

***Caloneis aerophila* W. Bock (Bacillariophyceae):
новые молекулярные и фенотипические данные**

Вероника Борисовна Багмет^{1✉}, Вячеслав Юрьевич Никулин¹, Артур Юрьевич Никулин¹, Резеда Зинуровна Сущенко¹, Шамиль Раисович Абдуллин¹

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
ДВО РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: chara1989@yandex.ru

Получена 18 июля 2025 г.; принята к публикации 27 августа 2025 г.

Аннотация. *Caloneis aerophila* W. Bock – слабоизученный вид диатомовых водорослей, ранее отмеченный в Европе и Северной Америке, включая ее арктическую часть. В европейской части России он обнаружен в почвах Полярного Предуралья и Приполярного Урала. В Приморском крае в погребённых почвах городища Стеклянуха ранее были выявлены лишь пустые створки данного вида. Клон *C. aerophila* был выделен из образца почвы, отобранного в июле 2021 г. в Хасанском районе Приморского края, и идентифицирован с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии. Дополнены морфометрические данные *C. aerophila* (уточнен нижний предел длины клетки), изучена ультраструктура штрихов, и детально описано строение эпипингулюма. Впервые для вида получена нуклеотидная последовательность гена *rbcL* хлоропластной ДНК. Филогенетический анализ подтвердил, что род *Caloneis* не является монофилетичным и тесно связан с представителями рода *Pinnularia*.

Ключевые слова: *Caloneis*, морфология, филогения, *rbcL*, сканирующая электронная микроскопия, Приморский край.

***Caloneis aerophila* W. Bock (Bacillariophyceae):
new molecular and phenotypic data**

Veronika B. Bagmet^{1✉}, Vyacheslav Yu. Nikulin¹, Arthur Yu. Nikulin¹,
Rezeda Z. Sushchenko¹, Shamil R. Abdullin¹

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: chara1989@yandex.ru

Received July 18, 2025; accepted August 27, 2025

Abstract. *Caloneis aerophila* W. Bock is an under-studied diatom species previously recorded in Europe and North America, including the Arctic region. In the European part of Russia, it has been found in soils of the Polar Cis-Urals and Subpolar Urals. In Primorsky Krai, only empty valves of this species had been previously identified in buried soils at the Steklyanukha archaeological site. A clone of *C. aerophila* was isolated from a soil sample collected in July 2021 in the Khasansky District of Primorsky Krai and identified using light and scanning electron microscopy. Morphometric data for *C. aerophila* were supplemented, with the lower limit of cell length refined; the ultrastructure of the striae was studied; and the structure of the epicingulum was described in detail. For the first time, a nucleotide sequence of the chloroplast DNA *rbcL* gene was obtained for this species. Phylogenetic analysis confirmed that the genus *Caloneis* is not monophyletic and is closely related to species of the genus *Pinnularia*.

Keywords: *Caloneis*, morphology, phylogeny, *rbcL*, scanning electron microscopy, Primorsky Krai.

Введение

Диатомовые водоросли широко распространены в природе и населяют всевозможные экосистемы: пресные и солёные, стоячие и текущие водоёмы и водотоки, влажные скалы, почву. Они входят в активную часть почвенной микрофлоры и принимают участие в различных почвенных процессах (Round et al. 1990).

Род *Caloneis* Cleve был выделен из рода *Pinnularia* Ehrenberg в 1894 году (Cleve 1894) и на сегодняшний день включает 247 видов (Guiry, Guiry 2025). Диагностическим признаком рода *Caloneis* считается строение альвеол, большей частью закрытых с внутренней стороны кремнезёмным слоем, который оставляет открытым небольшое круглое отверстие (Куликовский и др. 2016). Тем не менее правомерность его выделения долгое время оспаривалась (Hustedt 1930; Cox 1988; Krammer 2000; Witkowski et al. 2000; Mann 2001). Молекулярно-генетические данные показали, что род *Caloneis* не является монофилетичным и тесно связан с представителями *Pinnularia* (Souffreau et al. 2011; Kulikovskiy et al. 2023). Возможно, причиной этого является недостаточная изученность видов *Caloneis* и *Pinnularia* современными методами. Таким образом, получение новых данных для видов этих двух родов становится актуальной задачей для решения проблем их систематики.

Caloneis aerophila W. Bock был отмечен в различных местообитаниях в Европе (Veselá, Johansen 2009; Bāk et al. 2012; Căraus 2017; Roubex et al. 2021), Северной Америке (Lowe, Collins 1973; Kocielek 2005), включая ее арктическую часть (Antoniades et al. 2005; Mather et al. 2010; Granqvist et al. 2024). В европейской части России этот вид обнаружен в почвах Полярного Предуралья (Dorokhova 2003) и Приполярного Урала (Новаковская и др. 2012). На Дальнем Востоке пустые створки *C. aerophila* обнаружены только в погребённых почвах городища Стеглянуха-2 (Приморский край, Шкотовский район; 43.349065 N, 132.475782 E; Корнюшенко и др. 2022), которое было, вероятнее всего, построено чжурчжэнями (XII–XIII вв.).

На сегодняшний день этот вид остается слабо изученным. Он был описан из пробы песчаника из южной части горного массива Рён (Германия) (Bock 1963). Характеристика вида затем была дополнена (Krammer, Lange-Bertalot 1986), с тех пор морфологические данные не уточнялись (Joh 2013; Hofmann et al. 2017). В частности, у вида отсутствуют сведения о строении эпицингулюма и штрихов, а также молекулярные данные в базе GenBank NCBI.

Цель нашей работы – получить первые молекулярные и дополнить имеющиеся фенотипические и географические данные о виде диатомовой водоросли *Caloneis aerophila*.

Материалы и методы

Смешанная проба объёмом 125 см³ была отобрана 29.07.2021 г. в широколиственном лесу в окрестностях с. Рязановка (Приморский край, Хасанский район; 42.783333 N, 131.15 E) из верхнего слоя почвы (бурозем типичный сильнокаменистый) под опадом листьев на глубине 0–5 см с использованием стандартных методов (Кузяхметов, Дубовик 2001).

Клон навикулоидной диатомеи выделяли с использованием микропипетки (Andersen 2005) и культивировали в чашках Петри диаметром 40 мм с жидкой питательной средой Dm (Mann, Cherpurnov 2004) с pH = 5.3 в люминостате с интенсивностью света 2500–3000 лк (17.9–21.4 мкмоль фотонов м⁻² с⁻¹) с периодом 16 : 8 ч (свет : темнота) и температуре от 20 до 22 °C в течение тринадцати месяцев для изучения жизненного цикла. Клон (VCA-285) хранится в коллекции культур лаборатории ботаники Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Морфологию и ультраструктуру клеток изучали с помощью светового микроскопа (СМ) Olympus BX53 (Olympus Corporation, Токио, Япония), оснащенного DIC-оптикой Nomarski, и цифровой камерой Olympus DP27 (Olympus Corporation,

Токио, Япония), а также сканирующего электронного микроскопа Merlin (Carl Zeiss, Йена, Германия). Створки очищали кипячением в 30% растворе перекиси водорода с последующим многократным промыванием дистиллированной водой. Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) очищенный материал сушили на покровных стеклах. Стеклянные пластины крепили к держателям образцов со штыревым креплением и напыляли сплавом золота и палладия (Au–Pd, 6:4). Морфометрические данные анализировали с использованием пакета программ Statistica 10.0 и Microsoft Office Excel 2007.

Для выделения ДНК клеточную биомассу отбирали во время экспоненциальной фазы роста и концентрировали центрифугированием. Общую геномную ДНК выделяли по методу Ц. С. Эхта с соавторами (Echt et al. 1992) с некоторыми модификациями (Abdullin et al. 2021). Амплификацию участка гена *rbcL* хлоропластной ДНК проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с помощью амплификатора T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories, Inc., Геркулес, США) и набора Encyclo Plus (Евроген, Москва, Россия) с праймерами DPrbcL1 и DPrbcL7 (Daugbjerg, Andersen 1997). Продукты ПЦР очищали с использованием реагента ExoSAP-IT (Affymetrix Inc., Санта-Клара, Калифорния, США). Секвенирование амплифицированного фрагмента проводилось в обоих направлениях с помощью генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, США) на базе ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН с набором BigDye Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, Мэриленд, США) и тех же праймеров, что и для ПЦР. Сборка последовательности осуществлялась в пакете программ Staden v.1.4 (Bonfield et al. 1995). Последовательность депонирована в базу данных GenBank под номером доступа: PV892976.

Набор данных был составлен на основе опубликованного набора Куликовского с соавторами (Kulikovskiy et al. 2023) с добавлением всех доступных в GenBank последовательностей, относящихся к роду *Caloneis* Cleve. Итоговое выравнивание включало 76 последовательностей (1410 позиций) представителей родов *Pinnularia* (47 последовательностей), *Caloneis* (27 последовательностей) и, в качестве внешней группы, *Sellaphora* Mereschkowsky (2 последовательности). Идентификаторы последовательностей (таксоны, номера доступа и названия штаммов) приведены в соответствии с данными GenBank. Выравнивание последовательностей проводилось в программе SeaView (Galtier et al. 1996) с последующей ручной корректировкой. Определение наиболее подходящей модели нуклеотидных замен для нашего набора данных осуществлялось на основе информационного критерия Акаике (AIC; Akaike 1974) в программе jModelTest 2.1.1 (Darriba et al. 2012). Оптимальной моделью оказалась TIM1+I+G. Филогенетический анализ выполнялся методами максимального правдоподобия (ML) и Байесовским подходом (BI). Для ML-анализа использовалась программа RAxML-NG (Kozlov et al. 2019; <https://github.com/amkozlov/raxml-ng>); для BI – MrBayes 3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck 2003). В BI анализе проводилось 5 миллионов генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций, т. е. 50 000 проб. Первые 25% проб (до достижения плато значений $-\ln L$) исключались из анализа. Конвергенция цепей Маркова (МСМС) к стационарному распределению оценивалась визуально с использованием программы Tracer v. 1.7.1 (Rambaut et al. 2018) по апостериорным вероятностям и значениям ESS (>200). Поддержка узлов на ML-деревьях оценивалась методом быстрого бутстрепа (Bootstrap Percentage, BP; Stamatakis et al. 2008), а для деревьев BI – по апостериорным вероятностям (Posterior Probabilities, PP) в BI. Значения BP менее 90% и PP менее 0.95 не рассматривались.

Визуализация филогенетических деревьев осуществлялась с помощью программы FigTree v. 1.4.4 (Rambaut 2018).

Результаты

На основании морфологических и морфометрических данных изолят VCA-285 определён как *Caloneis aerophila* (Krammer, Lange-Bertalot 1986; Hofman et al. 2017). Этот вид впервые обнаружен в живом состоянии в Приморском крае.

Морфологический анализ

Створки от линейно-ланцетных до ланцетных с клиновидными концами (рис. 1А–Н). Шов может быть как изогнутым (рис. 2В), так и прямым (рис. 2D). Длина 8.8–23.4 мкм, ширина 3.1–4.8 мкм.

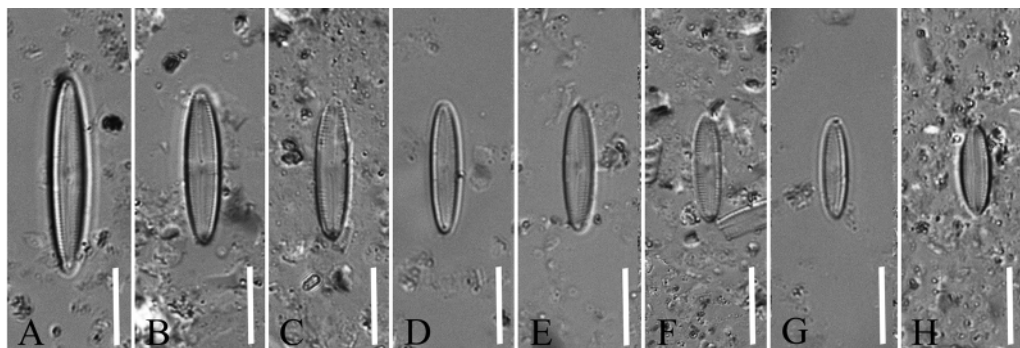


Рис. 1. *Caloneis aerophila* (изолят VCA-285), СМ: изменение формы створок в процессе жизненного цикла. Масштабная линейка: 10 мкм.

Fig. 1. *Caloneis aerophila* (clone VCA-285), LM: changing of valve shape during the life cycle. Scale bar: 10 μ m.

На наружной поверхности створки проксимальные окончания шва каплевидные, отклонены в сторону, противоположную дистальным концам (рис. 2А–F). Дистальные окончания шва заходят на мантию (рис. 2А, Е). Осевое поле ланцетное, расширяющееся от концов к центральной части (рис. 2В–D), центральное поле широкое, прямоугольное, образует гиалиновую фасцию до краев створки (рис. 2В–F). Штрихи параллельные, слегка сходящиеся на концах (рис. 2В–D), щелевидные, пересеченные продольной линией (рис. 2С, F), слабо заходят на поверхность мантии (рис. 3В), 17–25 штрихов в 10 мкм.

На внутренней поверхности створки проксимальные окончания шва расположены близко друг к другу и отклонены в сторону (рис. 3А, С), дистальные концы оканчиваются хеликтоглоссами (рис. 3А). Альвеолы в значительной степени закрыты кремнеземным слоем, оставляя открытым лишь небольшое круглое отверстие у края створки (рис. 3А, С).

Гипоцингулюм полностью перекрыт эпицингулюмом (рис. 3В). Эпицингулюм состоит из четырёх вставочных поясков (рис. 3В). Вальвокопула перфорирована рядом круглых пор (рис. 3В, Е). Второй поясик уже вальвокопулы и не имеет перфорации (рис. 3В, Е, F). Третий поясик по ширине такой же, как и второй, но его край бахромчатый (рис. 3В, Е, F), четвёртый поясик редуцированный, в виде язычка (рис. 3В, D).

На мелких створках (менее 12 мкм длиной) были отмечены тератологии: укороченная ветвь шва, неправильное расположение штрихов (рис. 3F).

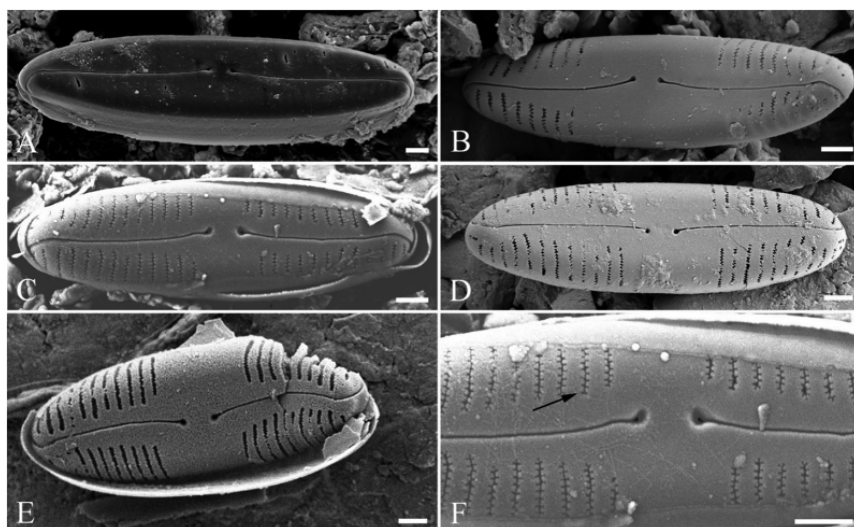


Рис. 2. *Caloneis aerophila* (изолят VCA-285), наружная поверхность створки, СЭМ: А – общий вид крупной створки, В – створка с изогнутым швом, С, D – створки с прямым швом, Е – створки со швом, заходящим на поверхность мантии, F – центральное поле с проксимальными окончаниями шва и щелевидными штрихами (стрелка). Масштабная линейка 1 мкм.

Fig. 2. *Caloneis aerophila* (clone VCA-285), external view of the valve, SEM: A – general view of a large valve, B – valve with a curved raphe, C, D – valves with a straight raphe, E – valves with a raphe extending onto the mantle surface, F – central area with proximal raphe ends and slit-like striae (arrow). Scale bar 1 μ m.

Филогенетический анализ

На филогенетическом дереве порядок ветвления основных клад оказался слабо разрешён. Последовательности представителей рода *Caloneis* группируются в четыре независимые линии (I–IV; рис. 4). Линия I занимает базальное положение на дереве, высоко поддержана (98/1.00) и включает *Caloneis* cf. *linearis* и еще семь неидентифицированных представителей данного рода. Линия II поддержана только топологически и объединяет *C. lauta*, *C.* cf. *westii* и три неидентифицированных таксона. Сестринскую позицию к ней (–/0.99) занимает клада видов рода *Pinnularia*, состоящая из *P. baicalodivergens*, *P. valida*, *P. ministomatophora*, *P. stomatophora* и *P. divergens*. Клон *C. aerophila* (VCA-285) располагается в основании линии III, базальные узлы которой лишены поддержки (рис. 4). Эта линия кроме нашего изолята включает наиболее схожую с ним последовательность *C. budensis* (AT-220.06), а также устойчивую подкладу, сформированную *C. silicula*, *C. lewisii*, *C. fontinalis* и неопределённым до вида штаммом *Caloneis* sp. Линия IV имеет максимальную поддержку (100/1.00) и включает четыре последовательности типового вида рода – *Caloneis amphisbaena* (Bory) Cleve. Близость к этой кладе проявляют две последовательности рода *Pinnularia* (*P. brebissonii* и *P.* cf. *microstauron*).

Обсуждение

В результате морфологического, морфометрического и молекулярно-генетического анализа клона диатомовой водоросли, выделенного из почвы, отобранной в Хасанском районе Приморского края, дополнена морфологическая

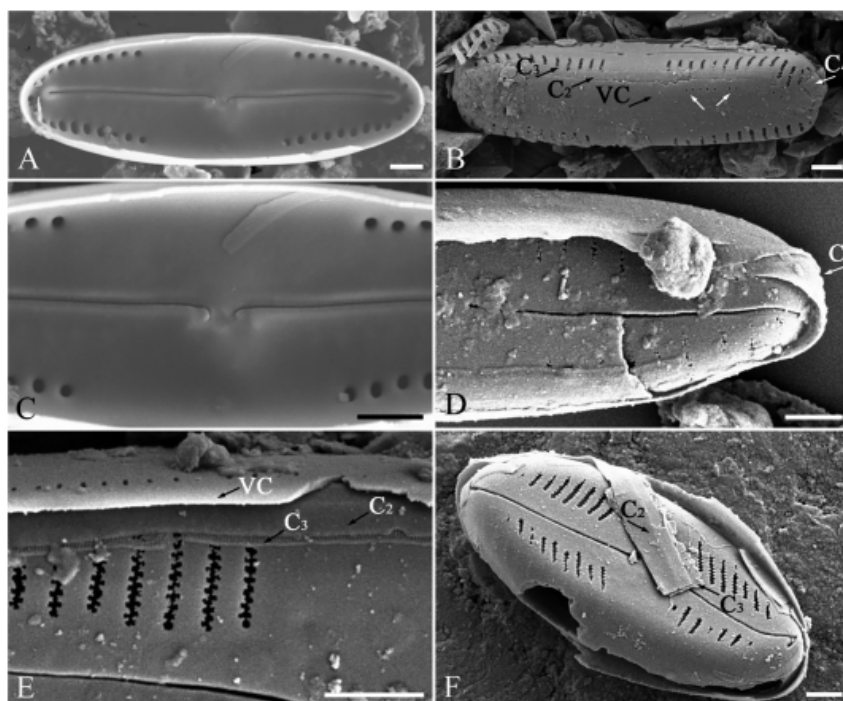


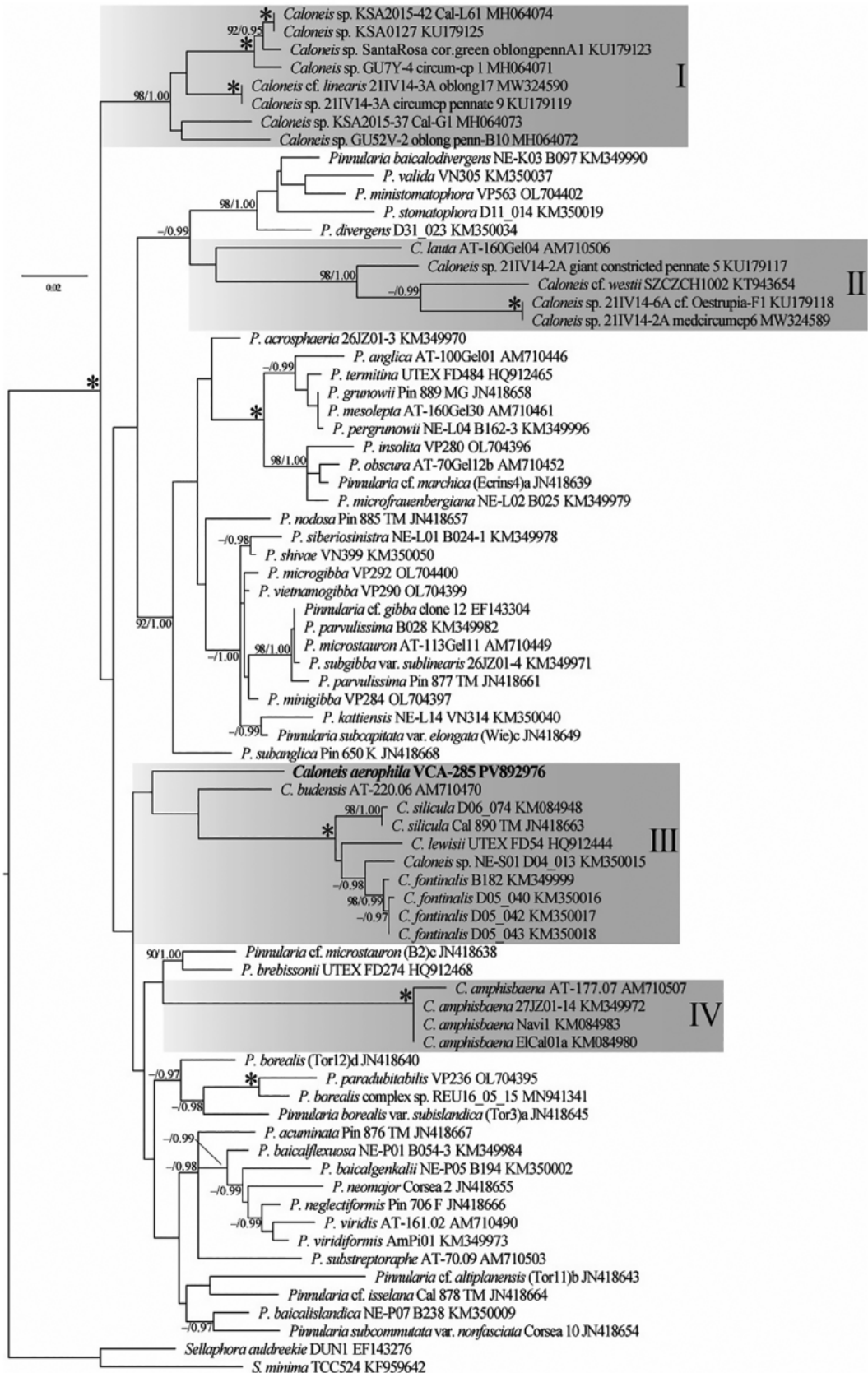
Рис. 3. *Caloneis aerophila* (изолят VCA-285), СЭМ: А – общий вид створки с внутренней стороны, В – створка с пояса, на которой видно строение эпicingулюма (VC – вальвокопула, C_2 – C_4 – вставочные пояски, белыми стрелками указана перфорация вальвокопулы), С – центральное поле с проксимальными окончаниями шва (внутренняя поверхность створки), D – конец створки с четвертым пояском (C_4), E – створка с третьим вставочным пояском с бахромчатым краем (C_3), F – мелкая створка с тератологиями. Масштабная линейка 1 мкм.

Fig. 3. *Caloneis aerophila* (clone VCA-285), SEM: A – general view of the valve from the inside, B – valve, which shows the structure of the epicingulum (VC – valvocopula, C_2 – C_4 – copulae, white arrows indicate the perforation in the valvocopula), C – central area with proximal ends of the raphe (inner surface of the valve), D – valve apex with the fourth copula (C_4), E – valve with the third fringed edge copula (C_3), F – small valve with teratologies. Scale bar 1 μ m.

и морфометрическая характеристика вида *Caloneis aerophila*. В процессе культивирования длина его створок уменьшалась до 8.8 мкм, что существенно меньше указанной в диагнозе нижней видовой границы в 14 мкм (Krammer, Lange-Bertalot 1986). Число штрихов в 10 мкм (18–25) и ширина створок (3–5 мкм) штамма VCA-285

Рис. 4. ML-дерево, иллюстрирующее положение клона *Caloneis aerophila* VCA-285 (жирный шрифт) среди представителей родов *Pinnularia* и *Caloneis* на основании сравнения последовательностей хлоропластного гена *rbcL* (модель TIM1+I+G). Значения поддержки [ML/BI, (BP) $\geq 90\%$ и (PP) ≥ 0.95 ; узлы с 100/1.00 обозначены звёздочками] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Fig. 4. ML tree illustrating the position of the *Caloneis aerophila* clone VCA-285 (bold) among members of the genera *Pinnularia* and *Caloneis* based on the comparison of the chloroplast *rbcL* gene sequences (TIM1+I+G model). Support values [ML/BI, (BP) $\geq 90\%$ and (PP) ≥ 0.95 ; nodes with 100/1.00 are marked with asterisks] are indicated above/below the corresponding branches. Scale bar – number of nucleotide substitutions per position.



полностью соответствовали диагнозу вида (Krammer, Lange-Bertalot 1986). Изучение обильного культурального материала позволило получить первую детальную информацию об ультраструктуре штрихов *C. aerophila*, которые имеют щелевидное строение. Альвеолы с внутренней стороны створок округлой формы, но у них отсутствуют гиалиновые выросты, как у *C. fontinalis* (Grunow) A. Cleve (Van de Vijver et al. 2020).

Впервые описано строение эпицингулома, который содержит поясок с бахромчатым краем, ранее не отмеченный у других представителей рода. Однако эта структура похожа на ранее описанные у *C. warmingii* Østrup бороздки, идущие между мантией и вальвокопулой (Van de Vijver et al. 2023, рис. 12). Вальвокопула перфорирована одним рядом округлых ареол, что ранее было обнаружено у *C. fontinalis* (Van de Vijver et al. 2020, рис. 47). Поясок в виде язычка ранее был отмечен у *C. mendosina* Frenguelli (Sunesen et al. 2017, рис. 39, 41, 42, 46–48). Тератологические формы, выявленные у нашего штамма, могут быть вызваны различными факторами (Falasco et al. 2009), включая длительное культивирование (Генкал, Елизарова 1989). Появление тератологий при длительном культивировании было отмечено нами у представителей диатомовых водорослей, относящихся к другим семействам: *Mayamaea arida* (Bock) (Bagmet et al. 2021), *Nitzschia acidoclinata* Lange-Bertalot (Bagmet et al. 2022), *Luticola ectorii* Levkov, Metzeltin & A. Pavlov, *L. sparsipunctata* Levkov, Metzeltin & A. Pavlov (Bagmet et al. 2024) и др.

Нами получены и проанализированы первые генетические данные для *C. aerophila*. Филогенетические анализы набора данных *rbcL* подтвердили выводы предыдущих исследований о полифилии рода *Caloneis*, его тесной связи с *Pinnularia* (Bruder et al. 2008; Souffreau et al. 2011; Kulikovskiy et al. 2023) и показали близость *C. aerophila* с видами *Caloneis*, слагающими линию III. На дереве *C. aerophila* занимал базальное положение в составе линии III, в которую также входили *C. budensis*, *C. fontinalis*, *C. lewisii*, *C. silicula*, и один неопределённый таксон *Caloneis* sp. При этом близость *C. aerophila* и *C. budensis* к вершинной подкладе (“caloneis1” по классификации М. Куликовского с соавторами (Kulikovskiy et al. 2023)) поддержана лишь топологически. В анализах этих авторов, основанных на объединённой матрице *rbcL* и участка SSU рДНК, *C. budensis* занимал обособленное положение вместе с *Pinnularia* cf. *microstauron* и *P. brebissonii*, поэтому состав и структура линии III требуют уточнения. Линия I, включающая *Caloneis* cf. *linearis* и семь неидентифицированных таксонов, соответствует расширенной подкладе “caloneis2” по Kulikovskiy et al. (2023), где она была представлена лишь двумя последовательностями. В анализах этих авторов подклада “caloneis3”, включала типовой вид *C. amphisbaena*, но на нашем дереве (рис. 4) она распалась на две клады: линию II (*C. lauta* и *C. cf. westii*) и линию IV, обладающую высокой поддержкой (100/1.00). Различия в составе клад *Caloneis* в наших анализах и М. Куликовского с соавторами (Kulikovskiy et al. 2023) могут быть обусловлены существенно большей выборкой таксонов (27 в нашем наборе данных против 17 по Kulikovskiy et al. 2023) и использованием разных молекулярных маркеров (один против двух, соответственно).

Заключение

Таким образом, находка *Caloneis aerophila* в живом состоянии в Хасанском районе Приморского края подтверждает присутствие вида на территории региона и расширяет его ареал. В результате наших исследований была дополнена его морфологическая и морфометрическая характеристика (уточнен нижний предел длины клетки с 14 мкм до 8.8 мкм), впервые изучено строение ультраструктуры

эпицингулюма и штрихов. Установлено, что эпицингулюм *C. aerophila* содержит поясок с бахромчатым краем, ранее не отмеченный у других представителей рода, а штрихи имеют щелевидное строение с альвеолами округлой формы, но без гиалиновых выростов. Также получены первые молекулярные данные, которые показали близость *C. aerophila* к линии III наряду с видами *C. budensis*, *C. fontinalis*, *C. lewisii*, *C. silicula*. Дальнейшие исследования, включающие расширенную выборку штаммов и использование нескольких маркеров (в том числе ядерные), позволят более точно реконструировать филогенетические отношения в пределах рода *Caloneis* и, возможно, пересмотреть его систематику.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7). Авторы также выражают признательность коллегам из лаборатории почвоведения и экологии почв ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток: к. б. н., с. н. с. Е. А. Жариковой и к. б. н., с. н. с. И. В. Киселёвой за помощь в определении типа почвы.

Литература (References)

- Генкал С. И., Елизарова В. А. 1989. Новые данные по изменению водоросли *Diatoma elongatum* Ag. в культуре // *Биология внутренних вод*. № 81. С. 32–36. (Genkal S. I., Elizarova V. A. 1989. New data on changes in the alga *Diatoma elongatum* Ag. in culture. *Inland Water Biology* 81: 32–36. [In Russian].)
- Корнюшенко Т. В., Разжигаева Н. Г., Ганзей Л. А., Гребенникова Т. А., Кудрявцева Е. П., Пискарева Я. Е., Прокопец С. Д. 2022. Признаки трансформации геосистем при освоении Южного Приморья в средневековье: городище Стеклянуха-2 // *Геосистемы переходных зон*. Т. 6, № 1. С. 24–42. (Kornyushenko T. V., Razzhigaeva N. G., Ganzey L. A., Grebennikova T. A., Kudryavtseva E. P., Piskareva Ya. E., Prokopets S. D. 2022. Signs of transformation of geosystems during the development of Southern Primorye in the Middle Ages: the Steklyanukha-2 settlement. *Geosystems of Transition Zones* 6(1): 24–42. [In Russian].) <https://doi.org/10.30730/trz.2022.6.1.024-042>
- Кузяхметов Г. Г., Дубовик И. Е. 2001. Методы изучения почвенных водорослей. – Уфа: Изд-во БашГУ. 56 с. (Kuz'yakhmetov G. G., Dubovik I. E. 2001. Methods for studying soil algae. Ufa: Publishing house of Bashkir State University, 56 pp. [In Russian].)
- Куликовский М. С., Глущенко А. М., Кузнецова И. В., Генкал С. И. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. – Ярославль: Филигрань. 803 с. (Kulikovskiy M. S., Glushchenko A. M., Kuznetsova I. V., Genkal S. I. 2016. Identification book of diatoms from Russia. Yaroslavl: Filigran, 804 pp. [In Russian].)
- Новаковская И. В., Патова Е. Н., Шабалина Ю. Н. 2012. Почвенные водоросли горно-тундровых сообществ Приполярного Урала (Национальный парк «Югыд ва») // *Ботанический журнал*. Т. 97, № 3. С. 305–320. (Novakovskaya I. V., Patova E. N., Shabalina Yu. N. 2012. Soil algae of mountain tundra communities of the Subpolar Urals (Yugyd Va National Park). *Botanicheskij Zhurnal* 97(3): 305–320. [In Russian].)
- Abdullin Sh. R., Nikulin A. Yu., Bagmet V. B., Nikulin V. Yu., Gontcharov A. A. 2021. New cyanobacterium *Aliterella vladivostokensis* sp. nov. (Aliterellaceae, Chroococcidiopsidales), isolated from temperate monsoon climate zone (Vladivostok, Russia). *Phytotaxa* 527(3): 221–233. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.527.3.7>
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions of Automatic Control* 19: 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Andersen R. A. 2005. Algal Culturing Techniques. Burlington: Elsevier Academic Press, 589 pp.
- Antoninades D., Douglas M. S. V., Smol J. P. 2005. Benthic diatom autecology and inference model development from the Canadian High Arctic Archipelago. *Journal of Phycology* 41: 30–45. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04049.x>
- Bagmet V. B., Nikulin A. Yu., Abdullin Sh. R., Nikulin V. Yu., Gontcharov A. A. 2021. New molecular and phenotypic data on *Mayamaea arida* (Bock) Lange-Bertalot (Bacillariophyta). *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science* 937 (2): 022002. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022002>

- Bagmet V. B., Abdullin S. R., Nikulin A. Y., Nikulin V. Y., Gontcharov A. A. 2022. Biology, genetic diversity, and ecology of *Nitzschia acidoclinata* Lange-Bertalot (Bacillariophyta). *Diversity* 14: 1133. <https://doi.org/10.3390/d14121133>
- Bagmet V. B., Nikulin A. Y., Nikulin V. Y., Gontcharov A. A., Abdullin S. R. 2024. Morphology, molecular genetics and features of the life cycle of three species of *Luticola* D. G. Mann (Bacillariophyceae) from the Russian Far East. *Russian Journal of Developmental Biology* 55(4): 171–185. <https://doi.org/10.1134/S1062360424700164>
- Bąk M., Witkowski A., Żelazna-Wieczorek J., Wojtal A. Z., Szczepocka E., Szulc K., Szulc B. 2012. Klucz do oznaczania okrzemek w fitobentosie na potrzeby oceny stanu ekologicznego wód powierzchniowych w Polsce. Warszawa, 452 pp.
- Bock W. 1963. Diatomeen extreme trockener Standorte. *Nova Hedwigia* 5(1/2): 199–254.
- Bonfield J. K., Smith K. F., Staden R. 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nuc. Ac. Res.* 23: 4992–4999. <https://doi.org/10.1093/nar/23.24.4992>
- Bruder K., Sato S., Medlin L. K. 2008. Morphological and molecular investigations of naviculoid diatoms IV. *Pinnularia* vs. *Caloneis*. *Diatom* 24: 8–24.
- Căraus I. 2017. Algae of Romania. A distributional checklist of actual algae. *Studii si Cercetări Biologie* 7: 1–1002.
- Cleve P. T. 1894. Synopsis of the naviculoid diatoms. Part I. *Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Series 4* 26(2): 1–194.
- Cox E. 1988. Variation within the genus *Pinnularia* Ehrenb.: Further evidence for the use of live material in diatom systematics? In: Proceedings of the 9th International Diatom Symposium, Bristol, UK, 24–30 August 1988, pp. 437–447.
- Darriba D., Taboada G., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Natural Methods* 9: 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Daughjerg N., Andersen R. A. 1997. Phylogenetic analyses of the *rbcL* sequences from haptophytes and heterokont algae suggest their chloroplasts are unrelated. *Molecular Biology and Evolution* 14(12): 1242–1251. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025733>
- Dorokhova M. 2003. Diatom algae as indicators of technogenic changes in soils adjacent to coal mine. *Acta Botanica Warmiae et Masuriae* 3: 145–154.
- Echt C. S., Erdahl L. A., McCoy T. J. 1992. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa. *Genome* 35: 84–87. <https://doi.org/10.1139/g92-014>
- Falasco E., Bona F., Ginepro M., Hlúbíková D., Hoffmann L., Ector L. 2009. Morphological abnormalities of diatom silica walls in relation to heavy metal contamination and artificial growth conditions. *Water SA* 35(5): 595–606.
- Galtier N., Gouy M., Gautier C. 1996. SEAVIEW and PHYLO_WIN: Two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Bioinformatics* 12 (6): 543–548. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/12.6.543>
- Granqvist S. K. J., Heikkinen J., Laksela P., Soininen J. 2024. The effect of habitat on benthic diatoms in subarctic ponds – differences between rock and sediment. *Diatom Research* 39(1): 13–26. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2024.2369048>
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2025. AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. Available online: <https://www.algaebase.org> (accessed on 1 June 2025).
- Hofmann H., Lange-Bertalot G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe: Over 800 common species used in ecological assessment. Koeltz Botanical Books, 942 pp.
- Hustedt F. 1930. Bacillariophyta (Diatomeae). In: A. Pascher (ed.) Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. Vol. 10, 2nd ed. Jena: Gustav Fisher Verlag, 466 pp.
- Joh G. 2013. Flora and fauna of Korea. Algal flora of Korea. Vol. 3, no. 11: Chrysophyta: Bacillariophyceae: Pennales: Raphidineae: Naviculaceae: *Caloneis* II, *Pinnularia* II. Freshwater Diatoms IX. 118 pp.
- Kociolek J. P. 2005. A checklist and preliminary bibliography of the recent, freshwater diatoms of inland environments of the continental United States. *Proceedings of the California Academy of Sciences. Fourth Series* 56(27): 395–525.
- Kozlov A. M., Darriba D., Flouri T., Morel B., Stamatakis A., Wren J. 2019. RAXML-NG: A fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics* 35(21): 4453–4455. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bt305>
- Krammer K. 2000. The Genus *Pinnularia*. Diatoms of Europe. Vol. 1. Ruggell, Liechtenstein: Gantner Verlag, 703 pp.

- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. Susswasserflora von Mitteleuropa. Band 2/1. Jena: Gustav Fisher Verlag, 876 pp.
- Kulikovskiy M., Glushchenko A., Kezlya E., Kuznetsova I., Kociolek J. P., Maltsev Y. 2023. The genus *Pinnularia* Ehrenberg (Bacillariophyta) from the Transbaikal Area (Russia, Siberia): Description of seven new species on the basis of morphology and molecular data with discussion of the phylogenetic position of *Caloneis*. *Plants* 12: 3552. <https://doi.org/10.3390/plants12203552>
- Lowe R. L., Collins G. B. 1973. An aerophilous diatom community from Hocking County, Ohio. *Transections of the American Microscopical Society* 92: 492–496.
- Mann D. G. 2001. A discussion of *Caloneis* and related genera. *Diatom* 17: 29–36.
- Mann D. G., Chepurnov V. A. 2004. What have the Romans ever done for us? The past and future contribution of culture studies to diatom systematics. *Nova Hedwigia* 79: 237–291. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2004/0079-0237>
- Mather L., MacIntosh K., Kaczmarzka I., Klein G., Martin J. L. 2010. A checklist of diatom species reported (and presumed native) from Canadian coastal waters. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2881: 1–78.
- Rambaut A. 2018. FigTree v.1.4.4. URL: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (Accessed 10 January 2024).
- Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67: 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ronquist F., Huelsenbeck J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19 (12): 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Roubeix V., Attia L., Chavaux R., Very F., Olivier A., Ector L., Vassal V. 2021. Specificity of diatom communities attached on the carapace of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Advances in Oceanography and Limnology* 12 (1): 1–11. <https://doi.org/10.4081/aiol.2021.9119>
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. 1990. The diatoms: biology & morphology of the genera. Cambridge University Press, 747 pp.
- Souffreau C., Verbruggen H., Wolfe A. P., Vanormelingen P., Siver P. A., Cox E. J., Mann D. G., Van de Vijver B., Sabbe K., Vyverman W. 2011. A time-calibrated multi-gene phylogeny of the diatom genus *Pinnularia*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 866–879.
- Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAXML web servers. *Systematic Biology* 57: 758–771. <https://doi.org/10.1080/10635150802429642>
- Sunesen I., Kubis J. I. T., Sar E. A. 2017. A re-investigation of three Frenguelli's *Caloneis* taxa (Pinnulariaceae, Bacillariophyta) from Argentina. *Phytotaxa* 305 (3): 165–178. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.305.3.4>
- Van de Vijver B., Levkov Z., Walter J., Ector L. 2020. Observations on and typification of *Navicula fontinalis* Grunow (Naviculaceae, Bacillariophyta). *Notulae Algarum* 143: 1–7.
- Van de Vijver B., Schuster T. M., Kusber W.-H., Leurs W. 2023. Observations and lectotypification of *Caloneis warmingii* Østrup (Naviculaceae, Bacillariophyceae). *Notulae Algarum* 302: 1–6.
- Veselá J., Johansen, J. R. 2009. The diatom flora of ephemeral headwater streams in the Elbsandsteingebirge region of the Czech Republic. *Diatom Research* 24 (2): 443–477.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 2000. Diatom flora of marine coasts. I. Ruggell, Liechtenstein: Gantner Verlag, 925 pp.