14–16**			12–30
Число выростов с опорами на створке			2–9	0–14	4–9**	несколько	несколько	1 – несколько
Число опор у краевых выростов			3		3	3	3	3
Число двугубых выростов на створке				1–13	1 – несколько	1 – несколько	1 – несколько	до 7

Примечание. \* — средние значения признака; \*\* — подсчитано по микрофотографиям.

Морфологические особенности популяций *Stephanodiscus niagarae*

Признаки	Theriot, Stoermer, 1981 <sup>1</sup>						Theriot et al., 1988 <sup>2</sup>	Håkansson, Kling, 1989	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Диаметр створки, мкм	$\frac{73-100^*}{86}$	$\frac{60-75^*}{68}$	$\frac{42-70^*}{60}$	$\frac{51-60^*}{55}$	$\frac{36-50^*}{43}$	$\frac{43-52^*}{46}$	$\frac{16-46}{30.64}$	30-64	25-45
Высота загиба створки, мкм							$\frac{1.2-2.9}{1.99}$	4.0-4.5	4.3-5.6
Число штрихов в 10 мкм	4.7**	4.6**	4.3**	4.3**	5.2**	6.3**			
Рядность штрихов	2.4**	2.3**	2.8**	2.7**	2.9**	2.4**			
Число ареол в 10 мкм	10**	11.3**	12.5**	11.3**	14.1**	15.4**	$\frac{10-20}{16.46}$		
Число центральных выростов	2-9						$\frac{1-10}{4.67}$		
Число опор у центральных выростов	2						2-3	2, иногда 3	
Число опор у краевых выростов	3						3		
Число двугубых выростов	3-7						$\frac{2-5}{2.96}$	1 – несколько	

Примечание. 1 — оз. Западное Окобее, 2 — Ниагарский водопад, 3 — оз. Эри, отложения с глубины 6 см, 4 — оз. Эри, отложения с глубины 20 см, 5 — оз. Мичиган, 6 — оз. Гурон, 7 — отложения (Китай), 8 — Красная река (Канада), 9 — оз. Южное Индейское (Канада). \* — согласно измерениям (Theriot, Stoermer, 1981: fig. 24; размах и среднее арифметическое значение), \*\* — согласно измерениям (Theriot, Stoermer, 1981: figs. 22, 23; среднее арифметическое значение). <sup>1</sup> — измерения и подсчеты проведены на 36 створках; <sup>2</sup> — в числителе размах признака, в знаменателе среднее арифметическое значение.

Рядность штрихов в исследованной выборке постоянна — 2, иногда 3 — и совпадает с литературными данными (табл. 1, 2).

Число ареол в 10 мкм штриха в кунаширском материале варьирует от 12 до 16 и также соответствует опубликованным значениям (табл. 1, 2). Т. Ф. Козыренко с соавт. (1992) приводят максимальное значение числа ареол в 10 мкм, значительно отличающееся от известных данных (табл. 1, 2), что, вероятно, требует уточнения.

В исследованной выборке на створке число центральных выростов изменяется от 1 до 12, а число опор у них остается постоянным — 2, редко 3, что совпадает с данными других исследователей (табл. 1, 2). Обычно они располагаются в виде кольца по краю выпуклой или вогнутой части створки (Håkansson, Locker, 1981; Theriot, Stoermer, 1981; Håkansson, Meyer, 1994), но иногда на створках с вогнутым центром они расположены в виде группы ближе к центру створки (Håkansson, Kling, 1989; Theriot et al., 1988), как в кунаширском материале (рис. 1, 4, 6).

Расположение краевых выростов с опорами имеет важное значение для дифференциации сходных по морфологии *S. niagarae* и *S. neoastraea* (Генкал, 2005). Для первого характерно их расположение под каждым шипом в средней части загиба створки на расстоянии  $\frac{1}{2}$  высоты загиба или ближе к краю створки, хотя в ископаемом материале из Китая на створках *S. niagarae* выросты встречались сразу ниже шипов (Theriot et al., 1988). В выборке из диатомитов о. Кунашир краевые выросты располагались также под каждым шипом на загибе створки, но на расстоянии  $\frac{1}{3}$  высоты загиба или ближе к лицевой части створки (рис. 1, 1–4, 7, 8; 2, 1). С внутренней поверхности они имеют характерную для этого вида длинную центральную трубку, окруженную 3 опорами (рис. 2, 6), а с внешней представляют собой короткую трубку (рис. 1, 7, 8; 2, 1, 8). Такие же особенности расположения и строения краевых выростов наблюдали и другие исследователи (Theriot, Stoermer, 1981, 1986; Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, Meyer, 1994; Håkansson, 2002).

Данные о числе двугубых выростов в исследованной выборке (1–3) совпадают с литературными (табл. 1, 2). Отмечена тенденция: с увеличением диаметра створки их количество также изменяется в большую сторону. Аналогичная закономерность установлена и для других представителей центрических диатомовых водорослей с варьирующим числом двугубых выростов (Kiss et al., 1996). С наружной поверхности выросты представляют собой конусообразную труб-

ку (рис. 2, 4, 5, 7), располагаются в одном ряду с шипами (рис. 2, 4, 5). С внутренней поверхности они состоят из небольшой трубки с уплощенным щелевидным расширением на конце (рис. 2, 6, 7). Аналогичное расположение и строение двугубых выростов наблюдали и другие исследователи (Theriot, Stoermer, 1981, 1986; Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, 2002).

На границе лицевой части створки и ее загиба расположены шипы (рис. 1, 1–4, 7, 8; 2, 4, 5, 8), которые иногда отсутствуют, вероятно, вследствие предварительной обработки панцирей при подготовке препаратов, но места их «крепления» к створке хорошо видны (рис. 2, 1). Шипы имеют форму узкого конуса с притупленным концом (рис. 1, 1–4, 8; 2, 4, 5, 8). Другие исследователи также приводят такую форму шипов (Theriot, Stoermer, 1981, 1986; Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, Meyer, 1994; Håkansson, 2002).

Исследование кунаширской формы показало, что большинство основных морфологических признаков совпадает с диагнозом, за исключением такого важного признака, как расположение выростов с опорами на загибе створки (расстояние от края створки). Поэтому мы считаем, что форму из диатомита о. Кунашир можно рассматривать в качестве самостоятельного внутривидового таксона *S. niagarae* в ранге разновидности. Ниже приводится ее описание.

***Stephanodiscus niagarae* var. *puzanoviana*** Genkal et Cherepanova var. nov. (рис. 1, 2).

Створки концентрически-волнистые, 26–57 мкм в диам. Одинарные ряды ареол в центре становятся двойными, редко тройными к краю лицевой части створки, 4–6 в 10 мкм. Близ центра створки 1 или группа выростов с 2, иногда 3 опорами, расположенными в кольце или группой. Шипы конические, отходят от 2–4-го ребра. Загиб створки высокий, 2.1–6.5 мкм. Краевые выросты с 3 опорами под каждым шипом на расстоянии  $\frac{1}{3}$  высоты загиба створки или ближе к ее лицевой части. Двугубых выростов 1–3, в одном кольце с шипами.

Пресноводная ископаемая разновидность. Средний плейстоцен.

Разрез (Pn7) диатомита мощностью 10 м, вскрытого на глубине 10 м от поверхности 70-метрового берегового обрыва около мыса Пузанова на о. Кунашир (Курильские острова).

Голотип: рис. 1, 1. Хранится в диатомовой коллекции под № Pn7/8 БПИ ДВО РАН.



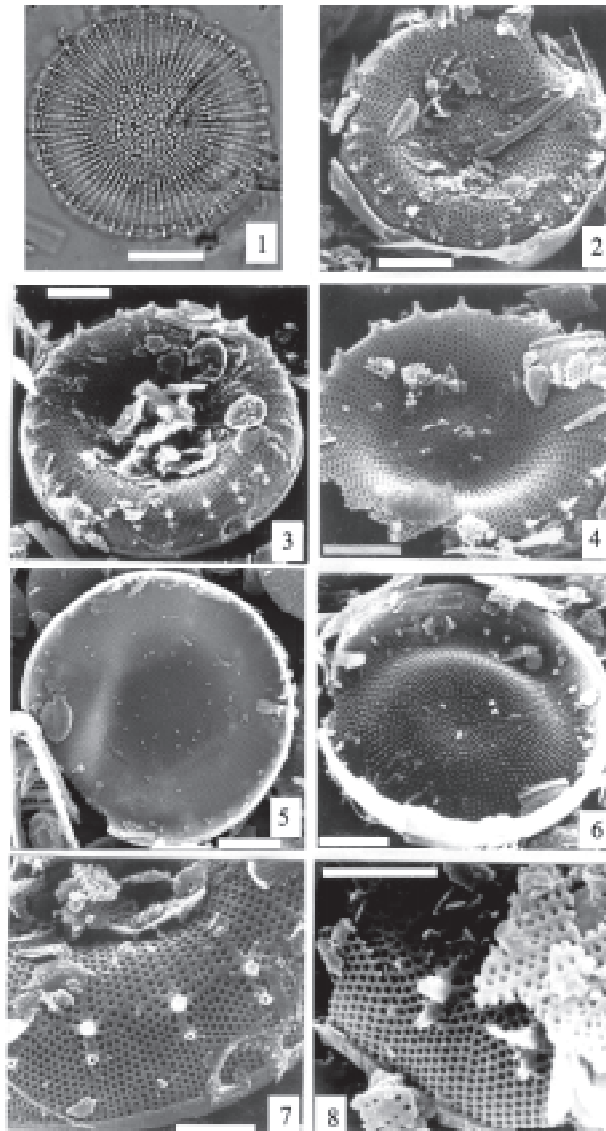
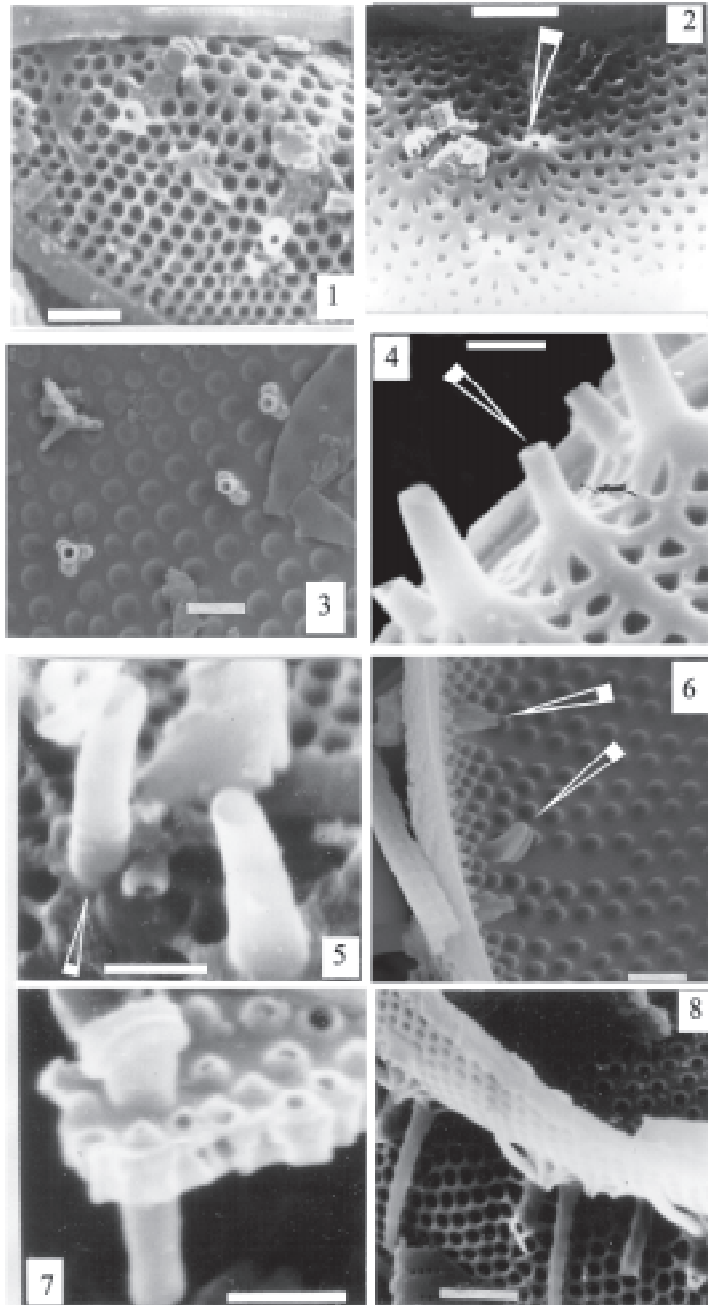


Рис. 1. *Stephanodiscus niagarae* var. *puzanoviana*  
 1–4 — створка с наружной поверхности; 5, 6 — створка с внутренней поверхности; 7, 8 — загиб створки, краевые выросты с опорами и шипы с наружной поверхности. 1 — СМ, 2–8 — СЭМ. Масштабная линейка: 1–6 — 10 мкм; 7, 8 — 5 мкм.



Valves concentrically undulated, 26–57 in diameter. Single rows of areolae become double, rarely triple at the margin of the valve face, 4–6 in 10  $\mu\text{m}$ . Near the valve center 1 or a group of processes with 2 or 3 satellite pores located as a ring or a group. Conic spines radiate from 2nd–4th costae. The valve mantle high, 2.1–6.5  $\mu\text{m}$ . Fultoportulae with 3 satellite pores near each spine at the distance of  $\frac{1}{3}$  of the mantle height or closer to its face. Rimoportula 1–3, in one ring with spines.

Freshwater extinct variety. Middle Pleistocene.

Diatomite section (Pn7) 10 m thick opened at the depth of 10 m from the surface of 70-meter bank slope near Cape Mys Puzanova, Kunashir Island (Kuriles).

Holotype: Fig. 1, 1. Kept in diatom collection in the Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, № Pn7/8 BPI FEB RAS.

Авторы выражают искреннюю благодарность В. С. Пушкарю (ДВГИ ДВО РАН) и Н. Г. Разжигаевой (ТИГ ДВО РАН) за предоставленный для исследования материал, а также Н. Н. Нарышкиной (БПИ ДВО РАН) за помощь в изучении створок диатомей в СЭМ.

Работа поддержана грантами Президиума РАН 09-II-CO-08-001, 09-II-УО-08-003 и 09-I-П15-02.

### Литература

Балоннов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М., 1975. С. 87–89. — Генкал С. И. О новом для науки представителе рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод. 1997. № 1. С. 32–35. — Генкал С. И. Новые данные по морфологии, таксономии, экологии и распространению *Stephanodiscus agassizensis* (Bacillariophyta) // Морфоло-

---

Рис. 2. *Stephanodiscus niagarae* var. *puzanoviana*

1 — загиб створки, краевые выросты с опорами и шипы с наружной поверхности; 2 — центральный вырост с опорами с наружной поверхности (указан стрелкой); 3 — центральные выросты с двумя и тремя опорами с внутренней поверхности; 4 — краевые выросты, шипы (выше, более длинные) и двугубый вырост (указан стрелкой) с наружной поверхности; 5 — шип и двугубый вырост (указан стрелкой) с наружной поверхности; 6 — краевой вырост с опорами (указан стрелкой, слева) и двугубый вырост (указан стрелкой, справа) с внутренней поверхности; 7 — внутренняя и наружная части двугубого выроста; трубки краевых выростов с опорами и шипы с наружной поверхности.

СЭМ. Масштабная линейка: 1, 2, 8 — 2 мкм; 3–7 — 1 мкм.

гия, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей: Сб. тез. IX шк. диатомологов России и стран СНГ / Под ред. С. И. Генкала / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Борок, 2005. С. 9. — Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 11–19. — Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (Centrophyceae, Bacillariophyta) Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13, № 3. С. 293–304. — Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с. — Козыренко Т. Ф., Хурсевич Г. К., Логинова Л. П., Генкал С. И., Шешукова-Порецкая В. С. *Stephanodiscus* Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 2, вып. 2. СПб., 1992. С. 7–20. — Озорнина С. П. Диатомовые водоросли и вопросы стратиграфии эоплейстоцена — позднего плейстоцена Центральной Камчатской депрессии: Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 21 с. — Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 619 с. — Пушкарь В. С., Разжигаяева Н. Г., Короткий А. М., Гребенникова Т. А., Шапавалов В. В., Ганзей Л. А., Мохова Л. М. Плиоцен-плейстоценовые отложения и события побережья залива Измены (Южный Кунашир, Курильские острова) // Тихоокеанская геология. 1998. Т. 17, № 5. С. 50–64. — Черепанова М. В., Гребенникова Т. А. Флора Bacillariophyta из озерных диатомитов острова Кунашир (Курильские острова) // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 2. С. 26–38. — Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // *Diatom Res.* 2002. Vol. 17(1). P. 1–139. — Håkansson H., Kling H. A light and electron microscope study of previously described and new *Stephanodiscus* species (Bacillariophyceae) from Central and Northern Canadian Lakes, with ecological notes on the species // *Diatom Res.* 1989. Vol. 4(2). P. 269–288. — Håkansson H., Meyer B. A comparative study of species in the *Stephanodiscus niagarae*-complex and a description of *S. heterostylus* sp. nov. // *Diatom Res.* 1994. Vol. 9(1). P. 65–85. — Ichikawa W. On fossil diatoms from the Onikoube basin, Miyagi-prefecture, collected by Dr. N. Katayama // *Sci. Rep. Kanazawa Univ.* 1955. Vol. 4. P. 151–175. — Kiss K. T., Rojo C., Cobelas M. A. Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) population in the Lake Las Madres (Spain) // *Algol. Stud.* 1996. Vol. 82. P. 37–55. — Kling H. J. Valve development in *Stephanodiscus hantzschii* Grunov (Bacillariophyceae) and its implications on species identification // *Diatom Res.* 1992. Vol. 7. P. 241–257. — Kobayashi H., Kobayashi H., Idei M. Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan. 3. Co-occurrence of *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Round and *S. parva* Stoerm. & Håk. // *Jap. J. Phycol.* 1985. Vol. 33. P. 293–

300. — Tanaka H. *Stephanodiscus komoroensis* sp. nov., a new Pleistocene diatom from central Japan // *Diatom Res.* 2000. Vol. 15, N 1. P. 149–157. — Tanaka H., Nagumo T. *Stephanodiscus miyagiensis* sp. nov. from Pleistocene sediment in northeastern Japan // *Diatom Res.* 2006. Vol. 21, N 2. P. 371–378. — Theriot E. Principal component analysis and taxonomic interpretation of environmentally related variation in silicification in *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) // *Brit. Phycol. J.* 1987. Vol. 22. P. 359–373. — Theriot E., Stoermer E. Some aspects of morphological variation in *Stephanodiscus niagarae* (Bacillariophyceae) // *J. Phycol.* 1981. Vol. 17. P. 64–72. — Theriot E., Stoermer E. Principal component analysis of *Stephanodiscus*: observations on two new species from the *Stephanodiscus niagarae* complex // *Bacillaria*. 1984a. Vol. 7. P. 37–58. — Theriot E., Stoermer E. Principal component analysis of variation in *Stephanodiscus rotula* and *S. niagarae* (Bacillariophyceae) // *Syst. Bot.* 1984b. Vol. 9(1). P. 53–59. — Theriot E., Stoermer E. Morphological and ecological evidence for two varieties of the diatom *Stephanodiscus niagarae* // *Proc. Eighth Intern. Diatom Symp.* / Ed. M. Richard. Koenigstein, 1986. P. 385–394. — Theriot E., Qi Y. Z., Yang J. R., Ling L. Y. Taxonomy of the diatom *Stephanodiscus niagarae* from a fossil deposit in Jingyu county, Jilin Province, China // *Diatom Res.* 1988. Vol. 3(1). P. 159–167. — Yang J.-R., Duthi H. C. Morphology and ultrastructure of teratological forms of the diatoms *Stephanodiscus niagarae* and *S. parva* (Bacillariophyceae) from Hamilton Harbour (Lake Ontario, Canada) // *Proc. 12<sup>th</sup> Intern. Diatom Symp.* / Ed. H. van Dam. Dordrecht, 1993. P. 57–66.