

УДК 574.5

[https://doi.org/10.25221/2782-1978\\_2026\\_2\\_3](https://doi.org/10.25221/2782-1978_2026_2_3)

<https://elibrary.ru/olppxe>

## Диатомовые водоросли рода *Skeletonema* Greville: история изучения, современное состояние и распространение в заливе Петра Великого, Японское море

Анна Андреевна Пономарева<sup>1✉</sup>, Ольга Геннадьевна Шевченко<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Приморский океанариум, филиал Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, 690017, Российская Федерация

<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, 690041, Российская Федерация

<sup>3</sup>Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, 690087, Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: [ponomareva\\_aa@primocean.ru](mailto:ponomareva_aa@primocean.ru)

Получена 24 февраля 2026 г.; принята к публикации 1 июня 2026 г.

**Аннотация.** По результатам многолетних исследований фитопланктона в прибрежных водах залива Петра Великого, Японское море, зарегистрировано пять видов *Skeletonema*: *S. costatum*, *S. dohrnii*, *S. japonicum*, *S. marinoi*, *S. menzelii*. В работе для каждого вида представлены морфологические описания на основании электронной микроскопии. Согласно представленным данным, развитие видов приурочено к определенным экологическим условиям, так, *S. dohrnii* вегетирует в районе исследования при температуре воды 17–25 °C и солёности 25–29‰, обуславливая летние «цветения» воды. *S. japonicum* массово развивался при температуре от –1.8 °C до 10 °C и солёности 30–34‰, а массовое развитие *S. marinoi* отмечали при температуре 17.5–21.5 °C и солёности 25.4–33.2‰. Вид *S. menzelii* достигал максимальных значений при сильно пониженной солёности 11‰ и низкой температуре воды 0 °C в период таяния льда. Известно, что одновременно в планктоне вегетирует несколько представителей рода, но «цветение» образует всегда один вид. Полученные данные значительно упрощают идентификацию видов рода в разные сезоны при мониторинговых исследованиях.

**Ключевые слова:** диатомеи, *Skeletonema*, морфология, распространение, история изучения.

## Diatom algae of the genus *Skeletonema* Greville: history of study, current status, and distribution in Peter the Great Bay, Sea of Japan

Anna A. Ponomareva<sup>1✉</sup>, Olga G. Shevchenko<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Primorsky Aquarium, branch of the A. V. Zhirmunsky National Scientific Center for Marine Biology Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690922, Russian Federation

<sup>2</sup>A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russian Federation

<sup>3</sup>Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, 690087, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: [ponomareva\\_aa@primocean.ru](mailto:ponomareva_aa@primocean.ru)

Received February 24, 2026; accepted June 1, 2026

**Abstract.** As a result of long-term studies of phytoplankton in the coastal waters of the Peter the Great Bay, Sea of Japan, five species of *Skeletonema* were recorded: *S. costatum*, *S. dohrnii*, *S. japonicum*, *S. marinoi*, and *S. menzelii*. The paper presents morphological descriptions for each species based on electron microscopy. According to the data provided, the development of these species is associated with specific ecological conditions. For example, *S. dohrnii* thrived in the study area at water temperatures of 17–25 °C and salinities of 25–29‰, causing summer blooms. *S. japonicum*'s populations rapidly increased at temperatures ranging from –1.8 °C to 10 °C and salinities of 30–34‰, while *S. marinoi* showed substantial growth at temperatures of 17.5–21.5 °C and salinities of 25.4–33.2‰. *S. menzelii* reached maximum abundance at significantly reduced salinity (11‰) and low water temperature (0 °C) during ice melt season. Although several representatives of the genus co-occur in the plankton, only one species is always responsible for bloom formation. These data considerably facilitate the identification of members of the genus during monitoring studies across different seasons.

**Key words:** diatoms, *Skeletonema*, morphology, distribution, history of study.

## Введение

История изучения одного из наиболее широко распространённых в Мировом океане и массовых родов диатомовых водорослей *Skeletonema* Greville (Bacillariophyceae, Thalassiosirales) насчитывает уже больше 160 лет, продолжая сохранять актуальность и востребованность среди исследователей различных направлений.

В 1857 г. Дж. Норман, исследуя содержимое желудков асцидий у побережья Йоркшира, зафиксировал «мелозиру мелкой формы с продольными отметинами» (Norman 1857, p. 158). В 1865 г., Р. К. Гревиль (рис. 1А) из палеонтологического материала прибрежных вод о-ва Барбадос выделил новый род и описал вид *Skeletonema barbadensis* Greville. Чуть позже, в 1866 г., он обнаружил новый вид из материала,



**Рис. 1.** Р. К. Гревиль (А), ([https://en.wikipedia.org/wiki/Robert\\_Kaye\\_Greville](https://en.wikipedia.org/wiki/Robert_Kaye_Greville)); П. Т. Клеве (В), ([https://en.wikipedia.org/wiki/Per\\_Teodor\\_Cleve](https://en.wikipedia.org/wiki/Per_Teodor_Cleve))

**Fig. 1.** R. K. Greville (A), ([https://en.wikipedia.org/wiki/Robert\\_Kaye\\_Greville](https://en.wikipedia.org/wiki/Robert_Kaye_Greville)); P. T. Cleve (B), ([https://en.wikipedia.org/wiki/Per\\_Teodor\\_Cleve](https://en.wikipedia.org/wiki/Per_Teodor_Cleve))

собранного в прибрежных водах Гонконга: «Диатомовая водоросль, указанная ранее моим другом, г-ном Норманом, при осмотре оказалась идентичной образцам, любезно предоставленным мне г-ном Палмером из Гонконга, где она, по-видимому, встречается в изобилии. Заметные продольные рёбрышки, семь или восемь из которых иногда видны одновременно, являются её отличительным признаком. При большом увеличении видно, что рёбрышки расширены на вершинах и соединены с рёбрышками прилегающего панциря» (Greville 1866, p. 78),

и описал его как *Melosira costata* Greville. Автор проиллюстрировал свою находку четырьмя изображениями, на которых отчётливо указал «продольные рёбра, расширенные на своих вершинах и прикрепленных к рёбрам прилегающего панциря» (Greville 1866, p. 78).

В 1873 г. шведский исследователь П. Т. Клеве (P. T. Cleve) (рис. 1В) выделил похожий вид в материале Яванского моря, отметил его сходство с ранее описанным *S. barbadensis* (Cleve, 1873) и перевёл *M. costata* в род *Skeletonema*, установив самый упоминаемый в науке вид диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve.

В своей работе 1973 года норвежская исследовательница Г. Р. Хасле (G. R. Hasle) писала: «Для большинства морских планктонологов название *Skeletonema* является синонимом видового названия *Skeletonema costatum*» (Hasle 1973, p. 110). И действительно, данный вид упоминается в многочисленных исследованиях самых различных биологических дисциплин, и из более чем 700 научных работ, в 80% статей в названии или аннотации упоминается именно *S. costatum*. В связи с этим складывается ложное впечатление, что данный вид широко распространён по всему миру, является легко культивируемым, широко толерантным видом. Кроме того, результаты этих

исследований интерпретируются и сравниваются с неявным предположением, что все штаммы и популяции принадлежат к одному виду (Sarno et al. 2005).

Действительно, виды рода *Skeletonema* легко идентифицируются по цилиндрическим клеткам с кольцом длинных отростков, отходящих от края створки (первоначально называемых «костями» Р. К. Гревилем) (Greville 1866). Эти отростки выровнены параллельно продольной оси клетки и соединяются с аналогичными отростками соседних створок, образуя таким образом цепочки.

Благодаря наличию длинных, хорошо различимых в световом микроскопе выростов, с помощью которых клетки *Skeletonema* объединены в колонии, представителей рода можно легко идентифицировать в планктоне. Однако внутривидовая изменчивость и чрезвычайная вариабельность основных диагностических признаков – размер клетки, ареоляция створки, число выростов, способ объединения в колонию, делает видовую идентификацию затруднительной. Существенный прорыв в изучении морфологических особенностей видов этого рода обозначился только в начале 2000-х годов, чему способствовало стремительное развитие унифицированных методик: применение молекулярно-генетических методов и электронной микроскопии. На сегодняшний день известно около пяти ископаемых видов рода и около 15 ныне существующих видов (Guiry, Guiry 2026; <https://www.algaebase.org/>).

Ревизия рода *Skeletonema* с применением методов электронной микроскопии (Sarno et al. 2005; Zingone et al. 2005, Sarno et al. 2007) и молекулярно-генетических подходов (Alverson, Kolnick 2005; Kooistra et al. 2008) показала, что *Skeletonema costatum* sensu lato объединяет 11 видов: *S. ardens* Sarno & Zingone, *S. costatum* (Greville) Cleve, *S. dohrnii* Sarno & Kooistra, *S. grethae* Zingone & Sarno, *S. grevillei* Sarno & Zingone, *S. japonicum* Zingone & Sarno, *S. marinoi* Sarno & Zingone, *S. menzelii* Guillard, Carpenter & Reimann, *S. pseudocostatum* L. K. Medlin, *S. subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, *S. tropicum* Cleve.

Для вод Тихого океана в литературе представлены данные по морфологии, численности и распространению видов *Skeletonema* в прибрежных водах Японии (Yamada et al. 2010, 2014), Китая (Chen et al. 2007; Gu et al. 2012), Кореи (Jung et al. 2009). Для российских вод Японского, Охотского и Берингова морей в летне-осенний период род составляет основу численности и биомассы фитопланктона, а также вызывает «цветение» прибрежных вод (Кисёлев 1947; Коновалова и др. 1989; Сёмина, Микаэлян 1993; Сорокин 1997; Шевченко и др. 2004). Необходимо отметить, что во всех ранних источниках до 2004 г. при упоминании рода *Skeletonema* все представленные сведения относятся только к виду *S. costatum*. На сегодняшний день в северо-западной части Японского моря отмечено шесть видов: *S. dohrnii*, *S. costatum*, *S. grethae*, *S. japonicum*, *S. marinoi*; *S. menzelii*. Все виды, кроме *S. grethae*, являются постоянным компонентом фитопланктона данной акватории. Вид *S. grethae* был отмечен только единожды в Амурском заливе (северо-западная часть Японского моря) в феврале 2009 г. (Shevchenko, Aizdaicher 2014). Однократное нахождение вида в Амурском заливе, возможно, объясняется заносом с балластными водами (Kooistra et al. 2008), так как акватория находится на пересечении морских транспортных путей (Zvyagintsev et al. 2011). Стоит также отметить, что в работе О. Г. Шевченко и Н. А. Айздайчер было представлено только морфологическое описание данного вида (Shevchenko, Aizdaicher 2014). Вероятно, что проведение дополнительных молекулярно-генетических работ с исследованными клонами помогло бы более точно идентифицировать выделенные штаммы.

В результате более чем 25-летнего наблюдения фитопланктона залива Петра Великого (северо-западная часть Японского моря) получены данные видового разнообразия рода *Skeletonema*, количественных характеристик, определена роль видов в сообществе в долгосрочном тренде, отмечены особенности экологии представителей *Skeletonema* на исследованной акватории.

### Материалы и методы

Пробы отбирали в период 1996–2022 гг. на станциях, расположенных в Амурском заливе и в б. Парис (залив Петра Великого, Японское море) (рис. 2) с периодичностью один раз в две недели. Сбор материала проводили пятилитровым батометром с горизонтов 0, 2 и 5 м, 1 литр пробы фиксировали раствором Люголя. Для количественного учета фитопланктона определяли видовую принадлежность всех клеток микроводорослей и проводили их тотальный подсчёт в камере типа Нажотта объемом 0.05 мл (Фёдоров 1979; Andersen, Throndsen 2003). Одновременно с отбором проб микроводорослей измеряли температуру поверхностного слоя воды при помощи многопараметрического зонда YSI-Professional Plus (погрешность измерений  $\pm 0.1$  °C). Для определения и уточнения видовой принадлежности видов рода *Skeletonema* осуществляли изолирование клеток вида и дальнейший ввод в лабораторную культуру (Орлова и др. 2011).

Подсчёт и исследование полевого материала проводили в световом микроскопе (СМ) Carl Zeiss Scope A1. (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany). Изолирование и мониторинг культур *Skeletonema* выполняли в инвертированном микроскопе Carl Zeiss AxioVert.A1 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany), оснащённом ZeissAxioCam 105 color camera (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany).

Тонкую структуру панциря *Skeletonema* изучали с помощью трансмиссионного (ТЭМ) JEM 100S (Jeol Ltd., Japan) и сканирующего (СЭМ) Carl Zeiss Sigma 300 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany) электронных микроскопов. Для подготовки материала к ТЭМ использовали стандартную методику (Hasle, Fryxell 1970), основанную на воздействии на образец концентрированной соляной кислоты (HCl) при высоких температурах, с последующей многократной отмывкой дистиллированной водой. Каплю подготовленного материала наносили на бленды, покрытые

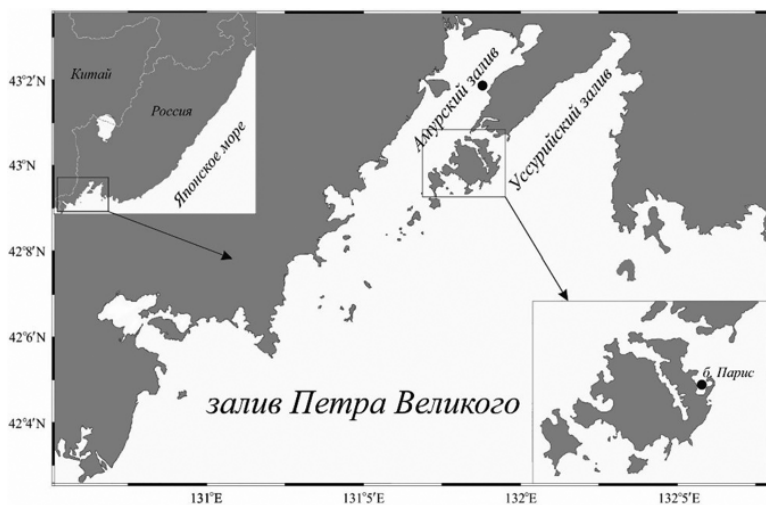


Рис. 2. Карта-схема района отбора проб.

Fig. 2. Schematic map of the sampling area.

формваром, высушивали на воздухе и исследовали с помощью ТЭМ. Для подготовки материалов для СЭМ применяли стандартную методику (Truby 1997), заключающуюся в дегидратации образца через серию спиртов (25, 50, 75, 96%). Фильтры с образцами помещали на предметные столики, высушенные на воздухе, затем в установке для нанесения многослойных покрытий Q\_TES (Quorum Technologies, UK) было напылено электропроводящее покрытие из углерода.

В работе использована терминология, принятая для диатомовых водорослей (Ross et al. 1979), с уточнениями и дополнениями, предложенными для рода *Skeletonema* (Zingone et al. 2005).

### Результаты и обсуждение

С 1996 по 2022 гг. в планктоне залива Петра Великого, северо-западная часть Японского моря, идентифицировано 5 видов *Skeletonema*, подтверждённых молекулярно-генетическими методами: *S. costatum*, *S. dohrnii*, *S. japonicum*, *S. marinoi*, *S. menzelii* (Shevchenko, Ponomareva 2015, Shevchenko et al. 2019, Shevchenko et al., 2022). На основании изучения колоний из природных популяций и культуральных клонов с помощью СМ, ТЭМ и СЭМ составлены детальные морфологические описания видов, приведены диапазоны численности для каждого из них, выделены сезоны развития.

#### *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve

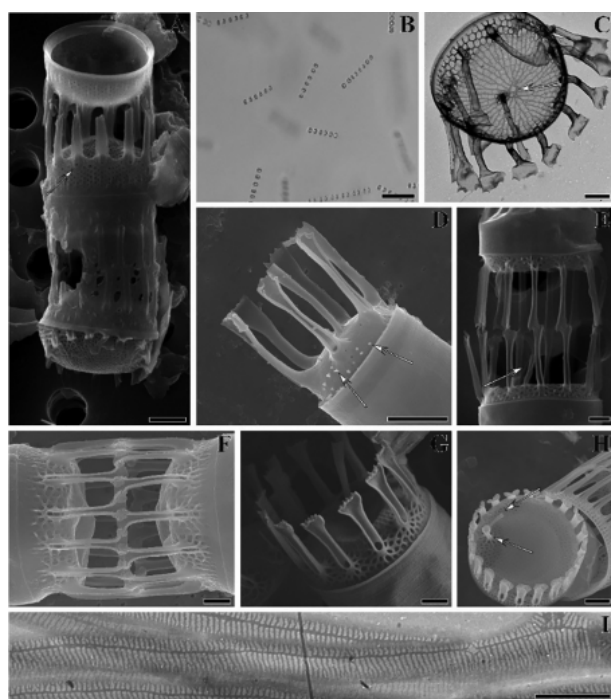
Со стороны пояaska клетки почти круглые, слегка вытянутые в ширину, диаметром 5–16 мкм. Клетки объединены в прямые колонии, иногда слегка изогнутые. Створки округлые, плоские или слегка выпуклые, сильно окремнённые, часто с дополнительными силифицированными гребнями и наростами как на створках, так и на краевых выростах (Рис. 3А). Ареолы от круглых до прямоугольных (18–36) на сгибе створки, образованы расходящимися от центра радиальными и тангенциальными рёбрами. Из-за покрывающей створку мантии ареолы часто представлены в виде небольшого отверстия на поверхности створки. Краевых выростов от 13 до 25 на створке. Краевые выросты на промежуточных створках представляют собой закрытые уплотнённые трубки с круглой порой в основании. Каждый такой вырост соединяется с двумя на соседней створке (1:2). Соединение краевых выростов на промежуточных створках простое, не образующее узел (Рис. 3А). Двугубый вырост на конечной створке в виде длинной узкой трубки слегка изогнут в дистальной части. Расположен близко к краю створки, практически между краевыми выростами. Двугубый вырост на промежуточных створках также располагается у края створки, между краевыми выростами; часто занимает место одного из них, упираясь в соединение краевых выростов соседней створки. Представлен в виде длинной узкой трубки, по высоте почти равен краевым выростам. Поясок представлен центральным продольным ободком с поперечными ветвящимися рёбрами, между которыми расположены ряды мелких пор.

В районе исследования вид отмечали одиножды в летний период (июнь 2013 г.); вместе с ним одновременно вегетировали нескольких видов рода – *S. dohrnii*, *S. japonicum* при температуре воды 11–21.5 °С и солёности 25–32‰.

#### *Skeletonema dohrnii* Sarno & Kooistra

Клетки со стороны пояaska от четырёхугольных с закруглёнными углами до почти округлых, шириной 2.7–10.9 мкм. Колонии цепочкообразные, слегка изогнутые, длинные, состоят из 2–110 клеток. В каждой клетке один-два хлоропласта (Рис. 3В).

Створки округлые, слегка выпуклые. В центре каждой створки расположен чётко выраженный анулус (Рис. 3С). Ареолы крупные (28–50 в 10 мкм), расположены прямыми дихотомически разветвляющимися рядами; в центральной части створки преимущественно четырёхугольной формы, у края створки изменяются до треугольных либо закруглённых. Поверхность створки гладкая, иногда с несколькими рядами мелких шипов различной формы на сгибе створки вплоть до пояска (Рис. 3D). Краевые выросты длинные, прямые, от 6 до 29 на каждой створке. Каждый краевой вырост на промежуточной створке соединяется с одним (1:1) или двумя (1:2) (Рис. 3Е, F); в месте соединения образуют узел. В дистальной части краевые выросты на конечной створке расширены, по краю обрамлены мелкими зубчиками (Рис. 3D, G). Двугубый вырост на промежуточной створке имеет форму узкой, короткой трубки. Но иногда представлен длинной узкой трубкой (до 1.55 мкм); расположен между краевыми выростами (Рис. 3Е). Двугубый вырост на конечной створке представлен в виде длинной узкой трубки, равномерно расширяющейся дистально; чаще один, редко два (Рис. 3D, G, H). Положение двугубого выроста варьирует от центрального



**Рис. 3.** *Skeletonema costatum* (A), *Skeletonema dohrnii* (B–I): А – пора в основании краевых выростов на промежуточной створке (стрелка); В – колонии; С – конечная створка, анулус (стрелка), расположение двугубого выроста по центру створки; D – конечная створка, сгиб створки с многочисленными мелкими шипами различной формы (стрелки), двугубый вырост в виде узкой длинной трубки; E – промежуточные створки, соединение краевых выростов (1:1), двугубый вырост на промежуточной створке (стрелка); F – промежуточные створки, соединение краевых выростов (1:2); G – конечная створка, форма краевых выростов с мелкими зубцами по краю, двугубый вырост в виде узкой длинной трубки; H – конечная створка, два двугубых выроста (стрелки); I – поясок, вставочные

полосы, ряды многочисленных мельчайших пор, разделенных гиалиновыми областями.

Масштабная линейка: А, С–I = 1 мкм, В = 20 мкм. СМ – В, СЭМ – А, D–H, ТЭМ – С, I.

**Fig. 3.** *Skeletonema costatum* (A), *Skeletonema dohrnii* (B–I): A – pore at the base of marginal processes on intercalary valve (arrow); B – shapes of colonies and cell size; C – terminal valve, annulus (arrow), terminal rimoportula process in subcentral position; D – terminal valve with multiple small spines (arrow) on valve margin, terminal rimoportula visible as a long narrow tube; E – intercalary valves, intercalary fuloportula process junction (1:1), intercalary rimoportula process (arrow); F – intercalary valves, intercalary fuloportula process junction (1:2); G – terminal valve, terminal fuloportula processes with small denticles on the tips, terminal rimoportula appearing as a long narrow tube; H – terminal valve, two rimoportula processes (arrows); I – girdle, intercalary bands, rows of pores interspersed by hyaline areas.

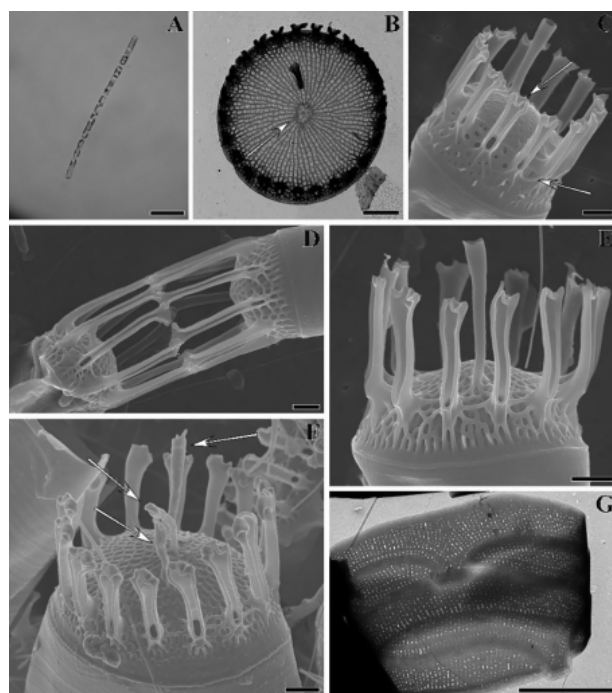
Scale bar: A, C–I = 10 μm; B = 20 μm. LM – B, SEM – A, D–H, TEM – C, I.

до практически краевого (Рис. 3D, G). При наличии нескольких двугубых выростов они располагаются ближе к краю створки (Рис. 3H). Высота двугубого выроста на конечной створке равна (Рис. 3D) или больше высоты краевых выростов. Поясок состоит из многочисленных вставочных ободков, структурированных вертикальными рядами пор (12–15 в 1 мкм) различной формы – от округлой до четырёхугольной, между которыми располагаются гиалиновые области (Рис. 3I).

Массовое развитие вида отмечали при температуре 17–25 °С и солёности 25–29‰. Вид образовывал летнее «цветение» воды в июне.

#### *Skeletonema japonicum* Zingone & Sarno

Клетки со стороны пояса прямоугольные с закруглёнными углами, шириной 3.0–7.6 мкм, объединены в длинные прямые колонии до 30 клеток. В каждой клетке содержится от двух до четырёх хлоропластов (Рис. 4А). Створки округлые, слегка или сильно выпуклые, с отчётливой сетью ареол на поверхности. Ареолы крупные (38–68 в 10 мкм), с плотными ребрами, расположены радиальными рядами, дихотомически разветвляющимися к краю створки (Рис. 4В). Форма ареол изменяется от треугольной до четырёхугольной. Поверхность створки иногда покрыта кремнистым слоем, скрывающим ареолы (Рис. 4С). Анулюс слабо выражен, либо отсутствует (Рис. 4В). Краевые выросты прямые, длинные, 6–37 на каждой створке.



**Рис. 4.** *Skeletonema japonicum*:

А – фрагмент колонии, клетки с двумя и четырьмя хлоропластами; В – конечная створка, ряды пор, дихотомически разветвляющиеся к краю створки, аннулюс слабо выражен (стрелка); С – конечная створка, покрытая кремнистым слоем, форма краевых выростов, край зубчатый, слегка вдавленный (стрелка), двугубый вырост в виде длинной трубки; D – промежуточные створки, места соединения в виде «узелков», тип соединения 1:2 и 1:1; E – конечная створка, краевые выросты с зубчатыми краями; F – конечная створка с тремя двугубыми выростами (стрелки); G – поясок, состоящий из множества вставочных ободков.

Масштабная линейка: А = 20 мкм, В, G = 2 мкм, С–F = 1 мкм. СМ – А, ТЭМ – С–F, ТЭМ – В, G.

**Fig. 4.** *Skeletonema japonicum*: A – detail of colony, cells with 2 and 4 chloroplasts; B – terminal valve, areolae arranged in rows dichotomously branching towards the valve margin; C – terminal valve covered with siliceous layer, terminal fuloportula processes with dentate margin, slightly impressed (arrow), terminal rimoportula process appearing as a long narrow tube; D – intercalary valves, intercalary fuloportula processes with 1:1 and 1:2 knot-like junctions; E – terminal valve, terminal fuloportula processes with pronounced denticles on the tip; F – terminal valve with 3 terminal rimoportula processes (arrows); G – girdle consisting of numerous intercalary bands. Scale bar: A = 20 μm, B, G = 2 μm, C–F = 1 μm. LM – A, SEM – C–F, TEM – B, G.

Краевые выросты на промежуточных створках соединяются сильно расклевещёнными концами с соседними, с одним (1:1) или двумя (1:2), образуя в местах соединения «узелки» (Рис. 4D). Краевые выросты на конечной створке слабо расширены в дистальной части, со слегка вдавленным по краям зубчатым краем. Высота зубцов изменяется от едва заметных до хорошо выраженных (Рис. 4С, Е, F). На внутренней части краевых выростов отмечены рёбра жёсткости. Двугубый вырост на промежуточной створке имеет форму короткой трубки, расположен между краевыми выростами. Двугубый вырост на конечной створке в виде длинной, расширенной трубки с несколькими шипами на краю; высота равна или выше краевых выростов (Рис. 4С, Е, F). На конечной створке один или два двугубых выроста располагаются ближе к центру створки, либо близко к краю (Рис. 4С, Е, F). Поясок состоит из множества вставочных ободков с вертикальными рядами пор (13–15 в 1 мкм), которые чередуются с прозрачными участками; форма пор от округлой до четырёхугольной (Рис. 4G).

Вид массово развивался при температуре от  $-1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$  до  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  и солёности 30–34‰. Приуроченность вида к сравнительно низким температурам и высокой солёности соответствовала осенне–зимнему сезону (октябрь, ноябрь). Также *S. japonicum* обуславливал «цветение» воды октябре.

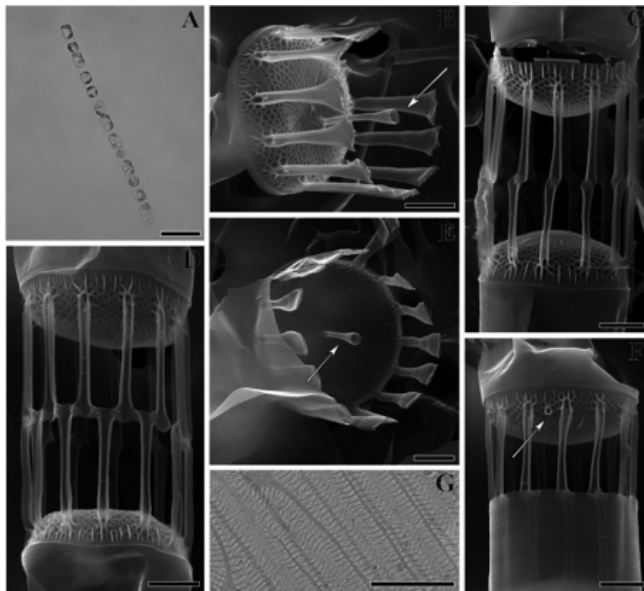
#### ***Skeletonema marinoi* Sarno & Zingone**

Клетки со стороны пояса от квадратных до прямоугольных с закруглёнными углами, шириной 2–7 мкм. Колонии длинные, прямые или слегка изогнутые, состоящие из 2–30 клеток. В каждой клетке 1–2 крупных хлоропласта, расположенных пристенно (Рис. 5А). Створки округлые, выпуклые. Анулюс отсутствует. Ареолы крупные (45–60 в 10 мкм), образующие дихотомически разветвленные радиальные ряды. Форамены ареол от округлых до четырёхугольных (Рис. 5В). Краевые выросты длинные, прямые, от 6 до 17 на каждой створке. Краевые выросты на промежуточных створках расширены в дистальной части, место соединения с соседней створкой в виде «узелка» с одним (1:1) или двумя (1:2) краевыми выростами (Рис. 5С, D). Краевые выросты на конечных створках резко расширяются дистально; края выростов зубчатые (Рис. 5В, Е). Двугубый вырост на конечной створке в форме длинной узкой трубки, расширяющейся в дистальной части; высота равна или чуть выше краевых выростов (Рис. 5В, Е), положение ближе к центру (Рис. 5В, Е). Двугубый вырост на промежуточных створках в виде короткой узкой трубки располагается близко к краю створки между краевыми выростами (Рис. 5F). Поясок состоит из вставочных ободков с многочисленными вертикальными ребрами (12 в 1 мкм) (Рис. 5? G).

Массовое развитие вида отмечали при температуре  $17.5\text{--}21.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  и солёности 25.4–33.2‰, чаще в сентябре. Единичные колонии *S. marinoi* регистрировали до декабря.

#### ***Skeletonema menzelii* Guillard, Carpenter et Reimann**

Одиночные клетки, шириной 2–7 мкм, иногда встречаются колонии из двух клеток. Со стороны пояса клетки двояковыпуклые, линзовидные. В каждой клетке 1–2 хлоропласта, расположенных пристенно (Рис. 6А). Створки округлые, плоские или почти плоские, слабо окремнённые. Анулюс слабо выражен, расположен в центре створки. На поверхности створки от центра дихотомически расходятся рёбра; между соседними рёбрами располагаются 1–2 ряда мелких пор. Ареолы отсутствуют (Рис. 6В). Краевые выросты длинные, тонкие, прямые, в дистальной



**Рис. 5.** *Skeletonema marinoi*: А – фрагмент колонии, клетки с 1–2 крупными хлоропластами; В – конечная створка, форма и расположение ареола, расположение двугубого выроста ближе к центру (стрелка); С – промежуточные створки, форма краевых выростов, соединение 1:1; D – промежуточные створки, форма краевых выростов, соединение 1:2 в форме «узелка»; Е – конечная створка, краевые выросты резко расширяются дистально, края выростов зубчатые, расположение двугубого выроста ближе к центру (стрелка); F – промежуточные створки, двугубый вырост в виде короткой узкой трубки, расположен между краевыми выростами (стрелка); G – поясok, состоящий из множества вставочных ободков.

Масштабная линейка: А = 20 мкм, В, Е = 1 мкм, С, D, F = 2 мкм. СМ – А, СЭМ – В–F, ТЭМ – G.

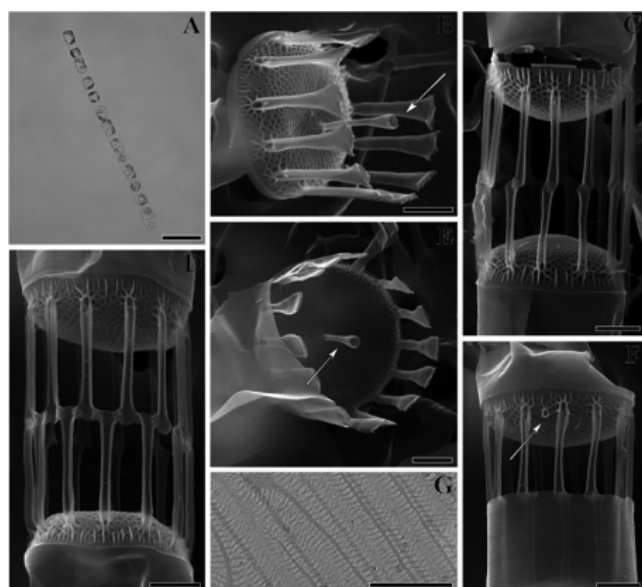
**Fig. 5.** *Skeletonema marinoi*: А – detail of colony, cells with 1–2 large chloroplasts; В – terminal valve, shape and arrangement of areolae, terminal rimoportula process placed closer to valve centre (arrow); С – intercalary valves, intercalary fuloportula processes, 1:1 junction; D – intercalary valves, intercalary fuloportula processes with knot-like 1:2 junction; Е – terminal valve, terminal fuloportula processes strongly flared distally, with dentate tips, terminal rimoportula process placed closer to valve centre (arrow); F – intercalary rimoportula process appearing as a short narrow tube, located between intercalary fuloportula processes (arrow); G – girdle consisting of numerous intercalary bands.

Scale bar: А = 20  $\mu\text{m}$ , В, Е = 1  $\mu\text{m}$ , С, D, F = 2  $\mu\text{m}$ . LM – А, SEM – В–F, TEM – G.

части оканчиваются 2–3 острыми шипами (Рис. 6С). Количество краевых выростов от 5 до 13, в базальной части каждого расположена пара сателлитных пор (Рис. 6D). Основание всех краевых выростов окружено рёбрами жёсткости, образующими характерный звёздчатый рисунок (Рис. 6D). Двугубый вырост на конечной створке в виде длинной узкой трубки, слегка расширяющейся в дистальной части; расположен близко к центру (Рис. 6В). Поясок представлен рядами вставочных ободков со слабо окремнёнными поперечными рёбрами (Рис. 6Е).

Вид достигал максимальных значений в весенний период (март–апрель) при сильно пониженной солёности 11‰ и низкой температуре воды 0 °С в период таяния льда. Единичные колонии *S. menzeli* регистрировали в августе, сентябре, декабре.

Изучение данных полевых сборов, выделение лабораторных клонов, последующая их идентификация с применением электронной микроскопии показало, что представители *Skeletonema* в районе исследования присутствовали в планктоне круглогодично. Численность видов рода изменялась от единичных клеток *S. menzeli* в зимний период (декабрь), до вспышек развития *S. dohrnii* и *S. japonicum*, обуславливающих «цветение» воды в летний (июнь) и осенний (октябрь) периоды, соответственно. Плотность видов в течение года была неравномерной, наибольшей плотности они достигали в летне-осенний период, виды рода определяли пики плотности фитопланктона, их доля достигала 99% от общей плотности микроводорослей.



**Рис. 6.** *Skeletonema menzelsii*: А – колонии из двух клеток; В – конечная створка, дихотомически расходящиеся ребра, ареолы отсутствуют, расположение двугубого выроста близко к центру (стрелка); С – краевые выросты длинные, тонкие, прямые, в дистальной части с острыми шипообразными выступами (стрелки); D – пара сателлитных пор, расположенных в базальной части краевого выроста (стрелки); E – поясok из вставочных ободков с окремненными поперечными ребрами. Масштабная линейка: А = 20 мкм, В, С = 2 мкм, D = 1 мкм. СМ – А, СЭМ – С, ТЭМ – В, D, E.

**Fig. 6.** *Skeletonema menzelsii*: A – colonies of 2 cells; B – terminal valve, costae dichotomously branching, areolae absent, TRPP located subcentrally (arrow); C – fultoportula processes long, thin, straight, with sharp spinous projections at distal ends (arrows); D – pair of satellite pores at the base of fultoportula process (arrows); E – girdle consisting of intercalary bands. Scale bar: A = 20  $\mu\text{m}$ , B, C = 2  $\mu\text{m}$ , D = 1  $\mu\text{m}$ . LM – A, SEM – C, TEM – B, D, E.

За весь период наблюдения плотность видов рода изменялась от 20 кл./л (апрель 1997 г.) до 12.7 млн кл./л (июль 1996 г.).

Динамика «цветений» воды в течение года, обусловленная массовым развитием *Skeletonema* spp., чаще всего характеризовалась одним–тремя пиками. Во время многократного «цветения», летняя вспышка плотности рода превосходила осеннее «цветение» воды, вызванное массовым развитием *Skeletonema* spp.

Многолетний тренд количественной динамики выявил уменьшение пиков плотности *Skeletonema* и фитопланктона в целом от 1996 года (12.7 млн кл./л) к 2018 г. А с 2019 г. снова начали регистрировать «цветение» воды, вызванное массовым развитием *Skeletonema* spp. (от 4.2 млн кл./л)

В районе исследования обнаружены пять видов *Skeletonema*, в целом, для северо-западной части Японского моря известно шесть видов (Shevchenko, Aizdaicher 2014). Анализ данных научной литературы показал, что число видов в различных районах Мирового океана варьирует от трех до семи. Наибольшее видовое разнообразие *Skeletonema* было зафиксировано в прибрежных водах Японии (Yamada et al. 2010), у побережья Китая (Gu et al. 2012) и в заливе Наррагансетт (Canesi, Rynearson 2016). Отмечено, что нет зависимости видового разнообразия от долговременности наблюдений. Так, семь видов идентифицировано на основании шестилетнего периода наблюдений в заливе Наррагансетт, и такое же число видов определено в водах Японии в исследованиях, выполненных на протяжении двух лет. А на основании долговременных наблюдений, охватывающих более 12 лет, в водах северной Адриатики выявлено только три вида *Skeletonema* (Pfnankuchen et al. 2018). В типично морских широко исследованных районах число видов варьировало от трех до семи (Jung et al. 2009; Gu et al. 2012; Yamada et al. 2014; Canesi, Rynearson 2016; Pfnankuchen et al. 2018), такое же видовое разнообразие отмечали и в распреснённых

водах – эстуарии, нижнее течение рек (Cheng et al. 2008; Bergesch et al. 2009; Yamada et al. 2010, 2013; Hevia-Orube et al. 2016).

Широко известно, что представителей *Skeletonema* можно легко идентифицировать в планктоне до рода по наличию длинных, хорошо различимых в световом микроскопе, выростов, характерно соединяющих клетки в колонии. Видовая же идентификация на уровне световой микроскопии осложнена значительным перекрытием диагностических признаков. С начала использования для видовой идентификации электронной микроскопии (Sarno et al. 2005; Zingone et al. 2005) опубликован ряд работ с подтверждением вариативности диагностических признаков, в том числе и основных (размер клетки, число краевых выростов, количество ареол, двугубых выростов) (Ellegaard et al. 2008; Yamada et al. 2010; Gu et al. 2012; Pfannukuchen et al. 2017; Shevchenko et al. 2019). В целом, для морских диатомей даже в пределах одного клона характерна высокая степень морфологической и генетической изменчивости (Mann, Evans 2007). Установлено, что одной из причин существенной вариации диагностических признаков диатомовых и, в частности *Skeletonema*, служит приуроченность к определённым экологическим условиям (Gu et al. 2012; Pfannukuchen et al. 2017). Исключения составляют только *S. marinoi* и *S. dohrnii* – широко распространённые виды, вызывающие «цветение» воды в умеренных и субтропических водах Мирового океана (Kooistra et al. 2008; Yamada et al. 2014).

Анализ оригинальных данных показал, что морфология клеток изученных нами видов *Skeletonema* в целом соответствует первоописанию и согласуется с данными других исследователей. Однако для видов *S. dohrnii*, *S. japonicum*, *S. marinoi* отмечены некоторые отличия. Так, на створках *S. dohrnii* количество краевых выростов разнится со сведениями, указанными в литературе – 6–29 выростов (8–13 – Sarno et al. 2005; 8–10 – Jung et al. 2009); отмечено меньшее количество ареол в 10 мкм – 28–50 (38–47 Sarno et al. 2005). Количество краевых выростов у *S. japonicum* (6–37) больше приведённых в литературе (6–8 – Sarno et al., 2005; 8–12 – Shevchenko, Aizdaicher 2014). Больше ареол в 10 мкм – 45–60 и на створке *S. marinoi*, чем упоминается в литературе (33–58 – Sarno et al. 2005), также отличается число краевых выростов – 6–17 (9–11 – Sarno et al. 2005; 9–13 – Jung et al. 2009). Зарегистрировано более одного двугубого выроста на конечных створках *S. japonicum* и *S. dohrnii*. При анализе основных морфологических признаков видов рода стоит обращать внимание на такие надёжные признаки (Sarno et al. 2005; Zingone et al. 2005; Sarno et al. 2007), как строение краевых выростов – наличие шипообразных выростов у *S. japonicum*, обрамление мелкими зубцами у *S. dohrnii*, широко расклешённые, с мелкозубчатым краем у *S. marinoi*, длинные, тонкие с 2–3 острыми шипами у *S. menzelii*. Также при обработке рутинных полевых проб северо-западной части Японского моря можно учитывать сезонность развития тех или иных видов рода: *S. dohrnii* развивается в массе в июне (температура воды 17–25 °С, солёность 25–29‰), *S. japonicum* образовывал осенние «цветения» воды в октябре (температура от –1.8 °С до 10 °С, солёность 30–34‰), развитие *S. marinoi* чаще отмечали в сентябре (температура 17.5–21.5 °С, солёность 25.4–33.2‰), *S. menzelii* достигает максимальных значений в весенний сезон (март–апрель), в период активного таяния льда (температура 0 °С, солёность 11‰).

### Заключение

Изучена морфология представителей одного из наиболее массовых родов морских планктонных диатомовых водорослей в морях умеренной зоны. Представленные в работе виды рода *Skeletonema* известны как широко распространённые

в Мировом океане. Полученные данные подчеркивают, что в планктоне одновременно могут вегетировать несколько видов рода *Skeletonema*, однако «цветение» всегда сформировано только одним видом. Так, *S. marinoi* чаще отмечали в сентябре, *S. japonicum* вегетирует в районе исследования при более низкой температуре воды и высокой солености (октябрь), *S. dohrnii* преобладает в планктоне летом (июнь), *S. menzelii* достигает максимальных значений в весенний сезон (март–апрель). Таким образом, полученные результаты значительно упрощают процесс идентификации видов при проведении мониторинговых исследований, что имеет важное значение для оценки состояния экосистемы и прогнозирования изменений в фитопланктонных сообществах в зависимости от сезонных условий.

### Благодарности

Работа выполнена на базе Центра коллективного пользования «Приморский океанариум». Авторы выражают благодарность за предоставление части иллюстраций научному сотруднику Лаборатории биотехнологии морских микроводорослей Приморского океанариума Марии Александровне Шульгиной, и ведущему специалисту ЦКП «Приморский океанариум» Кириллу Олеговичу Тевсу.

### Литература (References)

- Киселёв И. А.** 1947. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима // *Труды государственного океанографического института*. Вып. 1(13). С. 189–212. (**Kiselev I. A.** 1947. Phytoplankton of the Far Eastern seas as an indicator of some features of the hydrological regime. *Trudy Gosudarstvennogo Okeanograficheskogo Instituta* 1(13): 189–212. [In Russian].).
- Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А.** 1989. Атлас фитопланктона Японского моря. – Л.: Наука. 160 с. (**Konvalova G. V., Orlova T. Yu., Pautova L. A.** 1989. Atlas of phytoplankton the Sea of Japan. Leningrad: Nauka, 160 pp. [In Russian].).
- Орлова Т. Ю., Айздайчер Н. А., Стоник И. В.** 2011. Лабораторное культивирование морских микроводорослей, включая продуцентов фитотоксинов: научно-методическое пособие. – Владивосток: Дальнаука. 89 с. (**Orlova T. Yu., Aizdaicher N. A., Stonik I. V.** 2011. Manual on laboratory cultivation of marine microalgae, including toxic species. Vladivostok: Dalnauka, 89 pp. [In Russian].).
- Сёмина Г. И., Микаэлян А. С.** 1993. Фитопланктон разных размерных групп в северо-западной части Тихого океана в летнее время // *Океанология*. Том 33, № 5. С. 117–124. (**Semina G. I., Mikaelian A. S.** 1993. Phytoplankton of different size groups in the north-western part of the Pacific Ocean in the summer. *Oceanology* 33(5): 117–124. [In Russian].).
- Сорокин Ю. И.** 1997. Первичная продукция в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО. С. 103–110. (**Sorokin Yu. I.** 1997. Primary production in the Sea of Okhotsk. In: Integrated studies of the Okhotsk Sea ecosystem. Moscow: VNIRO, pp. 103–110. [In Russian].).
- Фёдоров В. Д.** 1979. О методах изучения фитопланктона и его активности. – Москва: Изд-во МГУ. 167 с. (**Fedorov V. D.** 1979. Methods for Studying Phytoplankton and Its Activity. Moscow: Izdatelstvo MGU, 167 pp. [In Russian].).
- AlgaeBase: Listing the World's Algae.* <https://www.algaebase.org/> (accessed on February 10, 2026)
- Alverson A. J., Kolnick L.** 2005. Intragenomic nucleotide polymorphism among small subunit (18S) rDNA paralogs in the diatom genus *Skeletonema* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology* 41: 1248–1257. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00136.x>
- Andersen P., Throndsen O.** 2003. Estimating cell numbers. In: Hallegraeff G. M., Anderson D. M., Cembella A. D. (Eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. Paris: Imprimerie Landais, pp. 99–130.
- Bergesch M., Garsia M. Odebrecht, C.** 2009. Diversity and morphology of *Skeletonema* species in southern Brazil, southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Phycology* 45: 1348–1352. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00743.x>.
- Canesi K. L., Rynearson T. A.** 2016. Temporal variation of *Skeletonema* community composition from a long-term time series in Narragansett Bay identified using high-throughput DNA sequencing. *Marine Ecology Progress Series* 556: 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps11843>

- Chen G.-F., Wanf G.-C., Zhang, B.-Y. et al.** 2007. Morphological and phylogenetic analysis of *Skeletonema costatum*-like diatoms (Bacillariophyta) from China Sea. *European Journal of Phycology* 42: 163–175. <https://doi.org/10.1080/09670260601149784>
- Cheng J., Li Ya., Liang J. et al.** 2008. Morphological variability and genetic diversity in five species of *Skeletonema* (Bacillariophyta). *Progress in Natural Science* 18: 1345–1355. <https://doi.org/10.1016/J.PNSC.2008.05.002>
- Cleve P. T.** 1873. Examination of diatoms found on the surface of the sea of Java. *Bihang till Kongl. Svenska vetenskaps-akademiens handlingar* 11: 3–13.
- Daniel R.** 2016. Antibacterial activity of the marine diatom *Skeletonema costatum* against selected human pathogens. *International Journal of Current Pharmaceutical Research* 7 (5): 233–236.
- Ellegaard M., Godhe A., Härnström K. et al.** 2008. The species concept in a marine diatom: LSU rDNA-based phylogenetic differentiation in *Skeletonema marinoi/dohrnii* (Bacillariophyceae) is not reflected in morphology. *Phycologia* 47: 156–167. <https://doi.org/10.2216/07-09.1>
- Greville R. K.** 1865. Description of new and rare diatoms. *The Transactions of the Microscopical Society of London, Series 16*. 13: 43–57.
- Greville R. K.** 1866. Description of new and rare diatoms // *The Transactions of the Microscopical Society of London, Series 20* 14: 77–86.
- Gu H., Zhang X., Sun J. et al.** 2012. Diversity and seasonal occurrence of *Skeletonema* (Bacillariophyta) species in Xiamen Harbour and Surrounding Seas, China. *Cryptogamie, Algologie* 33: 245–263. <https://doi.org/10.7872/crya.v33.iss3.2012.245>
- Hasle G. R.** 1973. Morphology and taxonomy of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *Norwegian Journal of Botany* 20: 109–137
- Hasle G. R., Fryxell G. A.** 1970. Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy. *Transactions of the American Microscopical Society* 89: 469–474.
- Hevia-Orube J., Orive E., David H. et al.** 2016. *Skeletonema* species in temperate estuary: a morphological, molecular and physiological approach. *Diatom Research* 31(3): 1–13. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2016.1228548>
- Jung S. W., Yun S. M., Lee S. D. et al.** 2009. Morphological characteristics of four species in the genus *Skeletonema* in coastal waters of South Korea. *Algae* 24(4): 195–203. <https://doi.org/10.4490/ALGAE.2009.24.4.195>
- Kooistra W. H. C. F., Sarno D., Balzano S. et al.** 2008. Global diversity and biogeography of *Skeletonema* species (Bacillariophyta). *Protist* 159: 177–193. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2007.09.004>
- Lauritano C., Andersen J. H., Hansen E. et al.** 2016. Bioactivity screening of microalgae for antioxidant, anti-inflammatory, anticancer, anti-diabetes, and antibacterial activities. *Frontiers in Marine Science* 3: 68. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00068>
- Lauritano C., Martin J., De la Cruz M. et al.** 2018. First identification of marine diatoms with antituberculous activity. *Scientific Reports* 8: 2284. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20611-x>
- Mann D. G., Evans K. M.** 2007. Molecular genetics and the neglected art of diatomics. In: Brodie J., Lewis J. (Eds.), *Unravelling the algae: The past, present and future of algal systematics*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 231–266.
- Naviner M., Bergé J.-P., Durand P., Le Bris H.** 1999. Antibacterial activity of the marine diatom *Skeletonema costatum* against aquacultural pathogens. *Aquaculture* 174: 15–24. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00513-4](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00513-4)
- Norman G.** 1857. Notes on some new and rare Diatomaceae from the stomachs of Ascidae. *The Annals and magazine of Natural History, Series 2* 20: 158–159.
- Pfannkuchen D. M., Godrijan J., Tanković M. S.** 2018. The Ecology of one cosmopolitan, one newly introduced and one occasionally advected species from the genus *Skeletonema* in a highly structured ecosystem, the Northern Adriatic. *Microbial Ecology* 75: 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1069-9>
- Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I. et al.** 1979. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia Beihefte* 64: 513–533.
- Sarno D., Kooistra W. H. C. F., Balzano S. et al.** 2007. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae): III. Phylogenetic position and morphological variability of *Skeletonema costatum* and *Skeletonema grevillei* with the description of *Skeletonema ardens* sp. nov. *Phycologia* 43 (1): 156–170. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00305.x>
- Sarno D., Kooistra W. H. C. F., Medlin L. K. et al.** 2005. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae): II. An assessment of the taxonomy of *S. costatum*-like species with

- the description of four new species. *Journal of Phycology* 41: 151–176. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04067.x>
- Shevchenko O. G., Aizdaicher N. A.** 2014. The morphology and development in laboratory culture of the diatoms *Skeletonema grethae* Zingone et Sarno, 2005 and *S. japonicum* Zingone et Sarno, 2005, which are new to the seas of Russia. *Russian Journal of Marine Biology* 40(4): 266–272. <https://doi.org/10.1134/S1063074014040129>
- Shevchenko O. G., Orlova T. Yu., Maslennikov S. I.** 2004. Seasonal Dynamics of the Diatoms of the Genus *Chaetoceros* Ehrenberg in Amursky Bay (Sea of Japan). *Russian Journal of Marine Biology* 30(1): 11–19. <https://doi.org/10.1023/B:RUMB.0000020564.12182.b8>
- Shevchenko O. G., Ponomareva A. A.** 2015. The morphology and ecology of the marine diatom *Skeletonema marinoi* Sarno et Zingone, 2005 from the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology* 41(6): 453–456.
- Shevchenko O. G., Ponomareva A. A., Turanov S. V., Dutova D. I.** 2019. Morphological and genetic variability of *Skeletonema dohrnii* and *Skeletonema japonicum* (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan. *Phycologia* 58(1): 95–107. <https://doi.org/10.1080/00318884.2018.1517540>
- Shevchenko O. G., Ponomareva A. A., Shulgina M. A., Tevs K. O., Orlova T. Yu.** 2022. *Skeletonema* species (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan: morphology, ecology, seasonal and long-term dynamics. *Botanica Marina* 65(3): 1–17 <https://doi.org/10.1515/bot-2021-0102>
- Truby E. W.** 1997. Preparation of single-celled marine dinoflagellates for electron microscopy. *Microscopy Research and Technique* 36: 337–340.
- Yamada M., Katsuki E., Otsubo M. et al.** 2010. Species Diversity of the Genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae) in the Industrial Harbor Dokai Bay. *Journal of Oceanography* 66: 755–771. <https://doi.org/10.1007/s10872-010-0062-4>
- Yamada M., Otsubo M., Kodama M. et al.** 2014. Species composition of *Skeletonema* (Bacillariophyceae) in planktonic and resting-stage cells in Osaka and Tokyo Bays. *Plankton and Benthos Research* 9: 168–175. <https://doi.org/10.3800/pbr.9.168>
- Yamada M., Otsubo M., Tsutsumi Y. et al.** 2013. Species diversity of the marine diatom genus *Skeletonema* in Japanese brackish water areas. *Fisheries Science* 70: 923–934. <https://doi.org/10.1007/s12562-013-0671-0>
- Zingone A., Percopo I., Sims P. A. et al.** 2005. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae). I. A re-examination of the type material of *Skeletonema costatum*, with the description of *S. grevillei* sp. nov. *Journal of Phycology* 41: 140–50. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04066.x>
- Zvyagintsev A. Yu., Radashevsky V. I., Ivin V. V. et al.** 2011. Nonindigenous Species in the Far Eastern Seas of Russia. *Russian Journal of Biological Invasions* 2(2–3): 164–182.