

УДК 561.261.1:551.782(571.63)

<https://doi.org/10.25221/kl.72.10>

<https://elibrary.ru/eiysxj>

НЕОГЕНОВЫЕ ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ ПРИМОРЬЯ

А.С. Авраменко

*Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток*

Проведено изучение центрических диатомовых водорослей из среднемиоценовых и плиоценовых отложений Приморья. Пресноводные центрические диатомеи родов *Aulacoseira*, *Alveolophora* и *Actinocyclus*, имеющих важное значение для стратиграфии региона, были изучены с помощью электронной микроскопии. Установленные морфологические особенности для среднемиоценовых и плиоценовых створок представителей родов *Aulacoseira* и *Alveolophora* позволяют использовать их в качестве индикаторных, что может быть применено при стратиграфическом зонировании неогеновых отложений Приморья. Выявлено присутствие *Actinocyclus goburnovii* в плиоценовых комплексах, хотя ранее считалось, что этот таксон исчезает в позднем миоцене.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, неоген, стратиграфия, морфологическая изменчивость, *Aulacoseira*, *Alveolophora*, *Aulacoseiraceae*, *Actinocyclus*, Bacillariophyceae.

NEOGENE CENTRIC DIATOMS AND THEIR IMPORTANCE FOR THE STRATIGRAPHY OF PRIMORYE TERRITORY

A.S. Avramenko

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,
Vladivostok, Russia*

The centric diatoms from the Middle Miocene and Pliocene deposits of Primorye are studied. The important for the stratigraphy of the region freshwater centric diatoms of the genera *Aulacoseira*, *Alveolophora* and *Actinocyclus* were studied by electron microscopy. The established morphological features for the Middle Miocene and Pliocene valves of representatives of the genera *Aulacoseira* and *Alveolophora* allow them to be used as indicators. This is can be used in

the stratigraphic zoning of Neogene deposits of Primorye. The presence of *Actinocyclus goburnovii* in Pliocene complexes is established, although it was previously thought that this taxon disappeared in the late Miocene.

Keywords: diatoms, Neogene, stratigraphy, morphological variability, *Alveolophora*, *Aulacoseira*, Aulacoseiraceae, *Actinocyclus*, Bacillariophyceae.

Диатомовые водоросли (Bacillariophyceae) – микроскопические одноклеточные растительные организмы, имеющие кремнеземный панцирь с видоспецифичной структурой, являются одной из распространённых групп водорослей в современных водоёмах разного типа (Round et al., 1990; Crawford et al., 2001; Каган, 2012). Особенно существенна их роль в фитопланктоне морских и континентальных водоёмов высоких и умеренных широт, где они в настоящее время доминируют по биомассе, численности и видовому разнообразию (Каган, 2012). Благодаря фотосинтетической деятельности, они формируют большое количество органического материала, который поддерживает функционирование водных экосистем, тем самым внося вклад в углеродный цикл Земли и другие биогеохимические круговороты питательных веществ, таких как азот и кремний (Bowler et al., 2010; Nelson et al., 1995; Каган, 2012). Способность диатомей извлекать растворённый в воде кремний и строить из него панцири определяет их ведущую роль в круговороте этого элемента. Они ежегодно дегидратируют и удаляют из океана 10^{10} т растворённой кремниевой кислоты (Nelson et al., 1995). В современную эпоху створки диатомей, накапливаясь на дне, образуют кремнистые илы, особенно в высоких широтах. В водоёмах прошлых геологических эпох их роль была не менее значимой. Об этом свидетельствуют мощные толщи кремнистых отложений – диатомитов – пород, состоящих преимущественно из кремнезёмных створок, которые хорошо сохраняются в осадках (Диатомовые..., 1974; Лосева, 2002). Это позволяет им служить одним из основных источников информации об историческом прошлом различных регионов Земли. Большое видовое разнообразие и стенобионтность многих видов делает сообщества диатомовых водорослей чрезвычайно чувствительными к малейшим изменениям физических и химических параметров среды, что отражается в изменениях видового состава и доминирующих таксонов, и широко применяется при экологических и палеогеографических реконструкциях окружающей среды, в том числе климата (Каган, 2012). Благодаря высоким темпам эволюционных изменений этих водорослей, они широко используются в биостратиграфии – науке, опирающейся на анализ ископаемых организмов, и занимающейся стратиграфическим расчленением и корреляцией древних толщ (Пушкарь, Черепанова, 2001; Гладенков, 2004). Одним из основных её методологических подходов является принцип необратимости эволюции органического мира, которая отражается в закономерной смене комплексов ископаемых остатков в разрезах. Именно на этой основе проводится расчле-

нение, а затем и сопоставление осадочных образований различных регионов. Результаты изучения последовательности распределения таксонов во вмещающих толщах, закономерностей сочетания таксонов в комплексах и изменений этих комплексов в различных разрезах с одновозрастными отложениями являются основой для построения зональных шкал. Данные шкалы служат основой при разработке стратиграфических схем геологических регионов (Гладенков, 2004). Для создания шкал наиболее продуктивно использовать группы организмов, имеющих относительно широкое пространственное распространение в сходных или разных фациях. Для Приморья одной из таких групп являются диатомовые водоросли, широко распространённые в неогеновых отложениях (Лихачёва, 2013; Pushkar et al., 2019; Avramenko, Pushkar, 2023).

История исследования неогеновых диатомовых водорослей Приморского края насчитывает уже более 70 лет. А.П. Жузе (1952), А.И. Моисеева (1971, 1995), Е.И. Царько (Моисеева, Царько, 1990) заложили фундамент в изучение неогеновых диатомей Приморья. В.С. Пушкарь (Пушкарь, Короткий, 1985; Pushkar et al., 2019), М.В. Черепанова (Павлюткин и др., 2004), О.Ю. Лихачёва (2013, Лихачёва и др., 2009; Likhacheva et al., 2021) с успехом продолжили эти исследования на современном уровне. В результате: изучены разновозрастные диатомовые флоры, определён их таксономический состав (большей частью с помощью световой микроскопии), созданы региональные зональные шкалы, что позволило провести масштабную корреляцию комплексов. Установлено, что широкое географическое распространение в неогене имели центрические диатомовые водоросли, определяя облик многих диатомовых флор не только Приморья, но и всего Дальнего Востока. За время изучения накоплен обширный материал, хотя активное внедрение электронной микроскопии в изучении диатомей в последние годы, позволяющее проводить более детальное изучение морфологии таксонов, выявило необходимость тщательной ревизии уже изученных неогеновых комплексов. Сканирующая электронная микроскопия дает возможность проводить более точную идентификацию таксонов, и несомненно вносит существенный вклад в биостратиграфию неогеновых отложений.

Цель работы настоящего исследования – изучение доминирующих центрических диатомовых водорослей с помощью сканирующей электронной микроскопии, что позволит в дальнейшем более обоснованно подойти к детализации стратиграфического расчленения и корреляции кремнистых толщ неогеновых отложений Приморья, необходимых при геологическом картировании региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужили образцы, отобранные из диатомитов, находящихся на территории Южного Приморья.

1) На западном берегу оз. Ханка, из прослоев тонкослоистых коричнево-бурых, осветляющихся при высыхании туфодиадомитов новокачалинской свиты отобрано 3 образца в разрезе П-519 (45°08'25.14''N и 132°01'15.32''E). Материал предоставлен научным сотрудником Дальневосточного геологического института (ДВГИ) ДВО РАН к.г.-м.н. В.К. Поповым. Общая предполагаемая мощность свиты – ~200 м, изученных прослоев туфодиадомитов – от 4 до 19 м. Отложения содержат отпечатки листьев, облиственные побеги, фруктификации, споры и пыльцу. Среднемиоценовый возраст свиты (15.97–11.63 млн л.) установлен радиоизотопными методами (Павлюткин и др., 1993), он согласуется с результатами, полученным по микро-, макроостаткам (Павлюткин, Петренко, 2010) и диатомеям (Лихачёва и др., 2009). Далее – новокачалинский диатомит.

2) В 2х км к северо-западу от с. Тереховка, из туфодиадомитов шуфанского горизонта, залегающего между двумя потоками базальтов, исследовано 11 проб из разреза А-11/3 (43°39'15''N и 131°52'34''E), отобранных к.г.-м.н. А.С. Авраменко и к.г.-м.н. М.В. Черепановой в 2022 г. при поддержке геологов С.В. Коваленко (Росгеология), д.г.-м.н. Б.И. Павлюткина и И.Ю. Чекрыжова (ДВГИ ДВО РАН). Диатомит серый, при высыхании сильно осветляющийся до белого. Общая мощность горизонта составляет 47.5 м, туфодиадомитов – от 1.8 до 6.0 м. Возраст отложений – плиоцен, 5.3–2.58 млн л. (Павлюткин, Петренко, 2010; Лихачёва и др., 2009). Далее – тереховский диатомит.

Техническая обработка образцов осуществлялась по общепринятой методике с применением перекиси водорода (Диатомовые ..., 1974).

Таксономический анализ, подсчёт створок диатомей, измерение диаметра, длины, ширины створок проводились в световых микроскопах (СМ) «Amplival-Carl-Zeiss» и Axioskop 40 Carl Zeiss на стекле 18×18 мм при увеличении ×1000 с иммерсионной жидкостью. Изучение морфологических особенностей створок проводилось также в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Carl Zeiss Merlin при увеличении до ×50 000 в Центре коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

В работе использована систематика диатомовых водорослей согласно Algaebase (Guiry, Guiry, 2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В образцах из диатомитов западного берега оз. Ханка обнаружено 35 пресноводных таксонов диатомовых водорослей. Преобладают планктонные центрические диатомеи рода *Aulacoseira* Thwaites (рис. 1). Доминирует *Aulacoseira praeislandica* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva (до 84.7%) (рис. 1, А-Е,Н-И). Помимо доминанта, относительно высокие оценки обилия имеют планктонные диатомеи с изогнутыми относительно

центральной оси створками, в том числе *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *curvata* (Jousé) Moiseeva (до 7.27%). Участие остальных таксонов незначительно. Среди них: *A. praegr anulata* var. *praeagr anulata* f. *praeagr anulata* (Jousé) Simonsen (рис. 1, F-G), *A. praegr anulata* var. *praeagr anulata* f. *curvata* (Jousé) Simonsen (рис. 1, J), *A. praegr anulata* var. *praeangustissima* f. *praeangustissima* (Jousé) Moiseeva (рис. 1, K), *A. praegr anulata* var. *praeangustissima* f. *curvata* (Jousé) Moiseeva, *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich (рис. 1, L-P) и *Al. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva (рис. 1, Q-U). Участие бентосных таксонов незначительно. Эта группа диатомей представлена центрическими: *Melosira undulata* (Ehrenberg) Kützing, *Ellerbeckia kochii* (Pantocsek) Lupikina, и пеннатыми представителями родов *Achnanthes* Bory, *Eunotia* Ehrenberg, *Navicula* Bory, *Tetracyclus* Ralfs. Сохранность панцирей диатомей в породе хорошая. Изучение диатомей доминирующего рода показало их значительную морфологическую изменчивость. Диаметр створок *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* изменяется от 4.84 до 27 мкм (коэффициент вариации (Cv) = 26.8), высота загиба – 2.0-17.95 мкм (Cv=28.3), диаметр сопутствующей *A. praegr anulata* var. *praeagr anulata* f. *praeagr anulata* 5.73-10 мкм (Cv=14.1), высота загиба 5.97 -21.88 мкм (Cv = 21.3) и диаметр створок *A. praegr anulata* var. *praeangustissima* f. *praeangustissima* изменяется от 2.92 до 7.36 мкм (Cv = 18.0), высота загиба от 14.04 до 23.5 (Cv = 14.9).

Диатомовая флора диатомита вблизи с. Тереховка образована 36 пресноводными видами и внутривидовыми таксонами. Преобладают планктонные центрические пресноводные диатомеи (рис. 2) с доминированием *Aulacoseira praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (до 93.2%) (рис. 2, А-Е). Оценки обилия ещё одного центрического вида – *Melosira undulata* достигают 2.7%. Процентное участие остальных таксонов составляет менее 1%. Это представители родов *Tetracyclus*, *Ellerbeckia* Crawford, *Eunotia*, а также вид *Actinocyclus goburnovii* (Sheshukova) Moiseeva et Sheshukova (рис. 2, О-Q). Также важно отметить участие в комплексе *Alveolophora tscheremissinovae* (рис. 2, J-N). Сохранность панцирей диатомей в породе хорошая. Исследование доминирующей *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* во флоре вблизи с. Тереховка также показало высокую варибельность диаметра (Cv=15.83) и высоты загиба (Cv=10.84) створок. Диаметр створок изменялся от 4.45 до 22.8 мкм, высота загиба – от 3.25 до 12.34 мкм.

Несмотря на небольшое таксономическое разнообразие, продуктивность диатомей в неогене Приморья была очень высокая. Показателем массового развития диатомей в прошлые эпохи является концентрация створок в осадках (Фанерозойские..., 2000). Анализ содержания створок в изученных диатомитах показал высокие его значения для всех отложений: особенно для тереховского диатомита – 1.5 млрд. ств./1 г сухого осадка, несколько меньшее отмечено для новокачалинского – 1.4 млрд.

Ещё одним свидетельством активного развития диатомей служит интенсивность деления их створок. Известно, что для диатомей характерен

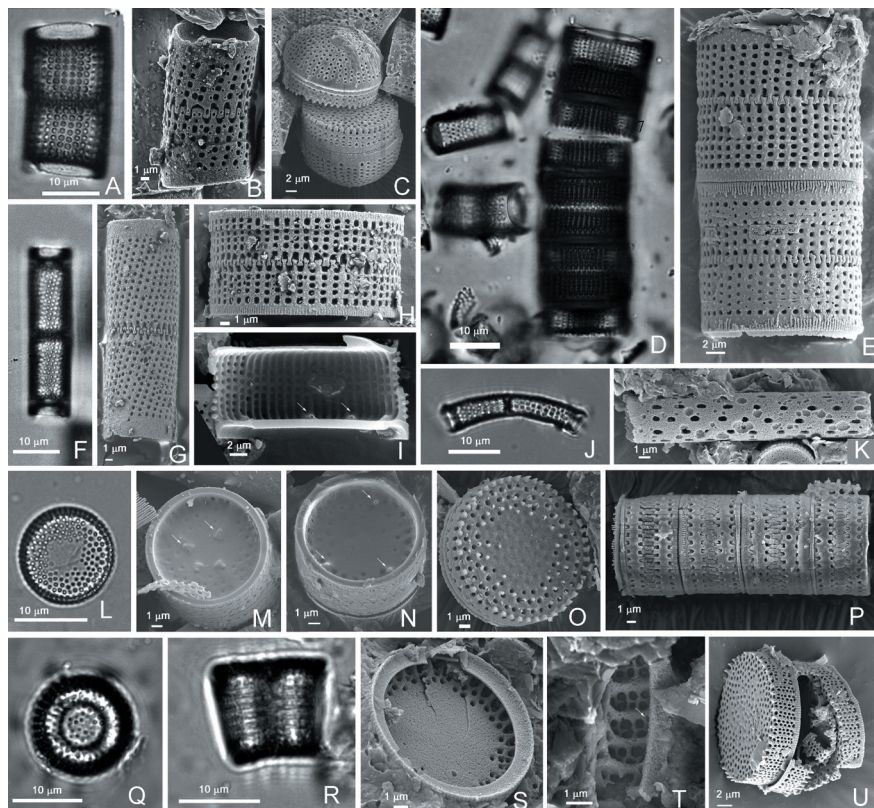


Рис. 1. Центрические диатомовые водоросли из среднемиоценовых отложений оз. Ханка A-E, H – *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, F-G – *A. praegranulata* var. *praegranulata* f. *praegranulata* (Jousé) Simonsen, J – *A. praegranulata* var. *praegranulata* f. *curvata* (Jousé) Simonsen, K – *A. praegranulata* var. *praeangustissima* f. *praeangustissima* (Jousé) Moiseeva, L-P – *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich, Q-U – *Al. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva. Стрелки – двугубые выросты. A, D, F, J, L, Q-R – CM, D-C, E, G, Y-I, K, M-P, S-U – СЭМ [Fig. 1. Centric diatom from Middle Miocene deposits from the Khanka: A-E, H – *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, F-G – *A. praegranulata* var. *praegranulata* f. *praegranulata* (Jousé) Simonsen, J – *A. praegranulata* var. *praegranulata* f. *curvata* (Jousé) Simonsen, K – *A. praegranulata* var. *praeangustissima* f. *praeangustissima* (Jousé) Moiseeva, L-P – *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich, Q-U – *Al. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva. Arrows – rimoportulae. A, D, F, J, L, Q-R – LM, D-C, E, G, Y-I, K, M-P, S-U – SEM].

панцирь, состоящий из двух половинок, защищающий от негативного воздействия внешних факторов. В ходе вегетативного деления каждая дочерняя клетка наследует материнскую половину панциря и синтезирует вторую половинку, поэтому одна из двух клеток имеет тот же размер, что и материнская клетка, а другая — меньший (Amato, 2010). Соответственно, в ходе последовательных делений размеры клеток диатомей в популяции уменьшаются, а исходные максимальные размеры восстанавливаются в процессе полового воспроизведения, связанного с формированием аукоспор (Сох,

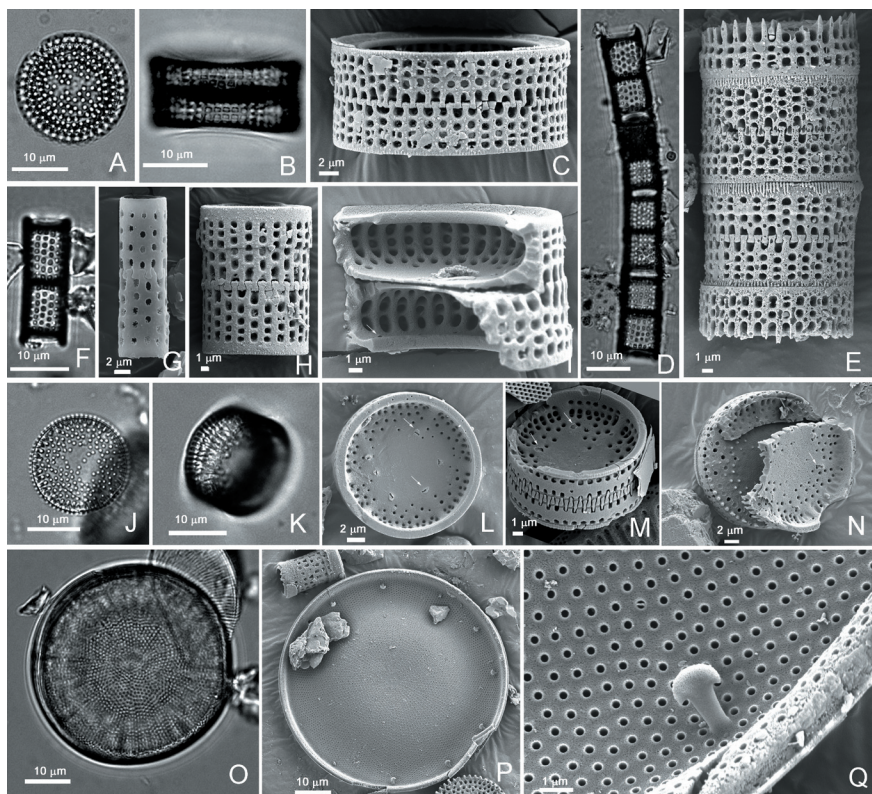


Рис. 2. Центрические диатомовые водоросли из плиоценовых отложений вблизи с. Тереховка: A-E — *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, J-N — *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich, O-Q — *Actinocyclus goburnovii* (Sheshukova) Moiseeva & Sheshukova. A-B, D, F, J-K, O — CM, C, E, G-I, L-N, P-Q — СЭМ [Fig. 2. Centric diatom from Pliocene deposits near the Terekhovka: A-E — *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, J-N — *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich, O-Q — *Actinocyclus goburnovii* (Sheshukova) Moiseeva & Sheshukova. A-B, D, F, J-K, O — LM, C, E, G-I, L-N, P-Q — SEM].

2014; Kaczmarska et al., 2022). Для нормального роста и размножения диатомей необходимы достаточное количество биогенных элементов в зоне фотосинтеза, степень освещения и перемешивание вод. Основным элементом, без которого диатомеи не могут обойтись, это кремний (Wallace, 2003). Этот элемент лимитирует количественное развитие диатомей и при поступлении его в озёрную воду в значительном количестве вызывает вспышки в развитии этих водорослей. Источником кремнезёма и других питательных веществ, необходимых для развития диатомовых водорослей в неогеновых водоёмах Приморского края, послужила активная вулканическая деятельность, в результате которой с продуктами извержений, в озёра поступали кремний и другие питательные вещества (Авраменко, Пушкарь, 2023). Установленная для изученных доминирующих таксонов высокая вариабельность диаметра и высоты загиба створок, а также наличие ауксоспор свидетельствуют об интенсивном вегетативном делении диатомей и существующих для этого условий. Это подтверждают и сохранившиеся в отложениях длинные колонии, образованные 4-8 панцирями (рис. 1, D-E, рис. 2, D-E).

Доминирующие в среднемиоценовых и плиоценовых отложениях Приморья представители древнего, исключительно пресноводного рода *Aulacoseira* были широко распространены и разнообразны не только в этом регионе. Появившись в неогене, они заселили пресные водоёмы по всему миру и продолжают обитать в них и в настоящее время. Это даёт возможность проводить корреляцию отложений, не только близлежащих регионов в пределах России: Хабаровский край, Забайкалье и Прибайкалье, оз. Байкал, но и за её пределами: Япония, Корея, а также с отдалёнными от Приморского края территориями, например, Европой и Северной Америкой. Такое сопоставление флор с флорами других регионов позволяет устанавливать возраст отложений и формирует понимание эволюции этого рода. Однако, для корректного сравнения флор необходимы детальные описания особенностей створок доминирующих и стратиграфически важных таксонов. Для рода *Aulacoseira* необходимо знать такие признаки строения створок, как их высота загиба, её диаметр, число рядов ареол в 10 мкм, а также число ареол в 10 мкм ряда, расположение двугубых выростов считающиеся таксономически значимыми и включающиеся во все диагнозы таксонов рода (Диатомовые..., 1992; Round et al., 1990). Для древних представителей этого рода, объединённых в группу «фрае», характерно наличие грубого окремнённого панциря и крупных ареол (Диатомовые..., 1992).

Детальное изучение доминирующей *A. praegrnulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* в изученных отложениях позволило провести её сравнение с позднемиоценовым таксономическим аналогом из оз. Байкал, изученным Г.К. Хурсевич и С.А. Феденя (Кузьмин и др., 2009). Внешний вид створок таксонов из разных водоёмов сходен, различаются лишь размерные характеристики. Так, диаметр створок байкальского таксона изменяется в диапа-

зоне 5-20 мкм, что немного меньше, чем у среднемиоценовых и плиоценовых представителей из Приморья, а загиб створки – 3-19 мкм, при этом, для ханкайского таксона установлены минимальные показатели высоты загиба створок.

Высокие коэффициенты вариации параметров створок *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* позволил выделить два их морфотипа: «*praeislandica*» (рис. 1, А-В, рис. 2, D-H) и «*praedistans*» (рис 1, D-E, H, рис. 2, B-C, E, I). В первую группу были включены створки с относительно небольшим диаметром (в среднем миоцене от 4.84 до 20.7 мкм, в плиоцене – 4.45-10.21 мкм) и высоким загибом (в среднем миоцене от 3.2 до 17.95 мкм, в плиоцене – 7.84-12.34 мкм) и высокими значениями отношения высоты загиба к диаметру (в среднем миоцене – 0.3-2.1 (среднее – 0.8), в плиоцене – 0.56-2.16 (среднее – 1.13)). Во вторую – створки, с большим диаметром (в среднем миоцене – 13.2-27.0 мкм, в плиоцене – 11.77-22.8 мкм) и низким загибом створок (в среднем миоцене – 2.0-12.0 мкм, в плиоцене – 3.25-8.75 мкм) и, соответственно, невысокими значениями отношения высоты загиба к диаметру (в среднем миоцене – 0.14-0.61 (среднее – 0.38), в плиоцене – 0.24-0.63 (среднее – 0.36)). Сравнительный анализ размерных характеристик створок из отложений среднего миоцена и плиоцена показал, что среднемиоценовые створки обоих морфотипов гораздо крупнее, чем плиоценовые.

Стоит отметить, что ранее, створки с характеристиками морфотипа «*praedistans*» были описаны как самостоятельный вид *Melosira praedistans* Jousé (Жузе, 1952), но позднее он был включён в объём *A. praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Диадомовые..., 1992). Приставка «*prae*» указывает на то, что эти таксоны имели сходство с соответствующими современными видами и могли быть их предками (Диадомовые..., 1992). Многие современные виды рода *Aulacoseira* наследовали от древних предков максимальное количество диагностически важных признаков: *A. islandica* (O.Müll.) Sim. – строение велума, форма двугубых выростов и разделительных шипов; *A. distans* (Ehr.) Sim. – форму и характер расположения двугубых выростов, гранулированную поверхность лицевой части створки (Усольцева, 2006). Современный вид *A. islandica* имеет диаметр 3-28 мкм, загиб створки 7-42 мкм (Диадомовые..., 1992). Вместе с тем, выявлены региональные различия этих характеристик, так, в финских озёрах у *A. islandica* диаметр 7.2-13.5 мкм, загиб створки 12.6-36.0 мкм (Turkila, 1999), в р. Обь – диаметр 9-20 мкм, загиб створки 12-20 мкм. *A. islandica* также встречается и в современном оз. Ханка с диаметром 7-22 мкм и загибом 8-18 мкм (Усольцева и др., 2006). Диаметр современной *A. distans* изменяется от 4 до 20 мкм, а загиб створок – от 2 до 4.5 мкм (Диадомовые..., 1992).

В ходе исследования для морфотипа «*praeislandica*», являющегося возможным предшественником *A. islandica*, выявлена тенденция уменьшения

размеров створок от среднего миоцена к плиоцену, и затем увеличение их к настоящему времени до размеров больших, чем в среднем миоцене. Вместе с тем, именно для миоценовых отложений установлены минимальные показатели высоты загиба створок. Можно предположить, что при благоприятных условиях увеличение вегетативного периода позволяло диатомеям делиться большее количество раз, что и приводило к уменьшению размеров створок. Учитывая тот факт, что в современных озёрах холодноводная планктонная *A. islandica* широко распространена в водах с температурным оптимумом 5 до 10°C (Трифонов и др., 2008), скорее всего, и древние представители предпочитали прохладные условия. У диатомей, отнесённых к морфотипу «*distans*», предположительно являющихся предками *A. distans*, отмечена отчетливая тенденция уменьшения створок со среднего миоцена к настоящему времени. Современная холодолюбивая *A. distans* предпочитает небольшие и неглубокие озера, часто встречается в бентосе.

Такие детальные исследования створок различного возраста могут в дальнейшем послужить выявлению морфологических признаков, которые послужат дополнительными индикаторами при выделении подразделений зональных диатомовых шкал.

Помимо доминантов, руководящими формами, такими стратиграфическими ориентирами, для целей определения возраста отложений могут являться диатомеи, чье количественное участие хотя и незначительно, но, благодаря высоким скоростям их эволюции, они обладают узким стратиграфическим диапазоном распространения. Это очень важно для решения задачи детализации зональных диатомовых шкал.

Таковыми таксонам, встреченными в миоцен-плиоценовых отложениях, являются представители рода *Alveolophora* Moisseeva et Nevretdinova (рис. 1, L-U, рис. 2, J-N). Это вымерший род пресноводных планктонных диатомовых водорослей из семейства Aulacoseiraceae Crawford, порядок Aulacoseirales Crawford. Представители этого рода были распространены в водоёмах только северного полушария с позднего эоцена до плиоцена. В настоящее время род включает 13 видов и одну разновидность. На Дальнем Востоке известно семь из них и пять – в Приморском крае (Диатомовые ..., 2008). Главной отличительной особенностью представителей этого рода является наличие таких структурных элементов, как альвеолы и псевдоальвеолы. Альвеолы представляют собой открытые камеры с отверстиями разной формы, тогда как псевдоальвеолы не имеют отверстий и открыты вовнутрь створки полностью (Моисеева, Невретдинова, 1990).

Многие виды рода *Alveolophora* имеют узкий возрастной диапазон распространения и послужили видами-индексами для зональной диатомовой шкалы неогена Приморского края (рис. 3), зональные подразделения которой соответствуют крупным седиментационным ритмам (Лихачева и др., 2009; Pushkar et al., 2019). В результате четыре подразделения этой шкалы

получили названия по видам-индексам, относящимся к роду *Alveolophora*: зона *Al. bifaria* (ранний миоцен), зона *Al. jouseana* (конец раннего - начало среднего миоцена), зона *Al. areolata* (вторая половина среднего миоцена) и зона *Al. tscheremissinovae* (ранний плиоцен). Нами были повторно изучены диатомеи из среднемиоценовых отложений с помощью СЭМ (Пушкарь и др., 2024). Проведённые исследования не выявили ранее указанных для этого возраста *Al. jouseana* и *Al. areolata*. Скорее всего, это связано с тем, что диатомеи изучались только с помощью СМ, что могло привести к ошибкам при идентификации таксонов. Так, створки *Al. jouseana* (рис. 4, A-D) со стороны загиба весьма схожи с представителями *Aulacoseira*.

В 2018 г. из отложений второй половины среднего миоцена Приханкайской низменности был описан новый вид – *Al. khursevichiae* (Usoltseva et al., 2018). Характерной его особенностью является наличие двойных рядов ареол на загибе створок (рис. 1, Q-U). Подобный признак отмечается также для двух других видов: *Al. areolata* (рис. 4, E-H) и *Al. bifaria* (рис. 4, I-M) и обнаруженных в более древних отложениях: поздне-эоцен(?)–ранне-миоценовых на побережье Пенжинской губы (Usoltseva, Titova, 2019), ранне-миоценовых на подводном поднятии Ямато (Японское море) (Tsoy, 2017) и впадины вблизи г. Синий Утес Приморского края (Лихачёва и др., 2009). Считается, что эти таксоны были предковыми формами для более молодой *Al. khursevichiae*, обнаруженной в среднемиоценовых отложениях (Usoltseva et al., 2018; Авраменко, Черепанова, 2023). Относительно непродолжительное существование *Al. khursevichiae* позволило использовать этот таксон в качестве вида-индикатора зоны, соответствующей второй половине среднего миоцена (Пушкарь и др., 2024).

Также с помощью СЭМ был детально изучен вид *Al. tscheremissinovae* (рис. 1, L-P, рис. 2, J-N). Этот таксон появляется в среднем миоцене и вымирает в плиоцене. Впервые этот вид был описан в 1994 г. из средне-позднемиоценовых отложений Тункинской котловины (Прибайкалье), также он был встречен в отложениях, формировавшихся с конца среднего до начала позднего миоцена, на Витимском плато (Забайкалье) (Khursevich, 1994; Диатомовые..., 2008). В Приморском крае, *Al. tscheremissinovae* была обнаружена и в среднемиоценовых (рис. 1, L-P), и в плиоценовых (рис. 2, J-N) отложениях. Причём, изучение с помощью СЭМ показало, что разновозрастные створки имеют свои особенности: среднемиоценовые – мельче (диаметр 7.2-17.39, высота загиба 0.87-4.0 мкм), а плиоценовые – немного крупнее (диаметр 12.2-19.2, высота загиба 2.38-4.1). Причём, приморские *Al. tscheremissinovae* отличались и от типового диагноза. Так, в исследованном материале не были обнаружены створки с максимальным (12) количеством двугубых выростов (Khursevich, 1994; Диатомовые..., 2008). У приморских диатомей их число изменялось от 3 до 7; более стабильное их число отмечено для плиоценовых створок – 5–7. Расположение двугубых выростов на створках разновозраст-

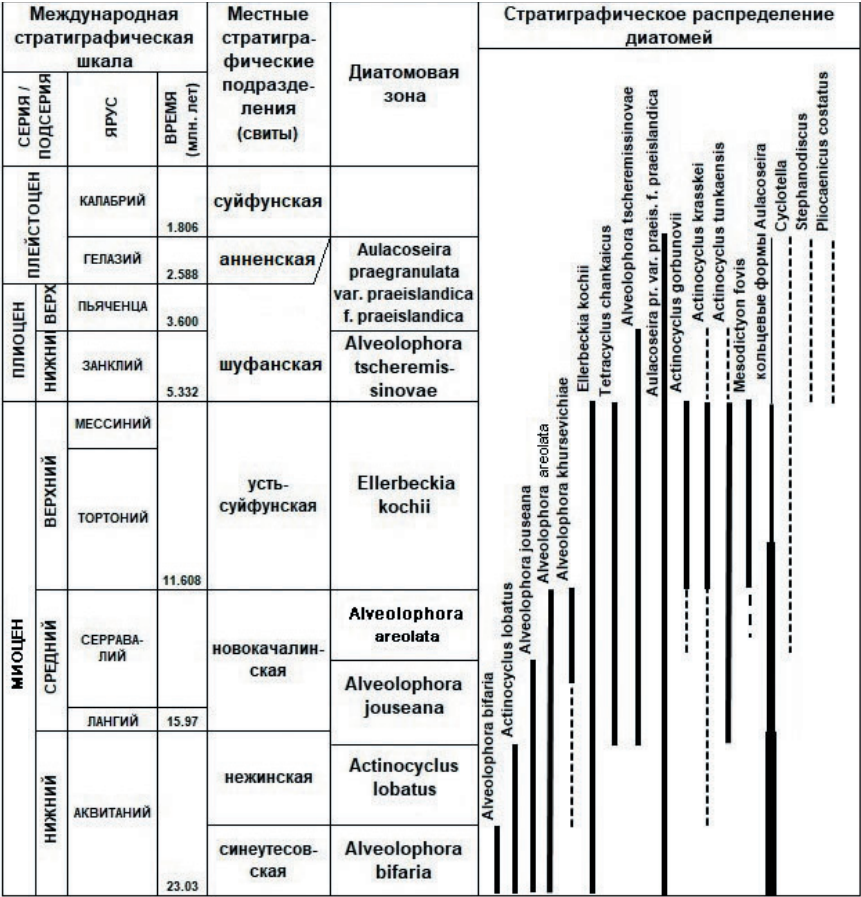


Рис. 3. Зональная диатомовая шкала неогеновых отложений Приморья и стратиграфическое распределение видов-индексов (Лихачёва и др., 2009; Pushkar et al., 2019) [Fig. 3. Zonal Diatom Scale of the Continental Neogene in Primorye and stratigraphic distribution of index species (Лихачёва и др., 2009; Pushkar et al., 2019)].

ных форм было различным: у среднемиоценовых – в центральной (рис. 1, М, стрелки) или прикраевой зоне (рис. 1, N, стрелки), а у плиоценовых – приурочено только к прикраевой зоне (рис. 2, L-N, стрелки) створки (Авраменко, Черепанова, 2023).

Представители ещё одного рода из класса Coscinodiscophyceae, попавшие в круг наших исследований, относятся к другому порядку – Coscinodiscales и принадлежат семейству Hemidiscaceae. Это таксоны, входящие в род *Actinocyclus* Ehrenberg имеющий в настоящее время широкое распространение, практически по всему Земному шару. Он включает 123 ископаемых

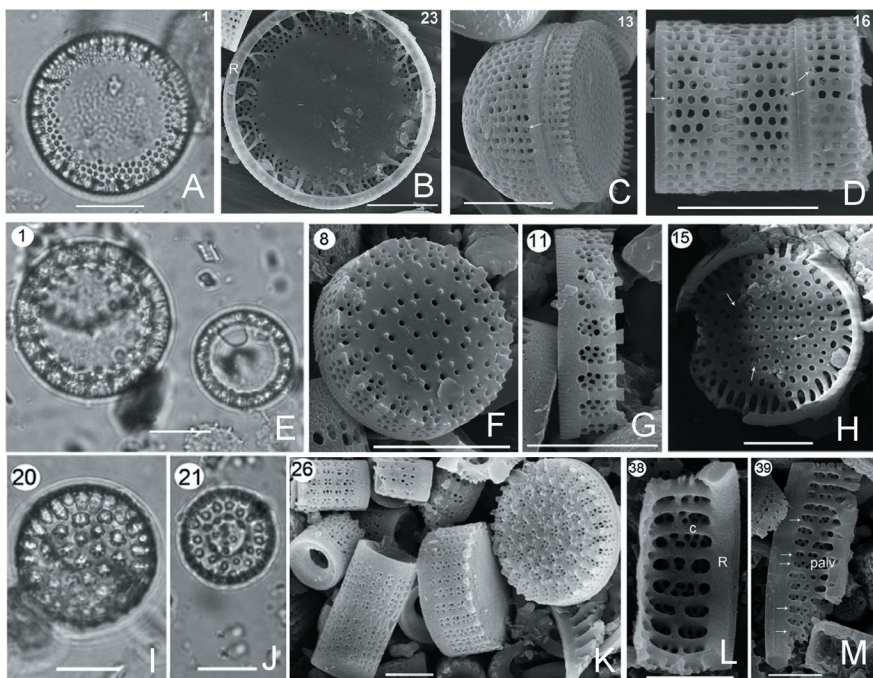


Рис. 5. Фотографии М.В. Усольцевой (Usoltseva, Titova, 2019; Usoltseva 2022): *Alveolophora jouseana* (Moisseeva) Moisseeva (A-D) миоцен, оз. Тони, Приморский край, *Al. areolata* Moisseeva (E–H) и *A. bifaria* Nevretdinova et Moisseeva (I–M) поздний эоцен(?)– ранний миоцен, Пенжинская губа, Дальний Восток России. A, E, I, J – CM, B-D, F-H, K-M – СЭМ) [Fig. 5. Original photo by M. V. Usoltseva (Usoltseva, Titova, 2019; Usoltseva 2022): *Alveolophora jouseana* (Moisseeva) Moisseeva (A-D) Miocene, Tony Lake, Primorye, *Alveolophora areolata* Moisseeva (E–H) and *A. bifaria* Nevretdinova et Moisseeva (I–M), Upper Eocene (?)–Early Miocene, Penzhinskaya Guba, Far East, Russia. (A, E, I, J – LM, B-D, F-H, K-M – SEM)].

и современных таксона. Интересно отметить, что древние представители этого рода являлись пресноводными и редко слабосоленатоводными, тогда как современные – исключительно морские обитатели (Диаомовые..., 2008). Обнаруженный в Приморье *Actinocyclus goburnovii* (Sheshukova) Moisseeva et Sheshukova появляется в раннем миоцене (Pushkar et al., 2019) и доживает до конца плиоцена (Пушкарь и др., 2024). Этот вид, встречается в озёрных отложениях позднего миоцена Западной Сибири, Забайкалья и Болгарии (Хурсевич и др., 1990; Темникова-Топалова и др., 1981; Шешукова-Порецкая, Моисеева 1964), имеет один вариант, описанный в 1995 г. – *Act. gorbunovii* var. *fossa* Bradbury et Krebs, который встречается только в ранне-

среднемиоценовых диатомитах Невады, США (Bradbury, Krebs, 1995). Ранее считалось, что *Act. goburnovii* вымирает в Приморье в позднем миоцене (Моисеева, 1995). Проведённые нами исследования показали его присутствие и в более молодых отложениях, имеющих плиоценовый возраст (рис. 2, O-Q). Ранее (Моисеева, 1995; Pushkar et al., 2019) в позднемиоценовом комплексе Приморья отмечалось также присутствие и других представителей рода *Actinocyclus* Ehrenberg – *Act. tubulosus* Khursevich, *Act. krasskei* Bradbury et Krebs, *Act. tunkaensis* Khursevich, что, несомненно, является стимулом для проведения дальнейших детальных исследований неогеновых диатомовых водорослей Приморья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диатомовые водоросли являются одними из наиболее часто встречающихся палеонтологических остатков в континентальных отложениях Приморья, благодаря хорошо сохраняющимся кремнезёмным панцирям. Их очень чуткая реакция на изменения окружающей среды и сравнительно быстрое эволюционное развитие определяет частую смену диатомовых комплексов в стратиграфических разрезах. Детальное изучение таксонов, важных для определения возраста отложений, позволяет использовать их для усовершенствования региональных биостратиграфических диатомовых шкал, что дает возможность геологической интерпретации разрезов, их корреляции с одновозрастными и разнофациальными осадками.

С помощью электронной микроскопии были изучены пресноводные центрические диатомеи родов *Aulacoseira*, *Alveolophora* и *Actinocyclus*, имеющих важное значение для стратиграфии региона.

Представители рода *Aulacoseira* доминируют в среднемиоценовой и плиоценовой флорах Приморья. Характерной особенностью преобладающей *A. praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* является значительная морфологическая вариабельность створок. Детальные исследования позволили установить, что в среднем миоцене створки таксона были крупнее, чем в плиоцене.

Установлено, что стратиграфически важный для региона и быстро эволюционирующий род *Alveolophora*, преимущественно применяемый в стратиграфическом зонировании неогеновых отложений, имеет гораздо меньшее таксономическое разнообразие, чем указывалось ранее (Лихачёва и др., 2009). В миоцен-плиоценовых диатомовых комплексах выявлено присутствие пока только двух видов: *Al. khursevichiae* – в среднем миоцене и *Al. tscheremissinovae* – в среднем миоцене и плиоцене.

Для *Al. tscheremissinovae* установлено постепенное, от миоцена к плиоцену, увеличение размеров створок, а также расположение двугубых выростов на створке: для миоценовых – в центре и по краю, а для плиоценовых – только в краевой зоне.

Выявлено присутствие *Actinocyclus goburnovii* в плиоценовых комплексах, хотя ранее считалось, что этот таксон исчезает в позднем миоцене.

Полученные данные позволяют внести коррективы в существующую зональную диатомовую шкалу.

Прослеженные во времени морфологические изменения створок основных неогеновых центрических диатомовых водорослей обусловлены, главным образом, эволюционными этапами в развитии диатомовой флоры, определяемыми, прежде всего, чередованием эпизодов похолоданий и потеплений в истории Земли.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1). Автор глубоко благодарен сотрудникам Дальневосточного геологического института ДВО РАН д.г.н. В.С. Пушкарю, д.г.-м.н. Б.И. Павлюткину, к.г.-м.н. О.Ю. Лихачёвой и И.Ю. Чекрыжову, а также С.В. Коваленко (АО Дальневосточного ПГО Росгеология) за предоставление ценного материала и оказанное содействие в сборе новых образцов, а также к.г.-м.н. М.В. Черепановой (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за неизменный интерес к настоящим исследованиям и всестороннюю поддержку автора. Особую благодарность хочется выразить В.М. Казарину (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

ЛИТЕРАТУРА

- Авраменко А.С., Пушкарь В.С.** Вспышки численности диатомовых водорослей в неогеновых озерах Приморского края: причины и последствия // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2023. № 1. С. 44–55.
- Авраменко А.С., Черепанова М.В.** Виды рода *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) в неогеновой диатомовой флоре Южного Приморья. // Биота и среда природных территорий. 2023. Т. 11. № 3. С. 5–19.
- Гладенков Ю.Б.** Биосферная стратиграфия (проблемы стратиграфии начала XXI века). М.: ГЕОС, 2004. 120 с. (Труды ГИН РАН; Вып. 551)
- Диатомовые водоросли СССР** (ископаемые и современные) / Под ред. А.И. Прошкина-Лавренко. Ленинград: Наука, 1974. Т. 1. 403 с.
- Диатомовые водоросли СССР** (ископаемые и современные). Т. II, вып. 2. Stephanodiscaceae, Ectodictyonaceae, Paraliaceae, Radialiplicataceae, Pseudopodosiraceae, Trochosiraceae, Melosiraceae, Aulacosiraceae / Под ред. З.И. Глезер, И.В. Макаровой, А.И. Моисеевой, А.В. Николаева. СПб: Наука. 1992. 125 с.
- Диатомовые водоросли России и сопредельных стран.** Ископаемые и современные. Том II, вып. 5 / Ред. Н.И. Стрельникова, И.Б. Цой. СПб. Изд-

- во С.-Петерб. Ун-та, 2008. 171 с.
- Жузе А.П.** К истории диатомовой флоры озера Ханка // Тр. Ин-та географии АН СССР. Т. 6. Вып. 56. Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 226–252.
- Каган Л.Я.** Диатомовые водоросли евро-арктического региона Аннотированная коллекция (древние и современные морские и пресноводные). Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2012. 209 с.
- Козыренко Т.Ф., Стрельникова Н.И., Хурсевич Г.К., Цой И.Б., Жаковщикова Т.К., Мухина В.В., Олыштынская А.П., Семина Г.И.** Диатомовые водоросли России и сопредельных стран. Ископаемые и современные. Том II, вып. 5. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2008. 171 с.
- Кузьмин М.И., Хурсевич Г.К., Прокопенко А.А., Феденя С.А., Кабанов Е.Б.** Центрические диатомовые водоросли позднего кайнозоя озера Байкал: морфология, систематика, стратиграфическое распространение, этапность развития (по материалам глубоководного бурения). Новосибирск: ГЕО, 2009. 374 с.
- Лихачёва О.Ю.** Основные геологические события неогена юга Приморья (диатомовый анализ): автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. Владивосток, 2013. 26 с.
- Лихачёва О.Ю., Пушкарь В.С., Черепанова М.В., Павлюткин Б.И.** Зональная диатомовая шкала и основные геобиологические события неогена Приморья. // Вестник ДВО РАН. 2009. № 4. С. 64–72.
- Лосева Э.И.** Прекрасные невидимки. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 146 с.
- Монсеева А.И.** Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 171. Л.: Недра, 1971. 152 с.
- Монсеева А.И.** Расчленение континентальных отложений неогена Дальнего Востока по диатомеям // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 5. С. 92–103.
- Монсеева А.И., Невретдинова Т.Л.** Новые семейство и род пресноводных водорослей (Bacillariophyta) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 539–544.
- Монсеева А.И., Царько Е.И.** Этапы развития флоры диатомовых водорослей и детальная стратиграфия континентального неогена юга Дальнего Востока // Новые данные по стратиграфии Дальнего Востока и Тихого океана. Владивосток: ДВО РАН, 1990. С. 68–78.
- Павлюткин Б.И., Пушкарь В.С., Черепанова М.В., Петренко Т.И.** Проблемы стратиграфии миоцена Приханкайской впадины (Дальний Восток России). // Тихоокеанская геология. 2004. Т. 23. № 4. С. 73–85.
- Павлюткин Б.И., Ганзей С.С., Пушкарь В.С., Петренко Т.И.** Палеоботаническая характеристика и радиометрическое датирование неогеновых отложений Южного Приморья // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1. № 6. С. 40–47.

- Павлюткин Б.И., Петренко Т.И.** Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2010. 164 с.
- Пушкарь В.С., Авраменко А.С., Черепанова М.В., Лихачева О.Ю.** Усовершенствование зональной диатомовой шкалы неогена Приморья (Россия) // Тихоокеанская геология. 2024. Т. 43. № 5. С. 5-21.
- Пушкарь В.С., Короткий А.М.** Зональная биостратиграфия континентального верхнего кайнозоя Сихотэ-Алиня // Тезисы научно-практической конференции «Стратиграфия кайнозоя Дальнего Востока». Владивосток: РМСК Востока СССР, 1985. С. 22-23.
- Пушкарь В.С., Черепанова М.В.** Диатомеи плиоцена и антропогена Северной пачифики: (Стратиграфия и палеоэкология). Владивосток: Дальнаука, 2001. 228 с.
- Пушкарь В.С., Черепанова М.В., Лихачева О.Ю.** Зональная диатомовая шкала плиоцена и квартера северной Пацифики. // Альгология. 2014. Т. 24. № 1. С. 94–117.
- Темнискова-Топалова Д.Н., Козыренко Т.Ф., Моисеева А.И., Шешукова-Порецкая В.С.** Новый род *Pontodiscus* (Bacillariophyta) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1308–1311.
- Трифонов И.С., Афанасьева А.Л., Бульон В.В., Беляков В.П., Бардинский Д.С., Воронцова Н.К., Генкал С.И., Кондратьев С.А., Кудерский Л.А., Макарецва Е.С., Русанов А.Г., Сорокин И.Н., Станиславская Е.В., Ульянова Д.С., Чеботарев Е.Н.** Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. Спб.: ООО «Издательство «ЛЕМА», 2008. 246 с.
- Усольцева М.В.** Исследование внутривидовой вариабельности некоторых видов рода *Aulacoseira* Thwaites из различных мест обитания: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 16 с.
- Усольцева М.В., Никулина Т.В., Юрьев Д.Н., Лихошвай Е.В.** К изучению развития и морфологических особенностей *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen (Bacillariophyta) // Альгология. 2006. Т.16. № 2. С. 145-155.
- Фанерозойские** осадочные палеобассейны России: проблемы эволюции и минералогения неметаллов // Под ред. Н.В. Милитенко, А.Н. Лабутина. Москва: Геоинформмарк, 2000. 400 с.
- Хурсевич Г.К., Моисеева А.И., Козыренко Т.Ф., Рубина Н.В.** Новые таксоны рода *Actinocyclus* (Bacillariophyta) из неогеновых пресноводных отложений СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1439–1442.
- Шешукова-Порецкая В.С., Моисеева А.И.** Новые и интересные пресноводные диатомовые водоросли из неогена Западной Сибири и Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1964. Т. 1. С. 92–103
- Amato A.** Diatom Reproductive Biology: Living in a Crystal Cage // The

- International Journal of Plant Reproductive Biology. 2010. Vol. 2. N 1. P. 1–10
- Avramenko A.S., Pushkar V.S.** Conditions of Diatomites Formation in the Primorye (South of the Russian Far East) // International Journal on Algae. 2023. Vol. 25. N 3. P. 235–248.
- Bowler C., Vardi A., Allen A.E.** Oceanographic and biogeochemical insights from diatom genomes // Ann. Rev. Mar. Sci. 2010. Vol. 2. P. 333–365. DOI: 10.1146/annurev-marine-120308-081051
- Bradbury J.P., Krebs W.N.** *Actinocyclus* (Bacillariophyta) species from Lacustrine Miocene Deposits of the Western United States // The diatom genus *Actinocyclus* in the Western United States. Washington: United States Government Printing Office, 1995. P. 1–49
- Cox E.J.** Diatom identification in the face of changing species concepts and evidence of phenotypic plasticity // Journal of Micropalaeontology. 2014. Vol. 33. P. 111–120. DOI: 10.1144/jmpaleo2014-014.
- Crawford S.A., Higgins M.J., Mulvaney P., Wetherbee R.** Nanostructure of the Diatom Frustule as Revealed by Atomic Force and Scanning Electron Microscopy // J. Phycol. 2001. N 37. P. 543–554.
- Guiry M.D., Guiry G.M.** AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.algaebase.org> (дата обращения 04.03.2024).
- Kaczmarska I., Ehrman J.M., Ashworth M.P.** Sexual reproduction and auxospore development in the diatom *Biddulphia biddulphiana* // PLoS ONE. 2022. Vol. 17. N 9. P. 1–44. DOI: 10.1371/journal.pone.0272778
- Khursevich G.K.** Morphology and taxonomy of some centric diatom species from the Miocene sediments of the Dzhilinda and Tunkin Hollows // Memoirs of the California Academy of Sciences. 1994. Vol. 17. P. 269–280.
- Likhacheva O.Yu., Avramenko A.S., Usoltseva M.V., Pushkar V.S.** Freshwater centric diatoms from Middle Miocene deposits of the Khanka Depression, Primorye Territory (Far East of Russia) // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 2021. Vol. 10. N 2. P. 1–17.
- Nelson D.M., Treguer P., Brzezinski M.A., Leynaert A., Querguiner B.** Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation // Global Biogeochem. Cycles. 1995 Vol. 9. P. 359–372. DOI:10.1029/95GB01070
- Pushkar V.S., Likhacheva O.Yu., Usoltseva M.V.** Zonal Diatom Scale of the Continental Neogene in Primorye (Most Southern Territory of the Russian Far East) // International Journal on Algae. 2019. Vol. 22. N 3. P. 163–176. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v21.i2.60
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.** The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 747 p.

- Tsoy I.B.** Early Miocene diatom flora from the Yamato // *Diatom Research*. 2017. Vol. 32. N 3. P. 277–293.
- Turkia J., Lepisto L.** Size variations of planktonic *Aulacoseira* Thwaites (Diatomae) in water and in sediment from Finnish lakes of varying trophic state // *Journal of Plankton Research*. 1999. Vol. 21. N. 4. P. 757–770.
- Usoltseva M.V.** Morphological variability of *Alveolophora jouseana* (Bacillariophyta) from type material // *Phytotaxa*. 2022. Vol. 533. N. 4. P. 194–204. DOI: 10.11646/phytotaxa.533.4.2
- Usoltseva M., Likhacheva O., Pushkar V., Avramenko A.** *Alveolophora khursevichiae* sp. nov. from the Miocene sediments of Khanka Lake (Far East) // *Nova Hedwigia*. 2018. Beiheft 147. P. 27–33. DOI: 10.1127/nova-suppl/2018/004
- Usoltseva M., Titova L.** Morphological variability in *Alveolophora areolata* (Moisseeva) Moisseeva and *Alveolophora bifaria* Nevretdinova et Moisseeva // *Diatom Research*. 2019. Vol. 34. N 1. P. 39–47. DOI: 10.1080/0269249X.2019.1586777
- Wallace A.R.** Regional geologic setting of Late Cenozoic lacustrine diatomite deposits, Great Basin and surrounding region: overview and plans for investigation // *United State Geological Survey Bulletin*. 2003. Vol. 2209-B. DOI: 10.3133/B2209B