

УДК 561.261.1:551.782(571.63)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_1

<https://elibrary.ru/izhzjv>

Виды рода *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) в неогеновой диатомовой флоре Южного Приморья

Александра Сергеевна Авраменко[✉], Марина Валерьевна Черепанова

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

[✉]Автор-корреспондент, e-mail: avramenko@biosoil.ru

Получена 8 июня 2023 г.; принята к публикации 19 июля 2023 г.

Аннотация. Проведена инвентаризация таксономического состава вымершего пресноводного рода *Alveolophora* Moiseeva et Nevretdinova в неогеновых отложениях Южного Приморья. Изучение створок представителей рода с помощью сканирующей электронной микроскопии изменило выводы в предыдущих работах: в исследованных отложениях встречены только два вида – *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva в среднемиоценовых и *A. tscheremissinovae* Khursevich в среднемиоценовых и плиоценовых, вместо четырёх, указываемых ранее. Уточнён диагноз *A. tscheremissinovae*. Установлено, что данные таксоны никогда не встречаются в древних сообществах вместе, что позволило сделать заключение об их различной экологической толерантности. Относительно узкое стратиграфическое распространение этих диатомей позволяет использовать их в качестве видов-индикаторов возраста отложений, что может быть применено при актуализации диатомовой зональной схемы неогена Приморского края.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, неоген, морфологическая изменчивость, *Alveolophora*, Aulacoseiraceae, Bacillariophyta.

The species of *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) in the Neogene diatom flora of Southern Primorsky Krai

Aleksandra S. Avramenko[✉], Marina V. Cherepanova

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

[✉]Corresponding author, e-mail: avramenko@biosoil.ru

Received 8 June 2023; accepted 19 July 2023

Abstract. An inventory of the fossil taxonomic composition of the extinct freshwater *Alveolophora* Moiseeva et Nevretdinova in the Neogene deposits of Southern Primorsky Krai has been carried out. The study of the valves using scanning electron microscopy significantly changed the conclusions of previous researchers. Only two species were found in the studied deposit, *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva in the Middle Miocene and *A. tscheremissinovae* Khursevich in the Middle Miocene and Pliocene, instead of the four previously indicated. The descriptions of *A. tscheremissinovae* have been amended. It has been established that these taxa never occur together in fossil communities, which led to the conclusion about their different ecological tolerance. The relatively narrow stratigraphic distribution of the taxa allows for using them as indicator species for the age of the deposits. That information can be used to update the diatom zonal scheme of the Neogene in Primorsky Krai.

Key words: diatoms, Neogene, morphological variability, *Alveolophora*, Aulacoseiraceae, Bacillariophyta.

Введение

Alveolophora Moiseeva et Nevretdinova, 1990 – вымерший род пресноводных планктонных диатомовых водорослей (Моисеева, Невретдинова 1990), входящий в семейство Aulacoseiraceae Crawford, объединяющее ещё несколько ископаемых родов: *Eosira* Wolfe et Edlund, 2005, *Pseudoaulacosira* Lupikina et Khursevich ex Usoltseva et Houk, 1991 и *Miosira* Krammer, Lange-Bertalot et Schiller, 1997, известных из эоценовых и миоценовых отложений (Wolfe, Edlund 2005; Козыренко и др. 2008).

Единственным дожившим до настоящего времени родом этого семейства является существующий с позднего мела (Ambwani et al. 2003; Siver et al. 2018) род *Aulacoseira* Thwaites, 1848, таксоны которого широко распространены по всему миру в планктоне пресных озер и крупных рек с разнообразными экологическими условиями (Козыренко и др. 2008; Edgar 2003).

Вымершие роды имели более узкое географическое распространение: *Eosira* известна только в Канаде (Wolfe, Edlund 2005); *Miosira* – в Турции и Центральной Германии (Servant-Vildary et al. 1986, Krammer et al. 1997); *Pseudoaulacosira* – в Белоруссии, Забайкалье и на Камчатке (Козыренко и др. 2008). По предположению Р. Герсонда и Д. М. Харвуда (Gersonde, Harwood 1990), семейство Aulacoseiraceae могло произойти от морского рода диатомей *Archepyrgus* Gersonde et Harwood, 1990. Одним из древних родов, таксоны которого стали осваивать пресные континентальные водоёмы, наряду с *Aulacoseira*, мог быть и род *Eoseira*, описанный из озёрных эоценовых отложений Северной Америки (Wolfe, Edlund 2005).

Род *Alveolophora* также рассматривается в группе первопоселенцев в подобных биотопах (Usoltseva et al. 2013), что делает его интересным с точки зрения понимания происхождения, расселения и последующей эволюции семейства Aulacoseiraceae. В настоящий момент этот род включает 11 видов и одну разновидность (Hoban 2023). Главной их особенностью является наличие таких структурных элементов, как альвеолы и псевдоальвеолы, а также рёбра. Альвеолы представляют собой открытые камеры с отверстиями разной формы, тогда как псевдоальвеолы не имеют отверстий и открыты вовнутрь створки полностью. Боковые перегородки между псевдоальвеолами (рёбра) бывают как продольными, так и поперечными (Моисеева, Невретдинова 1990; Usoltseva et al. 2013; Usoltseva 2022).

Представители рода *Alveolophora* были распространены с позднего эоцена до плиоцена только в северном полушарии (Стрельникова, Цой 2008). Таксоны рода отмечены (рис. 1): в Приморском крае – г. Синий Утес (Лихачева и др. 2009), береговые разрезы оз. Ханка (Лихачева и др. 2009; Usoltseva et al. 2008; Likhacheva et al. 2021), вблизи с. Тереховка (Лихачева и др. 2009), оз. Тони, на северной границе края (Моисеева 1971; Usoltseva 2022); возвышенность Ямато, Японское море (Цой, Шастина 1999; Tsoy 2017); р. Топта, Хабаровский край (Моисеева 1971); Западная Камчатка (Козыренко и др. 2008); Пенжинская губа (Моисеева, Невретдинова 1990; Usoltseva, Titova 2019); Забайкалье (Рассказов и др. 2007; Черняева и др. 2007; Козыренко и др. 2008); Прибайкалье (Козыренко и др. 2008; Усольцева и др. 2019; Usoltseva, Khursevich 2013); оз. Байкал (Кузьмин и др. 2009; Khursevich, Fedenya 2006); Белоруссия (Козыренко и др. 2008); Словакия (Ognjanova-Rumenova, Pipik 2015); Болгария (Temniskova-Topalova, Ognjanova-Rumenova 1997); штат Невада, США (Usoltseva et al. 2013).

Таксономия рода *Alveolophora* имеет сложную историю, обусловленную поиском корректных диагностических критериев таксонов (Usoltseva, Titova 2019). Сначала его представители были отнесены к роду *Melosira* Agardh, 1824 (Моисеева 1971), затем переведены в род *Aulacoseira* (Simonsen 1979; Моисеева, Невретдинова 1991). В 1990 г. по предложению А. И. Моисеевой и Т. Л. Невретдиновой четыре вида с нехарактерными для *Aulacoseira* морфологическими признаками были объединены в новый род *Alveolophora* Moisseeva et Nevretdinova, 1990. Согласно принятой российскими диатомологами систематике Bacillariophyta (Козыренко и др. 2008) эти таксоны были включены в новый род *Miosira* Krammer, Lange-Bertalot et Schiller, 1997, но последующее изучение морфологии видов, вошедших в этот род,

а также вновь обнаруженных диатомей со сходными признаками (Usoltseva 2022; Usoltseva, Titova 2019; Usoltseva et al. 2013, 2018, 2022), позволило вернуть их в род *Alveolophora*. Номенклатурные сложности при исследовании этого рода с помощью световой микроскопии (СМ), скорее всего, связаны с зачастую небольшими размерам створок, а также схожестью с древними представителями рода *Aulacoseira*, с которыми они, как правило, встречаются в одних ископаемых сообществах. Для диатомовых водорослей обоих родов характерны цилиндрические панцири, соединенные в колонии с помощью соединительных шипов, наличие шейки, кольцевой борозды и кольцевидной диафрагмы (Round et al. 1990; Козыренко и др. 2008; Wolfe, Edlund 2005; Tudesque et al. 2021).

Ещё одной проблемой, затрудняющей процесс исследования, является материал, используемый для получения створок. Изучая современную популяцию, мы



Рис. 1. Схема распространения представителей рода *Alveolophora*: 1 – г. Синий Утес, 2 – оз. Ханка, 3 – с. Тереховка, 4 – возв. Ямато, 5 – оз. Тони, 6 – р. Топта, 7 – Западная Камчатка, 8 – Пенжинская губа, 9 – Забайкалье, 10 – Прибайкалье, 11 – оз. Байкал, 12 – Белоруссия, 13 – Словакия, 14 – Болгария, 15 – США, Невада.

Fig. 1. Distribution of the genus *Alveolophora*: 1 – Siniy Utes, Primorsky Krai, 2 – Lake Khanka, Primorye, 3 – Terekhovka, Primorye, 4 – Yamato Rise, the Sea of Japan, 5 – Tony Lake, Primorye, 6 – Topta River, Khabarovsk Region, 7 – Western Kamchatka, 8 – Penzhina Bay, 9 – Transbaikalia, 10 – Baikal Region, 11 – Lake Baikal, 12 – Belarus, 13 – Slovakia, 14 – Bulgaria, 15 – USA, Nevada.

Условные обозначения (legend):

A. ar. – *A. areolata* (Moisseeva) Moisseeva, *A. bif.* – *A. bifaria* Nevretdinova et Moisseeva, *A. jous.* – *A. jouseana* (Moisseeva) Moisseeva, *A. khr.* – *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva, *A. ts.* – *A. tscheremissinovae* Khursevich, *A. ant.* – *A. antiqua* (Moisseeva) Moisseeva, *A. baic.* – *A. baicalensis* Khursevich et Fedenya, *A. baicalensis* f. *curvata* Khursevich et Fedenya, *A. rob.* – *A. robusta* (Khursevich) Usoltseva et Khursevich, *A. brad.* – *A. bradburyi* Usoltseva, Kociolek et Khursevich, *A. nev.* – *A. nevadica* Usoltseva, Kociolek et Khursevich, *A. amer.* – *A. americana* Usoltseva, Kociolek et Khursevich.

▨ – поздний эоцен(?)–ранний миоцен (Late Eocene(?)–Early Miocene), ● – ранний миоцен (Early Miocene), ○ – средний миоцен (Middle Miocene), ● – поздний миоцен (Late Miocene), ▲ – плиоцен (Pliocene).

знаем, что перед нами один и тот же таксон. В ископаемых образцах анализируется совокупность таксонов, сформировавшаяся иногда в течение нескольких сотен или даже тысяч лет, и включающая зачастую наряду с инситуальными аллохтонными створками, доставленные к месту захоронения из разных биотопов. Причём довольно часто участие диагностируемого вида в диатомовом комплексе весьма незначительно. Тем не менее применение сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) для исследования морфологических особенностей створок позволило на уровне изучения ультраструктурных элементов осуществить корректную видовую диагностику диатомей этого рода (Моисеева, Невретдинова 1990; Usoltseva, Titova 2019; Usoltseva 2022; Usoltseva et al. 2022).

В связи с тем, что многие виды рода *Alveolophora* имеют узкий возрастной диапазон распространения, они представляют значительный интерес при разработке диатомовых биостратиграфических шкал (Пушкар, Короткий 1985; Лихачева и др. 2009). Поэтому корректная идентификация таксонов помогает не только в установлении возраста отложений, но и в изучении географического распространения и эволюции этого рода.

Целью настоящего исследования стало детальное изучение с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии встреченных в среднемиоценовых и плиоценовых отложениях Южного Приморья двух видов – *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva, 2018 и *A. tscheremissinovae* Khursevich, 1994.

Материалы и методы

Из туфодиатомитов новокачалинской свиты (западный берег оз. Ханка, рис. 2) изучено два вида *Alveolophora*: *A. khursevichiae* и *A. tscheremissinovae*. Общая предполагаемая мощность свиты – ~200 м, прослоев туфодиатомитов – от 4 до 19 м.

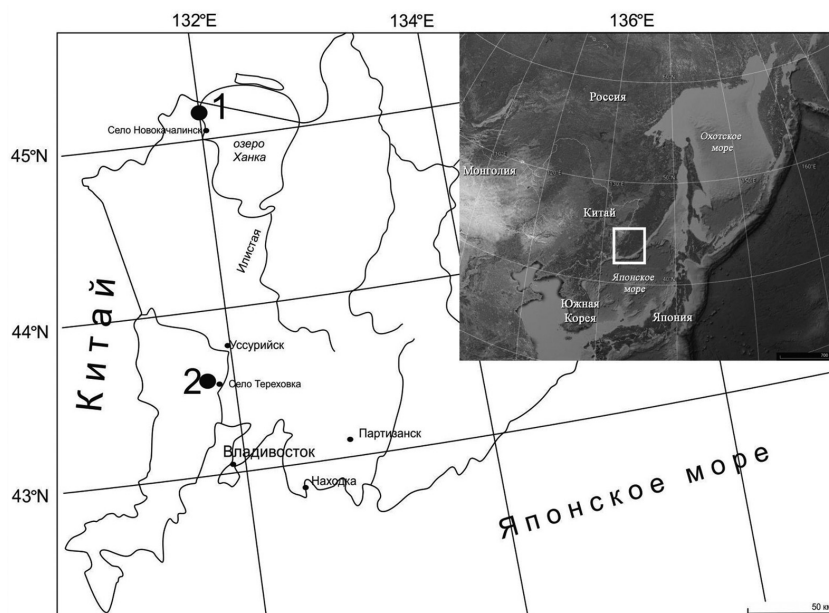


Рис. 2. Карта района исследования и места отбора проб (●): 1 – западный берег озера Ханка, 2 – вблизи с. Тереховка (Приморский край, Дальний Восток России).

Fig. 2. Map of the study area and sample collecting sites (●): 1 – Lake Khanka's west coast; 2 – surroundings of Terekhovka (Primorsky Krai, Russian Far East).

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 (Лихачева и др. 2009). Пробы для исследования были отобраны из разрезов L-03/2 (45°09'14.3" N и 132°00'23.3" E), L-04/1 (45°09'11.8" N и 132°00'12.6" E), L-02 (45°08'50.8" N, 132°00'54.5" E) и П-519 (45°08'25.14" N и 132°01'15.32" E). Диатомеи из последнего разреза были изучены впервые. Всего исследовано 35 проб из разрезов L-03/2, L-04/1 и L-02, отобранных В. С. Пушкарем и О. Ю. Лихачёвой (Дальневосточный геологический институт ДВО РАН) во время полевых исследований в 2008–2011 гг. (Лихачева и др. 2009; Likhacheva et al. 2021), и 3 пробы из разреза П-519, предоставленных В. М. Поповым.

Из туфодиатомитов шуфанского горизонта (2 км к северо-западу от с. Тереховка, рис. 2), залегающего между двумя потоками базальтов, изучена *A. tscheremissinovae*. Общая мощность горизонта составляет 47.5 м, туфодиатомитов – от 1.8 до 6.0 м. Возраст отложений – плиоцен, 5.3–2.58 млн л. (Павлюткин, Петренко 2010; Лихачева и др. 2009). Всего было исследовано 11 проб из разреза А-11/3 (43°39'15" N и 131°52'34" E), отобранных авторами в 2022 г.

Техническая обработка образцов осуществлялась по общепринятой методике с применением перекиси водорода (Диатомовые водоросли 1974). Изучение диатомей проводилось в световых микроскопах Amplival Carl Zeiss и Axioskop 40 Carl Zeiss на покровном стекле 18x18 мм при увеличении $\times 1\,000$ с иммерсионной жидкостью, а также в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Carl Zeiss Merlin при увеличении до $\times 50\,000$ в Центре коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Всего было изучено 100 створок *A. tscheremissinovae* из среднемиоценовых и плиоценовых отложений и 50 створок *A. khursevichiae* из среднемиоценовых отложений. Для определения вариативности основных морфологических признаков (диаметр, высота загиба створок) изученных таксонов был проведен дескриптивный статистический анализ (Закс 1976), позволивший рассчитать их средние арифметические значения, стандартное отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV) (табл.).

В работе использована систематика рода *Alveolophora* согласно Algaebase (Hoban 2023).

Результаты

В исследованном материале было установлено два вида рода *Alveolophora*.

1. *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva (рис. 3).

Створки круглые, 6.6–17.0 мкм в диаметре (табл.). Лицевая часть створки с беспорядочно расположенными ареолами: могут быть одиночными, в виде кольца у края или располагаться по всей поверхности. Поверхность лицевой части створки с гранулами по всей поверхности или по периферии. Створки низкоцилиндрические, загиб створки 2.2–5.0 мкм высотой, с прямыми двойными рядами ареол, 10 двойных рядов в 10 мкм (20 рядов в 10 мкм); в каждом ряду 4–6 ареол (20 в 10 мкм в ряду). Шейка низкая (0.6 мкм) с небольшими ребрышками. Ареолы округлые, диаметром 0.15 мкм. Наружные отверстия двугубых выростов расположены между ареолами первого ряда, образуя широкую ареолу. Кольцевидная диафрагма глубокая, редко узкая. Иногда можно наблюдать широкие створки с узкой кольцевидной диафрагмой. Двугубые выросты сидячие, расположены по кольцу в основании перегородок.

Табл. Морфометрические данные створок среднемиоценовых и плиоценовых представителей рода *Alveolophora* Южного Приморья: \pm – стандартная ошибка среднего, σ – среднеквадратичное отклонение, Cv – коэффициент вариации.

Table. Morphometric data of valves of the Middle Miocene and Pliocene representatives of the *Alveolophora* in Southern Primorye: \pm is standard error of the mean, σ is standard deviation, Cv is coefficient of variation.

Вид Species	Число створок Valves number	Диаметр створок (мкм) Valve diameter (μm)					Высота загиба створок (мкм) Valve mantle height (μm)				
		Мин. Min.	Макс. Max.	Среднее значение Mean	σ	Cv, %	Мин. Min.	Макс. Max.	Среднее значение Mean	σ	Cv, %
Средний миоцен (новокачалинская свита) Middle Miocene											
<i>Alveolophora khursevichiae</i>	50	6.6	17.0	10.7±0.5	3.2	30.2	2.2	5.0	3.8±0.1	0.7	18.6
<i>A. tscheremissinovae</i>	50	7.2	17.39	11.2±0.2	1.9	16.7	0.87	4.0	2.6±0.1	0.7	25.8
Плиоцен (шуфанский горизонт) Pliocene											
<i>A. tscheremissinovae</i>	50	12.2	19.2	15.9±0.3	2.0	12.3	2.38	4.1	3.5±0.1	0.5	14.4
Средний миоцен-плиоцен Middle Miocene-Pliocene											
<i>A. tscheremissinovae</i> , общая совокупность	100	7.2	19.22	13.1±0.3	3.0	22.7	0.87	4.1	2.8±0.1	0.7	26.2

Альвеолы с продольными (10–12 в 10 мкм) ребрышками (costae) на внутренней поверхности мантии створки. Соединительные шипы короткие, лопатковидные.

Стратиграфическое и географическое распространение: средний миоцен (новокачалинская свита), разрезы L-02 и П-519, западный берег оз. Ханка.

2. *A. tscheremissinovae* Khursevich (рис. 4).

Панцирь низкоцилиндрический. Створки толстостенные, плоские, круглые, диаметром 7.2–19.22 мкм, высотой загиба 0.87–4.0 мкм (табл.). Ареолы в прикраевой зоне лицевой части створки в радиальных рядах, 8 в 10 мкм, выражены слабо. В центральной зоне ареолы отсутствуют. Радиальные ряды ареол в узких (3–4 ряда) секторах, разделенных прямыми ребровидными утолщениями. Двугубые выросты в виде изогнутой или прямой трубки, (3–7 на створке) образуют кольцо в прикраевой или центральной зоне лицевой части створки. В периферической зоне створки присутствуют слабо выраженные псевдосепты. Загиб створок состоит из ареол в прямых вертикальных рядах, 14–18 рядов в 10 мкм, 2 ареолы в каждом ряду. Соединительные шипы короткие, лопатковидные, расположены на границе лицевой части створки и загиба.

Стратиграфическое и географическое распространение: средний миоцен (новокачалинская свита), разрезы L-03/2, L-04/1, западный берег оз. Ханка; плиоцен (шуфанский горизонт), разрез А-11/3, 2 км от с. Тереховка.

Обсуждение

Первые сообщения о представителях рода *Alveolophora* из Приморского края принадлежат А. И. Моисеевой (1971), указавшей на присутствие в крае *Melosira*

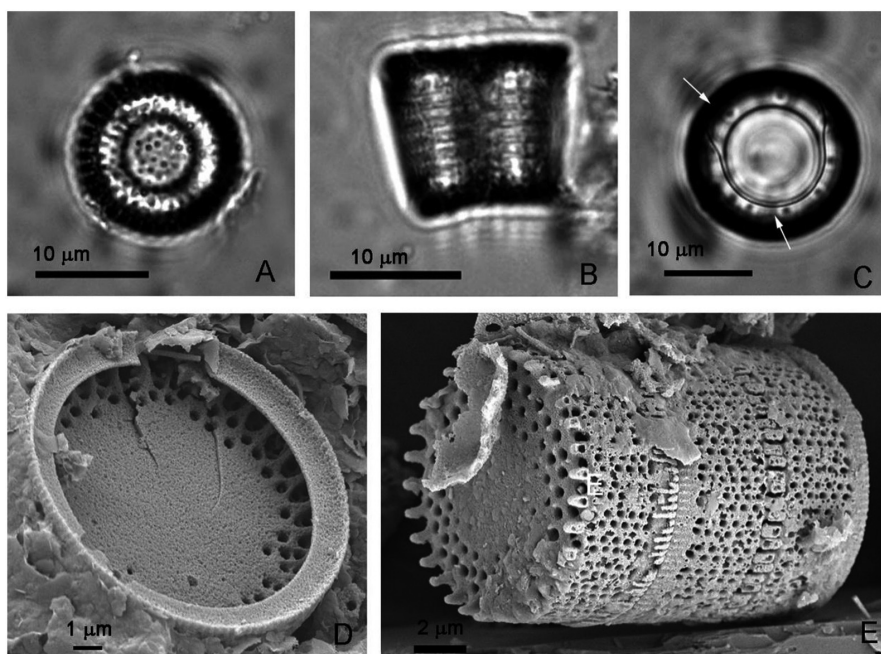


Рис. 3. *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva: А – наружная поверхность лицевой части створки и кольцевидная диафрагма; В – створки с загиба; С – кольцевидная диафрагма, 9 двугубых выростов (стрелки); D – внутренняя поверхность лицевой части створки; Е – наружная поверхность створки с загиба (А–D – разрез П-519, Е – L02, средний миоцен; А–С – СМ, D–Е – СЭМ).

Fig. 3. *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva: A – valve in external view and ringleiste; B – mantle in girdle view; C – valve view with 9 rimoportulae along one ringleist (arrows); D – valve in internal view; E – valves in external view (A–D are from the cross section П-519, E is from L02, Middle Miocene; A–C are taken with LM, D–E with SEM).

jouseana Moisseeva, 1971 в миоценовых отложениях оз. Тони (бассейн р. Самарга) и *M. areolata* Moisseeva, 1971 в плиоценовых осадках в районе с. Галёнки. Позднее оба этих вида, уже перенесённые в род *Alveolophora* (Моисеева, Невретдинова 1990), были встречены В. С. Пушкарём и М. В. Черепановой в ранне-среднемиоценовых диатомовых комплексах Приханкайской низменности (Павлюткин, Петренко 2010). О. Ю. Лихачёва и В. С. Пушкарёв (Лихачева и др. 2009) на основе изучения диатомей из раннемиоценовых отложений горы Синий Утес (Приморский край) обнаружили в них ещё один вид – *A. bifaria* Nevretdinova et Moisseeva, 1990. О. Ю. Лихачёвой с соавторами (Лихачева и др. 2009; Likhacheva et al. 2021) в отложениях среднего миоцена Приханкайской низменности и плиоцена в районе с. Тереховка помимо трёх перечисленных таксонов была найдена *A. tscheremissinovae* (на тот момент в составе рода *Miosira*). И наконец, в 2018 г. таксономическое разнообразие рода *Alveolophora* в Приморье было пополнено ещё одним видом – *A. khursevichiae*, встреченным в среднемиоценовых отложениях Приханкайской низменности (Usoltseva et al. 2018). Таким образом, к началу наших исследований, согласно литературным данным, род *Alveolophora* в Приморье был представлен пятью видами, участвующими в формировании миоценовых и плиоценовых диатомовых комплексов: *A. bifaria*, *A. jouseana*, *A. khursevichiae*, *A. areolata*, *A. tscheremissinovae*.

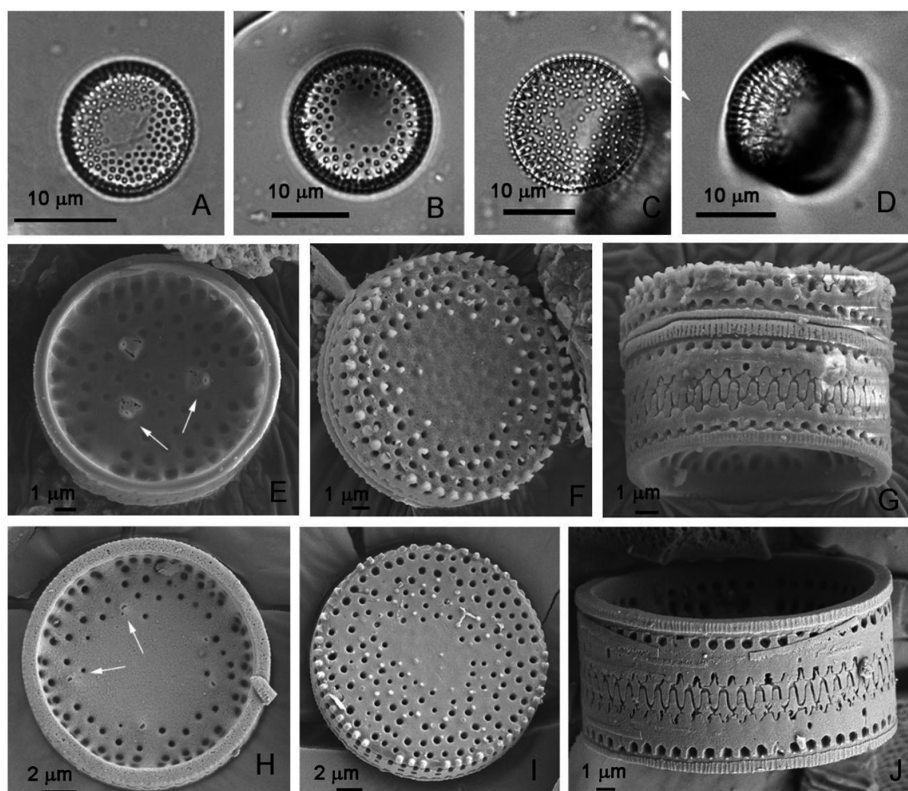


Рис. 4. *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich: А–С – наружная поверхность лицевой части створки; D – две створки соседних панцирей со стороны внутренней поверхности одной из них; E, H – внутренняя поверхность створки, двугубые выросты (стрелки); F, I – наружная поверхность створки; G–J – наружная поверхность створки с загиба (A, E–G – L-03/2, средний миоцен, B–D, H–J – A-11/3, плиоцен; A–D – СМ, E–J – СЭМ).

Fig. 4. *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich: A–C – valves in external view; D – two valves of an adjacent mantle from the internal view of one of them; E, H – valves in internal view, rimoportulae (arrows); G–J – valves in external view (A, E–G are from L-03/2, Middle Miocene, B–D, H–J are from A-11/3, Pliocene; A–D taken with LM, E–J with SEM).

Всестороннее изучение представителей рода *Alveolophora* в среднемиоценовых отложениях показало, что *A. bifaria* в соответствующих образцах не встречена. Тем самым было подтверждено мнение О. Ю. Лихачёвой с соавторами (2009) о приуроченности данного таксона к синеутёсовской свите (начало раннего миоцена) и его исчезновении в Приморье на границе раннего и среднего миоцена. Нами также не обнаружены *A. jouseana* и *A. areolata*: ни в отложениях Приханкайской низменности, ни в районе с. Тереховки, хотя ранее сообщалось, что данные виды установлены в миоценовых (синеутёсовская, нежинская, новокачалинская свиты) отложениях. Причём, согласно данным О.Ю. Лихачевой с соавторами (2009), *A. jouseana* вымирает в среднем миоцене, а *A. areolata* – на границе среднего и позднего миоцена. Вместе с тем, А. И. Моисеевой (1971) *A. areolata* была идентифицирована ещё и в плиоценовых (шуфанский горизонт) отложениях. Эти эволюционные события в истории рода легли в основу обоснования диатомовых зон биостратиграфической шкалы (Лихачева и др. 2009).

Проведённые нами исследования позволяют говорить о распространении в неогене Южного Приморья пока только двух видов рода *Alveolophora*: *A. khursevichiae* в среднем миоцене и *A. tscheremissinovae* в среднем миоцене и плиоцене.

Детальное изучение морфологии створок этих двух видов показало, что основные параметры (диаметр и высота загиба створки), характерные для *A. khursevichiae* из приморских местонахождений, полностью соответствуют видовому диагнозу (Usoltseva et al. 2018). Полученный нами высокий коэффициент вариации диаметра створок ($C_v=30.2\%$) указывает на значительную вариабельность этого признака внутри изученной совокупности створок этого вида: диаметр изменяется от 6.6 до 17 мкм (среднее значение – 10.7 ± 0.5 мкм), стандартное (среднеквадратичное) отклонение 3.2 мкм (табл.).

В то же время диапазон изменения диаметра и высоты загиба створок *A. tscheremissinovae* значительно расширен. Согласно типовому диагнозу, диаметр данного вида изменяется от 10 до 24 мкм, высота – от 1 до 3 мкм (Козыренко и др. 2008). Полученные данные (табл.) показывают изменения диаметра от 7.2 до 19.22 мкм (среднее значение – 13.1 ± 0.3 мкм), высоты загиба – от 0.87 до 4.1 мкм (среднее значение – 2.8 ± 0.1 мкм). Коэффициенты вариации (C_v), как диаметра, так и высоты загиба (22.7% и 26.2%, соответственно) демонстрируют довольно высокую изменчивость этих параметров. Причём створки из более древних отложений имели большую вариабельность диаметра ($C_v=16.7\%$), высоты загиба ($C_v=25.8\%$), а также различное размещение на створках двугубых выростов – в прикраевой или центральной зоне (рис. 4Е). У плиоценовых створок эти показатели оказались более постоянными: C_v диаметра – 12.3%, C_v загиба створки – 14.4%, а кольцо двугубых выростов было приурочено только к прикраевой зоне створки (рис. 4Н). Во всём исследованном материале не были обнаружены створки с максимальным, согласно типовому диагнозу, количеством двугубых выростов – 12 (Козыренко и др. 2008). У приморских диатомей их число изменялось от 3 до 7, и более стабильное их число было у плиоценовых створок – 5–7. К сожалению, определить форму этих выростов в исследованном материале не удалось из-за их разрушения.

Особенность морфологии *A. khursevichiae* – двойные ряды ареол на загибе створок. Подобный признак характерен также для *A. bifaria* и *A. areolata* (рис. 5). Эти два вида обнаружены в более древних отложениях: в позднем эоцене(?)–раннем миоцене Пенжинской губы (Usoltseva, Titova 2019), раннем миоцене подводной возвышенности Ямато (Японское море) (Tsoy 2017) и г. Синий утес Приморского края (Лихачева и др. 2009). Это наблюдение, а также отсутствие данных видов в исследованном материале, позволяет предположить, что такие таксоны могли быть предковыми формами для более молодой *A. khursevichiae*, обнаруженной в средне-миоценовых отложениях (Usoltseva et al. 2018; наст. работа).

Анализ распространения *A. khursevichiae* и *A. tscheremissinovae* в различных местонахождениях: на Витимском плато, в Прибайкалье, Тункинской котловине (Козыренко и др. 2008) и в разных разрезах Южного Приморья, показал, что данные виды, хотя и имеют широкое географическое распространение, не встречаются в ископаемых сообществах совместно. Это может свидетельствовать о том, что каждый из этих таксонов обладает свойственной только ему экологической толерантностью по отношению к факторам среды. Подтверждением может служить экологическая структура ископаемого сообщества из плиоценовых отложений, в котором была обнаружена *A. tscheremissinovae* совместно с обитателями литоральной зоны озёр: *Ellerbeckia arenaria* (Moore ex Ralfs) Dorofeyuk & Kulikovskiy,

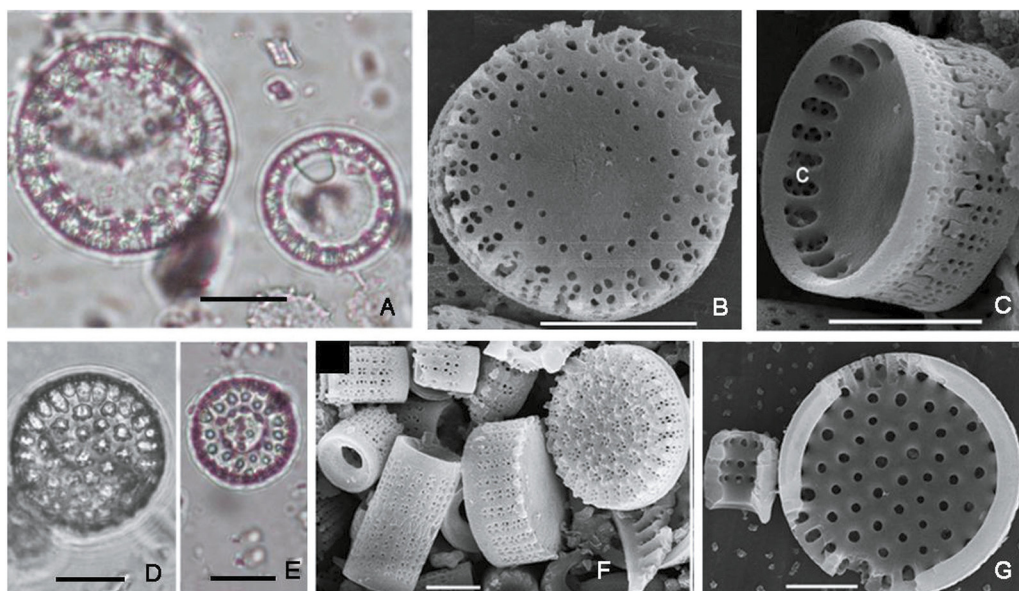


Рис. 5. *Alveolophora areolata* (A–C) и *A. bifaria* (D–G) поздний эоцен (?) – ранний миоцен, Пенжинская губа, Дальний Восток России (Usoltseva 2022): А – наружная поверхность лицевой части створки, В – ареолы на наружной поверхности лицевой части створки; С – ареолы и ребра (с) на внутренней поверхности лицевой части створки; D–E – наружная поверхность створок с загиба; F – наружная поверхность створок с загиба, видна вариабельность как высоты загиба, так и диаметра створок; G – наружная поверхность створки с загиба (A, D–E – LM, B–C, F–G – SEM). Фотографии по М. В. Усольцевой (Usoltseva 2022).

Fig. 5. *Alveolophora areolata* (A–C) and *A. bifaria* (D–G), Upper Eocene (?) – Early Miocene, Penzhina Bay, Russian Far East, (Usoltseva 2022): A – internal view, B – valve in external view showing areolae; C – internal view of valve showing areolae and costae (c); D–E – valves in external view; F – valves in external view showing variability of height and diameter; G – valve face showing in internal views (A, D–E taken with LM, B–C, F–G with SEM). Photos after M. V. Usoltseva (2022).

2012 и представителями рода *Tetracyclus* Ralfs, 1843. В то время как в одновозрастном сообществе, выделенном из разреза, расположенном на некотором удалении от обнажения А-11/3, с доминированием представителей рода *Aulacoseira*, которые могут свидетельствовать об условиях обитания в профундальной зоне довольно большого озера, *A. tscheremissinova* отсутствовала вовсе.

Стратиграфическое распространение *Alveolophora* показывает, что этот род, просуществовавший около 45 млн л., был в геологическом отношении короткоживущим, по сравнению с родом *Aulacoseira* из того же семейства. Появившись, предположительно, в позднем олигоцене, *Alveolophora* достигает своего расцвета в миоцене и вымирает в плиоцене.

Для оценки темпов эволюции часто прибегают к определению скорости таксономической дифференциации, определяемой по количеству таксонов, появляющихся в единицу времени (Красилов 1977). Для рода *Alveolophora* данная скорость в эоцене составила 0.13 вид/млн л., раннем миоцене – 0.4 вид/млн л., среднем миоцене – 0.45 вид/млн л. и позднем миоцене – 0.63 вид/млн л., что может свидетельствовать о постепенном увеличении темпов видообразования (рис. 6).

Появившись в олигоцене, в районе современной Пенжинской губы (Охотское море), по-нашему мнению, представители рода *Alveolophora* в миоценовое время

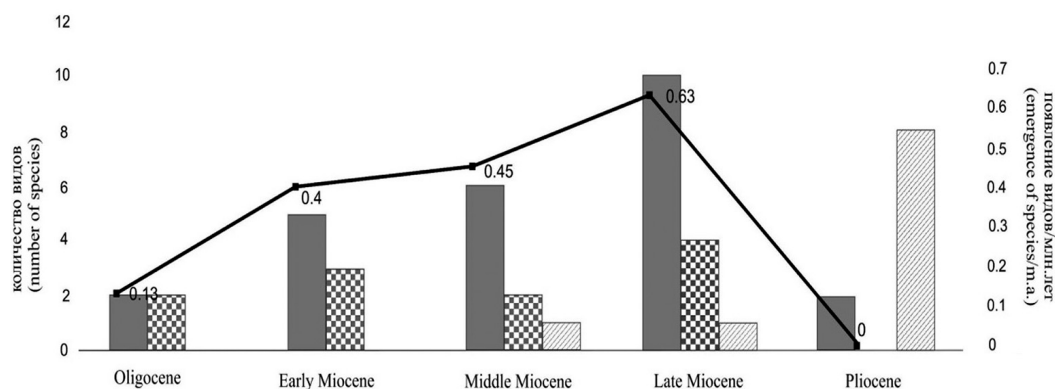


Рис. 6. Темпы эволюции в роду *Alveolophora*: ■ – всего видов, ▨ – появление новых видов, ▩ – вымирание видов, ◆ – скорость таксономической дифференциации.

Fig. 6. The rates of evolution in the *Alveolophora*: ■ – all species, ▨ – emergence of new species, ▩ – species extinction, ◆ – rate of taxonomic differentiation.

стали распространяться на юг Дальнего Востока (Камчатка, Приморский и Хабаровский края, возвышенность Ямато в Японском море) и в район Байкальской рифтовой зоны (Витимское плато, Тункинская котловина, оз. Байкал). В среднем миоцене они заселяют водоёмы Европы (Белоруссия, Словакия и Болгария), и позднее (конец миоцена) новые виды рода были зафиксированы в западной части Северной Америки (рис. 1).

Шесть из 11 видов *Alveolophora* имеют небольшой интервал своего существования и, скорее всего, являются эндемиками с узкими ареалами, характерными для определённых местообитаний: *A. khursevichiae* встречается только в среднем миоцене на западном берегу оз. Ханка; *A. antiqua* (Moisseeva) Moisseeva, 1990 – в раннем-среднем миоцене на Витимском плато и позднем миоцене в оз. Байкале; *A. baicalensis* Khursevich & Fedenya, 2006 и *A. baicalensis* f. *curvata* Khursevich & Fedenya, 2006 – в позднем миоцене оз. Байкал; *A. robusta* (Khursevich) Usoltseva & Khursevich, 2013 – в среднем-позднем миоцене на Витимском плато; *A. bradburyi* Usoltseva, Kociolek & Khursevich, 2013, *A. nevadica* Usoltseva, Kociolek & Khursevich, 2013 и *A. americana* Usoltseva, Kociolek & Khursevich, 2013 – в позднем миоцене западной части Северной Америки (рис. 1).

Миоценовая эпоха считается важным этапом в эволюции диатомей в целом (Лихачева и др. 2009; Sereno 2016). Именно в это время представители данной группы водорослей начинают активно заселять пресноводные водоёмы. Такую вспышку развития диатомей определяла их идеальная природа с высокими скоростями размножения и положением на самом нижнем уровне трофических пирамид (Arhonditsis et al. 2003; Авраменко, Пушкарь 2023). В это время появляется множество новых таксономических групп разного ранга, среди которых род *Alveolophora*. Триггером его активного развития стал климат, благоприятствующий развитию разветвлённой озёрно-речной сети. В Пенжинском районе уже с эоцена субтропический климат определял формирование богатых растительных ассоциаций, впоследствии обеспечивших процессы углеобразования, а большое количество атмосферных осадков обусловило формирование многочисленных озерных и озерно-болотных водоемов, приуроченных к обширным окраинно-материковым межгорным впадинам, в которых развивались диатомеи. Свидетельством высокой продуктивности последних

являются диатомиты, обнаруженные в Шестаковском разрезе в усть-пенжинской толще (Аблаев 1985). В Приморском крае в миоцен-плиоценовое время реконструировался муссонный климат (Лихачева и др. 2009), также способствовавший формированию густой сети озёр в регионе. Развитие диатомовых водорослей в то время шло настолько активно, что обеспечило формирование мощных толщ диатомитов, которое поддерживалось ещё и активным вулканизмом (Авраменко, Пушкарь 2023).

Эволюция рода *Alveolophora*, как показывает анализ их распространения во времени и пространстве, шла по пути географического видообразования, обусловленного, прежде всего, различными преградами (географическими, климатическими) на пути расселения альвеолофор, и обеспечивала эндемизм многих представителей рода. С другой стороны, необходимо отметить проявление «следов генетической памяти», которое является «...наиболее простым решением при адаптации организмов к сходным с прошлыми экологическим условиям...» (с. 144, Красилов 1977), и выражается в повторении некоторых предковых морфологических признаков у потомков. Так, у *A. tscheremissinovaе* двугубые выросты стали размещаться ближе к центру, как у древней *A. areolata*; у *A. bifaria* двугубые выросты расположены в прикраевой зоне створки, как у представителей рода *Aulacoseira*, известного с мелового периода. Двойные ряды ареол на загибе створок у *A. tscheremissinovaе* также были характерны для древних *A. areolata* и *A. bifaria*. Этот обнаруженный у *Alveolophora* феномен «сохранения генетической памяти» не является уникальным, т. к. под разными названиями отмечался и в других группах организмов, например, у ранне-каменноугольных тетракораллов Северо-Востока России (Оноприенко 2005).

Заключение

Изучение представителей рода *Alveolophora* с помощью СЭМ позволило установить в неогеновой диатомовой флоре Южного Приморья только два вида: *A. khursevichiae* в среднемиоценовых и *A. tscheremissinovaе* в среднемиоценовых и плиоценовых отложениях, вместо четырёх, о которых сообщалось предшественниками. Отсутствие других видов в исследованных отложениях может быть объяснено следующими причинами: 1) были изучены образцы, отобранные из других горизонтов осадков, сформировавшихся в несколько иных экологических условиях, не удовлетворяющих их требованиям к среде обитания; 2) раннее изучение большей части материала проводилось в СМ (Моисеева 1971), а исследований в СЭМ (Лихачева и др. 2009) было недостаточно для более точной диагностики таксонов.

Исследование морфологии створок установленных таксонов показало, что основные параметры, характерные для *A. khursevichiae* из приморских местонахождений, полностью соответствуют типовому диагнозу, в то время как диапазон изменения диаметра и высоты створок *A. tscheremissinovaе* значительно расширен.

Анализ собственных и литературных данных позволил сделать выводы о широком географическом распространении представителей рода по планете и связанным с ним эндемизме многих выявленных к настоящему времени таксонов, обусловленном препятствиями разного рода на пути расселения альвеолофор. Отмечается также узкий стратиграфический диапазон распространения в отложениях, как самого рода, так и отдельных его представителей, что позволяет использовать данные таксоны в качестве видов-индексов (индикаторов) диатомовых зон биостратиграфических шкал, построенных по диатомеям. Вместе с тем только детальное изучение с помощью электронной микроскопии позволит проводить объективную

диагностику створок диатомей и дальнейшее использование установленных таксонов для актуализации стратиграфических построений.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4). Авторы благодарны 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. Лихачевой и И. А. Чекрыжову, а также С. В. Коваленко (АО Дальневосточного ПГО Росгеология) за предоставленный материал и оказанное содействие в сборе образцов. Мы выражаем особую благодарность В. М. Казарину (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

Литература (References)

- Аблаев А. Г.** 1985. Флоры Корякско-Камчатской области и вопросы стратиграфии континентального кайнозоя. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 80 с. (**Ablaev A. G.** 1985. Flora of the Koryak-Kamchatka Region and issues of continental Cenozoic stratigraphy. Vladivostok: FESC AS USSR, 80 pp. [In Russian].)
- Авраменко А. С., Пушкар В. С.** 2023. Вспышки численности диатомовых водорослей в неогеновых озерах Приморского края: причины и последствия // *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*. № 1. С. 44–55. (**Avramenko A. S., Pushkar V. S.** 2023. Diatom blooms in Neogene lakes of Primorsky Krai: causes and consequences. *Bulletin of the North-East Science Center* 1: 44–55. [In Russian].) <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-1-44-55>.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 1.* 1974. – Ленинград: Наука. 403 с. (*The diatoms of the USSR. Fossil and recent. Vol. 1.* Leningrad: Nauka, 403 p. [In Russian].)
- Закс Л.** 1976. Статистическое оценивание. Пер. с нем. В. Н. Варыгина. – М.: Статистика. 598 с. (**Sachs L.** 1976. Statistical estimation. Translated from German by V. N. Varygin. Moscow: Statistics, 598 pp. [In Russian].)
- Козыренко Т. Ф., Стрельникова Н. И., Хурсевич Г. К., Цой И. Б., Жаковщикова Т. К., Мухина В. В., Ольштынская А. П., Семина Г. И.** 2008. Диатомовые водоросли России и сопредельных стран. Ископаемые и современные. Том II, вып. 5. – Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета. 171 с. (**Kozyrenko T. F., Strelnikova N. I., Khursevich G. K., Tsoy I. B., Yakovschikova T. K., Mukhina V. V., Olshtynskaja A. P., Semina G. I.** 2008. The Diatoms of Russia and Adjacent Countries Fossil and Recent. Vol. II, Issue 5. St. Petersburg: St. Petersburg University Press, 171 pp. [In Russian].)
- Красилов В. А.** 1977. Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука. 256 с. (**Krassilov V. A.** 1977. Evolution and biostratigraphy. Moscow: Nauka, 256 pp. [In Russian].)
- Кузьмин М. И., Хурсевич Г. К., Прокопенко А. А., Феденя С. А., Кабанов Е. Б.** 2009. Центрические диатомовые водоросли позднего кайнозоя озера Байкал: морфология, систематика, стратиграфическое распространение, этапность развития (по материалам глубоководного бурения). – Новосибирск: ГЕО. 374 с. (**Kuzmin M. I., Khursevich G. K., Prokopenko A. A., Fedenya S. A., Kabanov E. B.** 2009. Centric Diatoms in Lake Baikal during the Late Cenozoic: Morphology, Systematics, Stratigraphy, and Stage of Development (Based on the Deep Cores of the Baikal Drilling Project). Novosibirsk: GEO, 374 pp. [In Russian].)
- Лихачева О. Ю., Пушкар В. С., Черепанова М. В., Павлюткин Б. И.** 2009. Зональная диатомовая шкала и основные геобиологические события неогена Приморья // *Вестник ДВО РАН*. № 4. С. 64–72. (**Likhacheva O. Yu., Pushkar V. S., Cherepanova M. V., Pavlyutkin B. I.** 2009. Zonal diatom scale and the major geobiological events of Primorye Neogene. *Vestnik DVO RAN* 4: 64–72 [In Russian].)
- Моисеева А. И.** 1971. Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края // Труды ВСЕГЕИ. Новая серия. Т. 171. – Ленинград: Недра. 152 с. (**Moisseeva A. I.** 1971. Atlas of the Neogene diatoms of Primorsky Krai. In: Trudy VSEGEI. Novaya seriya. Vol. 171. Leningrad: Nedra, 152 pp. [In Russian].)
- Моисеева А. И., Невретдинова Т. Л.** 1990. Новое семейство и род пресноводных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) // *Ботанический журнал*. Т. 75. № 4. С. 539–544. (**Moisseeva A. I., Nevretdinova T. L.** 1990. The new family and genus of fresh water diatom algae (Bacillariophyta). *Botanicheskii Zhurnal* 75(4): 539–544. [In Russian].)
- Оноприенко Ю. И.** 2005. Раннекаменноугольные ругозы Северо-Востока России: проблемы морфологии, систематики, эволюции. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 175 с. (**Onoprienko Yu. I.**

2005. The Early Carboniferous Rugose Corals North-East of Fussia: Problems of Morphology, Systematics and Evolution. Magadan: NES FEB RAS, 175 pp. [In Russian].)
- Павлюткин Б. И., Ганзей С. С., Пушкар В. С., Петренко Т. И.** 1993. Палеоботаническая характеристика и радиометрическое датирование неогеновых отложений Южного Приморья // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 1. № 6. С. 40–47. (**Pavlyutkin B. I., Ganzey S. S., Pushkar V. S., Petrenko T. I.** 1993. Paleobotany characterization and radiometric dating of the Neogene deposits of Southern Primorye. *Stratigraphy and Geological correlation* 1(6): 40–47.)
- Павлюткин Б. И., Петренко Т. И.** 2010. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Приморья. – Владивосток: Дальнаука. 164 с. (**Pavlyutkin B. I., Petrenko T. I.** 2010. Stratigraphy of Paleogene-Neogene sediments in Primorye. Vladivostok: Dalnauka, 164 pp. [In Russian].)
- Пушкар В. С., Короткий А. М.** 1985. Зональная биостратиграфия континентального верхнего кайнозоя Сихотэ-Алиня // Стратиграфия кайнозоя Дальнего Востока. Тезисы науч.-практической конференции РМСК Востока СССР 16–21 сентября 1985, г. Владивосток. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 22–23. (**Pushkar V. S., Korotkiy A. M.** 1985. Zonal biostratigraphy of the continental Upper Cenozoic of the Sikhote-Alin. In: Stratigraphy of the Cenozoic of the Far East. Abstracts of the scientific-practical conference of the RMSC of the East of the USSR 16–21 September. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR, pp. 22–23. [In Russian].)
- Рассказов С. В., Лямина Н. А., Черняева Г. П., Лузина И. В., Руднев А. Ф., Резанов И. Н.** 2007. Стратиграфия кайнозоя Витимского плоскогорья: феномен длительного рифтогенеза на юге Восточной Сибири. Новосибирск: ГЕО. 193 с. (**Rasskazov S. V., Lyamina N. A., Chernyaeva G. P., Lusina I. V., Rudnev A. F., Resanov I. N.** 2007. Cenozoic stratigraphy of the Vitim Plateau: phenomenon of long rifting in the south of East Siberia. Novosibirsk: GEO, 193 pp. [In Russian].)
- Цой И. Б., Шастина В. В.** 1999. Кремнистый микропланктон неогена Японского моря (диатомеи, радиолярии). – Владивосток: Дальнаука. 241 с. (**Tsoy I. B., Shastina V. V.** 1999. Siliceous microplankton of Neogene in the Sea of Japan (diatoms and radiolarians). Vladivostok: Dalnauka, 241 pp. [In Russian].)
- Черняева Г. П., Лямина Н. А., Рассказов С. В., Резанов И. Н., Савинова В. В.** 2007. Биостратиграфия и условия накопления средне- и верхнемиоценовой вулканогенно-осадочной толщи Джилиндинской впадины Западного Забайкалья // Геология и геофизика. Т. 48. № 4. С. 460–471. (**Chernyaeva G. P., Lyamina N. A., Rasskazov S. V., Rezanov I. N., Savinova V. V.** Biostratigraphy and sedimentation environments of the Miocene volcanosedimentary stratum in the Dzhilinda Basin, Western Transbaikalia. *Russian Geology and Geophysics* 48(4): 460–471. [In Russian].)
- Ambwani K., Sahni A., Kar R. K., Dutta D.** 2003. Oldest known non-marine diatoms (*Aulacoseira*) from the uppermost Cretaceous Deccan Intertrappean beds and Lameta Formation of India. *Revue de micropaléontologie* 46: 67–71. [https://doi.org/10.1016/S0035-1598\(03\)00011-4](https://doi.org/10.1016/S0035-1598(03)00011-4)
- Arhonditsis G., Eleftheriadou M., Karydis M., Tsirtsis G.** 2003. Eutrophication risk assessment in coastal embayments using simple statistical models. *Marine Pollution Bulletin* 46: 1174–1178. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00165-6](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00165-6)
- Cermeno P.** 2016. The geological story of marine diatoms and the last generation of fossil fuels. *Perspectives in Phycology* 3(2): 53–60. <https://doi.org/10.1127/pip/2016/0050>.
- Edgar S. M.** 2003. Phylogeny of *Aulacoseira* (Bacillariophyta): Ph.D. thesis. The University of Texas. Austin, 367 pp.
- Gersonde R., Harwood D. M.** 1990. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Weddell Sea). Part 1: Vegetative cells. In: Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. Vol. 113. Texas: College Station, pp. 365–402. <https://doi.org/10.2973/odp.proc.sr.113.127.1990>
- Hoban M.** in Guiry M. D. et Guiry G. M. 31 July 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 05 June 2023.
- Krammer K., Lange-Bertalot H., Schiller W.** 1997. *Miosira rhoenana* n. gen. n. sp. (Bacillariophyceae) aus miozänen limnischen Sedimenten der Rhön im Vergleich mit anderen zentrischen Diatomeen. *Paläontologische Zeitschrift* 71: 5–18.
- Likhacheva O. Yu., Avramenko A. S., Usoltseva M. V., Pushkar V. S.** 2021. Freshwater centric diatoms from Middle Miocene deposits of the Khanka Depression, Primorye Territory (Far East of Russia). *Botanica Pacifica* 10(2): 3–19. <https://doi.org/10.17581/bp.2021.10212>
- Ognjanova-Rumenova N., Pipík R.** 2015. Stratigraphic and taxonomic significance of siliceous microfossils collected from the Turiec Basin, Western Carpathians (Slovakia). *Acta Botanica Croatica* 74(2): 345–361. <https://doi.org/10.1515/botcro-2015-0023>

- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G.** 1990. The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University Press, 747 pp.
- Servant-Vildary S., Paucheler J., Semelin B.** 1988. Miocene Lacustrine Diatoms from Turkey. In: Proceeding of the 9th Diatom Symposium. 24–30 August 1986. Bristol, United Kingdom. Bristol: Biopress Ltd., pp. 165–180.
- Siver P. A., Velez M., Cliveti M., Binda P.** 2018. Early freshwater diatoms from the Upper Cretaceous Battle Formation in western Canada. *Palaios* 33: 525–534. <https://doi.org/10.2110/palo.2018.045>
- Temniskova-Topalova D., Ognjanova-Rumenova N.** 1997. Description, comparison and biostratigraphy of the nonmarine Neogene diatom floras from Southern Bulgaria. *Geologica Balcanica* 27(1–2): 57–81. <https://doi.org/10.52321/GeolBalc.27.1–2.57>
- Tsoy I. B.** 2017. Early Miocene diatom flora from the Yamato. *Diatom Research* 32(3): 277–293. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2017.1367726>
- Tudesque L., Le Cohu R., Van de Vijver B.** 2021. The diatom flora of the Tonle Sap Lake in Cambodia: Centrobacillariophycidae – inventory and description of five new taxa including *Praecyslostephanos* gen. nov. *Diatom Research* 36(3): 185–235. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2021.1983467>
- Wolfe A. P., Edlund M. B.** 2005. Taxonomy, phylogeny and paleoecology of *Eoseira wilsonii* gen. et sp. nov., a Middle Eocene diatom (Bacillariophyceae: Aulacoseiraceae) from lake sediments at Horsefly, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 42: 243–257. <https://doi.org/10.1139/e04–051>
- Usoltseva M. V.** 2022. Morphological variability of *Alveolophora jouseana* (Bacillariophyta) from type material. *Phytotaxa* 533(4): 194–204. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.533.4.2>
- Usoltseva M. V., Kociolek J. P., Khursevich G. K.** 2013. Three new species of *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) from Miocene fossil deposits in western North America. *Phycologia* 52: 109–117. <https://doi.org/10.2216/12-022.1>
- Usoltseva M., Likhacheva O., Pushkar V., Avramenko A.** 2018. *Alveolophora khursevichiae* sp. nov. from the Miocene sediments of Khanka Lake (Far East). *Nova Hedwigia* 147: 27–33. <https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2018/004>
- Usoltseva M., Titova L.** 2019. Morphological variability in *Alveolophora areolata* (Moisseeva) Moisseeva and *Alveolophora bifaria* Nevretdinova et Moisseeva. *Diatom Research* 34 (1): 39–47. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2019.1586777>
- Usoltseva M., Titova L., Hassan A., Rasskazov S., Morozov A.** 2022. Morphological variability of *Alveolophora antiqua* from a freshwater Early Miocene paleolake in the Barguzin Valley (Baikal Rift Zone). *Diversity* 14(12): 1075. <https://doi.org/10.3390/d14121075>
- Simonsen R.** 1979. The Diatom system: ideas on phylogeny. *Bacillaria* 2: 9–71.