

УДК 561.26:551.782(571.63)

ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В НЕОГЕНОВЫХ ОЗЕРАХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ: ПРИЧИНЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ

Авраменко А. С.¹, Пушкарь В. С.²

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
г. Владивосток

² Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: avramenko@biosoil.ru

Изучены диатомовые водоросли из трех разрезов кремнистых органогенных отложений Южного Приморья, отражающих высокую продуктивность диатомей в миоцене и плиоцене. Выявлены монодоминантные флоры с *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* в среднем миоценовых (западный берег оз. Ханка) и плиоценовых (вблизи с. Тереховка), а с *Staurosira venter* в позднеплиоценовых (верховья р. Сергеевка) отложениях. Возможными причинами столь массового развития диатомовых водорослей могли быть: развитие густой озерно-речной сети на юге Приморья; длительный вегетационный период в условиях сформировавшегося к этому времени муссонного климата с мягкой зимой; активный вулканизм, продукты извержения которого были источником веществ, необходимых для формирования панцирей диатомей.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, волны популяций, озёра, неоген, Приморье.

DOI: 10.34078/1814-0998-2023-1-44-55

ВВЕДЕНИЕ

Регуляция эффективности воспроизводства организмов является одним из эволюционных механизмов поддержания стабильности экосистем (Переварюха, 2017). В условиях экологических стрессов именно организмы, обладающие высокой репродуктивной способностью, достигают значительной численности, решая задачу поддержания их устойчивого состояния (Sommer et al., 1986; Экосистемы ..., 1989). Одними из таких организмов в пресноводных озерах являются микроскопические одноклеточные диатомовые водоросли с высокими скоростями размножения, находящиеся на самом нижнем трофическом уровне экологических пирамид (Sommer et al., 1986). Митотическое деление их клеток при условии высокого содержания кремния и других питательных веществ в воде происходит до 4–6 раз в сутки (Стунжас, Сапожников, 2000). Активное размножение («цветение») диатомей, сопровождающееся образованием миллиардов их клеток, может происходить несколько раз в год (Лосева, 2002). Огромные массы органического вещества, образованного диатомеями, в несколько раз больше, чем ежегодная биомасса наземных растений (Диатомовые..., 1974).

Другой характерной особенностью этих водорослей является участие в процессе биоминерализации кремния, необходимого для формирования уникальной опаловой клеточной оболочки различной морфологии с очень сложной и богато украшенной архитектурой (Лосева, 2002; Shrestha, Hildebrand, 2015). Чтобы извлекать кремний из окружающей водной среды, диатомеи наделены уникальным семейством интегральных мембранных белков, которые связываются с растворимой в воде формой диоксида кремния и переносят его через клеточную мембрану внутрь клетки (Curnow et al., 2012). От растворения в воде диатомеи предохраняет слизь, покрывающая створки (Лихошвай, 2004), а прочная кремнеземная оболочка позволяет этим водорослям хорошо сохраняться в осадках (Диатомовые..., 1974).

При соблюдении определенных условий накопление диатомовых створок в некоторых водоемах происходило в течение многих тысячелетий, образуя горные породы, называемые диатомитами. Согласно определению, диатомитами считаются осадочные образования морского или озерного генезиса кайнозойского возраста, более чем на 50 % состоящие из створок диатомей (Дистанов, 1998). Основными условиями для формирования залежей диатомитов являются: высокая

продуктивность диатомей, поддерживаемая повышенным содержанием в воде растворенной кремнекислоты, необходимой для строительства опаловых створок диатомовых водорослей, и достаточным для их питания количеством фосфатов и нитратов; отсутствие сильных течений и волнений и незначительный привнос минеральных и органических примесей, снижающих концентрацию створок и ухудшающих качество формируемых диатомитов (Демидов, Шелехова, 2006).

Диатомиты миоцен-плиоценового возраста широко распространены в Приморском крае. Особенностью времени их формирования в регионе явилась трансформация климата, связанная с рядом геологических событий, включающих поднятие Гималаев и Тибетского плато, которые обусловили формирование азиатских муссонов и усиление засушливости в Центральной Азии (Jiang, Ding, 2008; Royden et al., 2008; Лихачева и др., 2009). В результате климатический режим с преобладанием западных ветров постепенно стал меняться на муссонный (Liu et al., 1998; Zachos et al., 2001). Еще одним глобальным «загадочным» событием этого времени был продолжительный положительный экскурс изотопов углерода, или “Monterey Excursion”, начало которого совпа-

ло с началом значительного потепления после 16.9 млн л. н. (Holbourn et al., 2007). Именно оно, по мнению некоторых исследователей, определило максимум тепла в среднем миоцене, завершившегося примерно 13.5 млн л. н. тенденцией на похолодание (Steinthorstdottir et al., 2021), которое продолжилось в плиоцене и прерывалось лишь 3.3–3.0 млн л. н. среднеплиоценовым потеплением (Burke et al., 2018). Подобные изменения климата в миоцен-плиоценовое время были зафиксированы и для Приморского края (Короткий и др., 1996; Павлюткин, 2005; Pushkar et al., 2019).

Целью данного исследования стало изучение диатомовых флор из кремнистых органогенных отложений как свидетельств высокой продуктивности диатомей в миоцен-плиоценовых озерах Южного Приморья и анализ причин, обусловивших активизацию этих процессов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты диатомового анализа образцов, отобранных из трех диатомитов, расположенных в разных районах Приморского края (рис. 1): 1) на западном берегу оз. Ханка, между населенными пунктами Турий Рог и Новокачалинск (Ханкайский район);

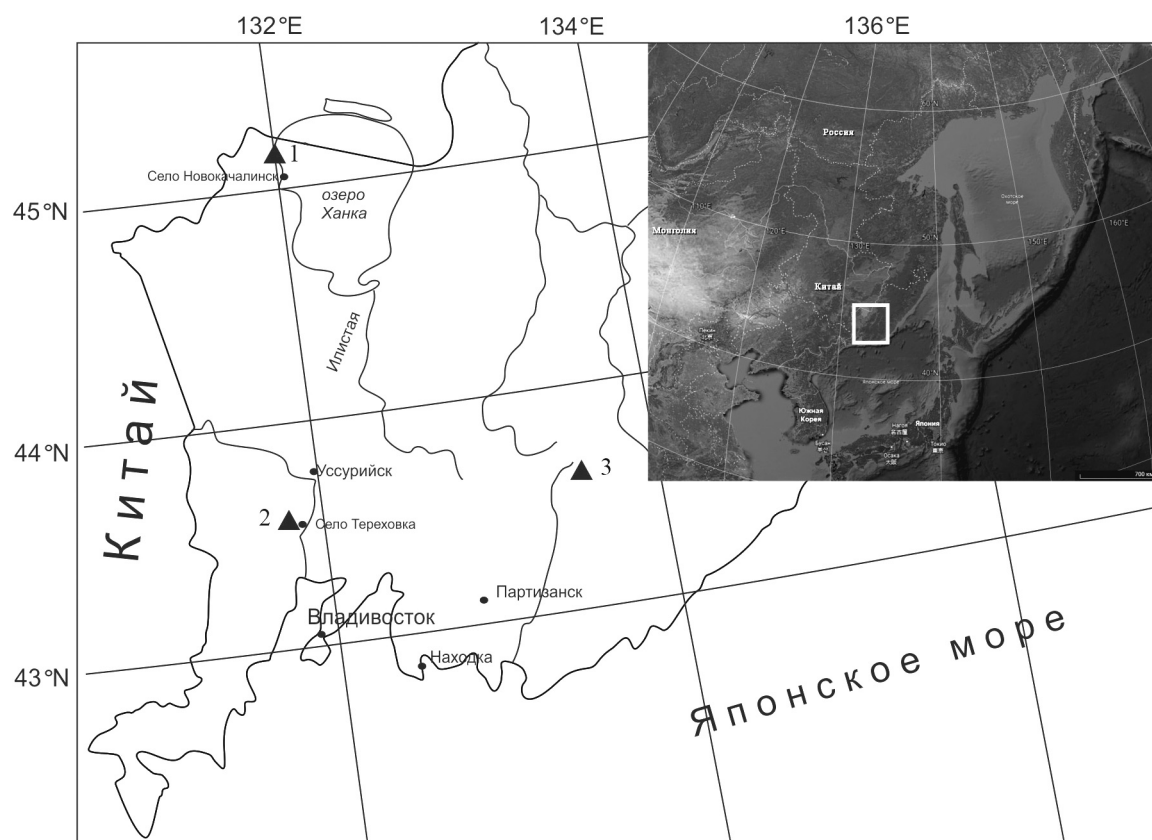


Рис. 1. Карта района исследования: ▲ – местонахождение диатомитов: 1 – новокачалинского, 2 – тереховского, 3 – sergeevskogo

Fig. 1. Map of the study area. ▲ Diatomite locations: 1 – Novokachalinsky, 2 – Terekhovsky, 3 – Sergeyevsky

2) в верховьях р. Сергеевка (Партизанский район);
3) вблизи с. Тереховка (Надеждинский район).

1. На западном берегу оз. Ханка отобрано 40 образцов из прослоев тонкослоистых коричневато-бурых, сильно осветляющихся при высыхании, туфодиадомитов новокачалинской свиты, в разрезах – № 9149, L-03/2 (45°09'14.3" с. ш.; 132°00'23.3" в. д.), L-04/1 (45°09'11.8" с. ш.; 132°00'126.00" в. д.), L-02 (45°01'00.0" с. ш.; 132°00'25.1" в. д.). Мощность диадомитовых слоев от 4 до 11 м. Возраст новокачалинской свиты определен как начало среднего миоцена с возможным удревнением до позднего раннего миоцена (Павлюткин, 2005). Далее изученные отложения именуются как новокачалинский диадомит.

2. Пять образцов отобраны из туфодиадомитового слоя в карьере в районе с. Тереховка, т. 4131 (43°20' с. ш. и 131°52' в. д.), где вскрыты отложения шуфанского горизонта, слагающие аллювиальную террасу палео-Раздольной (Павлюткин, Петренко, 2010). Мощность диадомита составляет 4 м. Диадомит слабо сцементированный, белый со слегка желтоватым оттенком. Возраст диадомита – плиоцен (Лихачева и др., 2009; Павлюткин, Петренко, 2010). Далее для этих отложений используется название «тереховский диадомит».

3. Три образца отобраны из прослоев опок-видных глин с глубины 89.5–82.5 м, вскрытых

скважинами 27, 28, пробуренными ООО «Приморгеология» в 1988 г. (Коваленко, 1989). Полная мощность и протяженность диадомита не установлена. Диадомит легкий, слабо сцементированный, от белого до желтого цвета. Возраст по данным диадомитового анализа поздний плиоцен (Авраменко и др., 2015). Далее представленные отложения именуются как сергеевский диадомит.

Техническая обработка образцов осуществлялась по общепринятой методике (Диадомиты..., 1974).

Таксономический анализ, подсчет створок диатомей, измерение их параметров: диаметра, длины, ширины, осуществлялось с помощью световых микроскопов (СМ) Amplival Carl Zeiss и Axioskop 40 Carl Zeiss в постоянных препаратах с покровным стеклом 18 × 18 мм при увеличении ×1000 с иммерсионной жидкостью. Для определения участия отдельных видов в тафоценозах диатомей подсчитывалось 250–300 створок. Для точной видовой идентификации отдельных таксонов морфологические особенности створок изучались с помощью сканирующих электронных микроскопов (СЭМ) Carl Zeiss EVO 40 при увеличении до ×15000 и Merlin при увеличении до ×50000 в Центре коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Для изучения в СЭМ оставшийся после пригото-

товления постоянных препаратов осадок высушивался, затем наносился на специальные столики с наклеенным двусторонним углеродным скотчем и покрывался золотом в напылителе JEOL JFC-1600.

Определение содержания створок диатомей в 1 г осадка (N) проводилось согласно методике, предложенной А. С. Авраменко с соавторами (2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Диадомитовый анализ проб из трех местонахождений кремнистых органогенных отложений позволил установить особенности выделенных в них миоцен-плиоценовых диатомовых флор.

Диадомитовая флора **новокачалинского диадомита** образована 35 видами и внутривидовыми разновидностями. Преобладают планктонные центрические диатомеи с доминированием *A. praegratulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva до 84.7 % (рис. 2, A.i), обита-

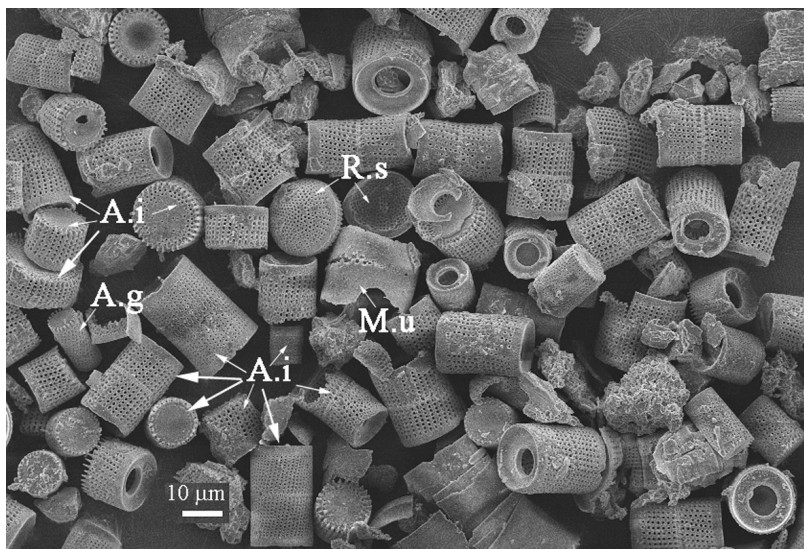


Рис. 2. Общий вид новокачалинского диадомита (СЭМ): A. i – *Aulacoseira praegratulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, A. g – *Aulacoseira praegratulata* var. *praegratulata* f. *praegratulata* (Jousé) Simonsen, R. s – покоящиеся споры *Aulacoseira*, M. u – *Melosira undulata* (Ehrenberg) Kützing

Fig. 2. General view of the Novokachalinsky diatomite (SEM): A. i – *Aulacoseira praegratulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, A. g – *Aulacoseira praegratulata* var. *praegratulata* f. *praegratulata* (Jousé) Simonsen, R. s – resting spores of *Aulacoseira*, M. u – *Melosira undulata* (Ehrenberg) Kützing

ющей в пресных озерах. Помимо доминанта относительно высокие оценки обилия имеют также планктонные *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *curvata* (Jousé) Moiseeva – до 7.27 % (рис. 3) и *A. praegr anulata* var. *praegr anulata* f. *praegr anulata* (Jousé) Simonsen – до 2 % (рис. 2, А.г). Участие остальных таксонов незначительно (менее 1 %). Среди них: *A. praegr anulata* var. *praegr anulata* f. *curvata* (Jousé) Simonsen, *A. praegr anulata* var. *praeangustissima* f. *praeangustissima* (Jousé) Moiseeva, *A. praegr anulata* var. *praeangustissima* f. *curvata* (Jousé) Moiseeva, *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich и *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva. Участие бентосных таксонов незначительно. Эта группа диатомей представлена центрическими *Melosira undulata* (Ehrenberg) Kützing (рис. 2, М.у), *Ellerbeckia kochii* (Pantocsek) Lupikina и пеннатыми представителями родов *Achnanthes* Bory, *Eunotia* Ehrenberg, *Navicula* Bory, *Tetracyclus* Ralfs. Сохранность панцирей диатомовых водорослей хорошая. Содержание створок в 1 г осадка составляет 14.04×10^8 .

Изучение строения створок доминирующего таксона показало высокую вариабельность диаметра и высоты загиба створок. Диаметр створок доминирующей *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. *praegr anulata* f. *praegr 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*, принявшей незначительное участие, 2.92–7.36 мкм (Cv = 18.0), высота загиба 14.04–23.5 (Cv = 14.9).

Диатомовая флора **тереховско-го диатомита** сформирована 36 видами и внутривидовыми таксонами. Преобладают планктонные центрические диатомеи – представители рода *Aulacoseira* Thwaites (рис. 4).

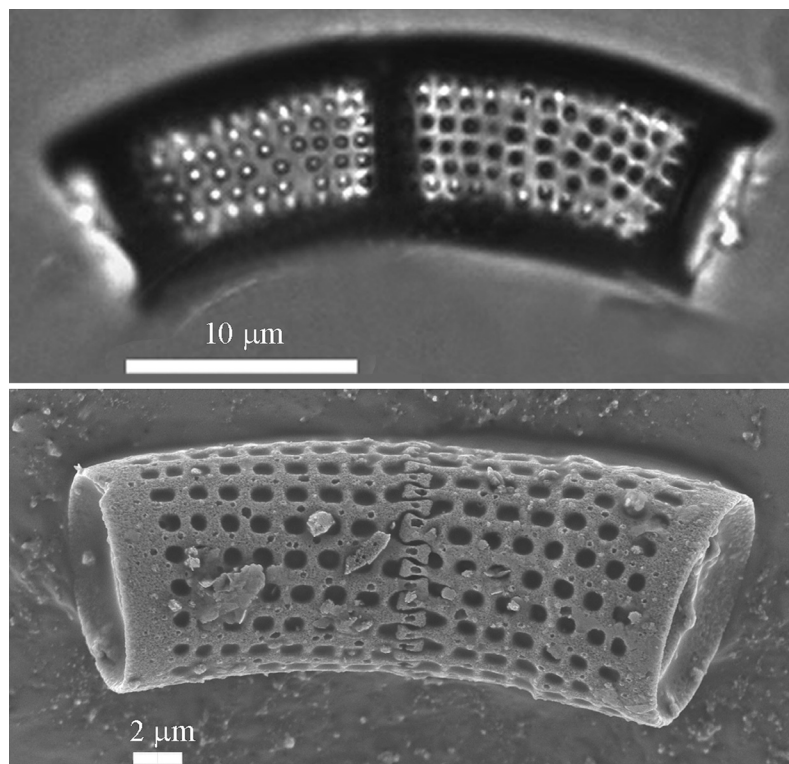


Рис. 3. *Aulacoseira praegr anulata* var. *praeislandica* f. *curvata* (Jousé) Moiseeva (СМ, СЭМ) из новокачалинского диатомита

Fig. 3. *Aulacoseira praegr anulata* var. *praeislandica* f. *curvata* (Jousé) Moiseeva (LM, SEM) from the Novokachalinsky diatomite

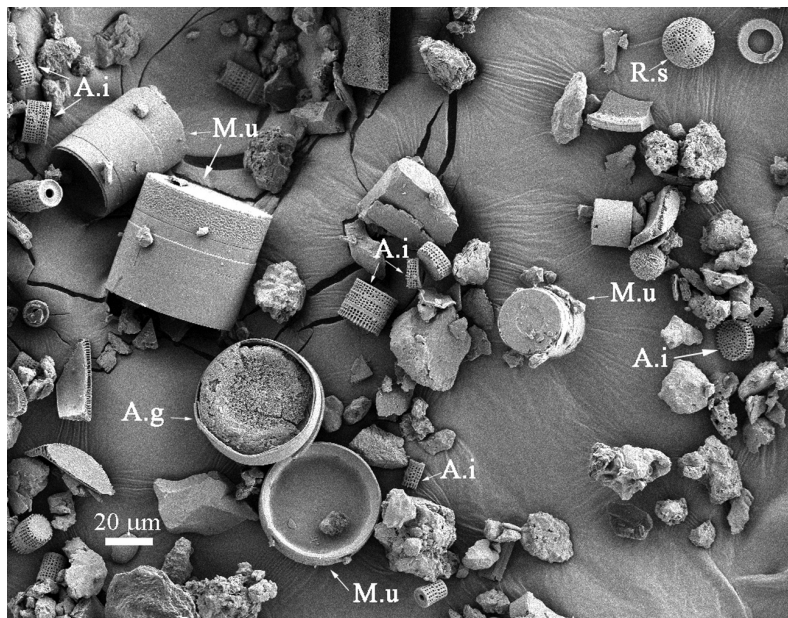


Рис. 4. Общий вид тереховского диатомита (СЭМ): А. i – *Aulacoseira praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, R. s – покоящиеся споры *Aulacoseira*, М. у – *Melosira undulata* (Ehrenberg) Kützing, А. г – *Actinocyclus gorbunovii* (Sheshukova-Poretskaya) Moiseeva & Sheshukova-Poretskaya

Fig. 4. General view of the Terekhovskiy diatomite (SEM): A. i – *Aulacoseira praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Jousé) Moiseeva, R. s – resting spores of *Aulacoseira*, M. u – *Melosira undulata* (Ehrenberg) Kützing, A. g – *Actinocyclus gorbunovii* (Sheshukova-Poretskaya) Moiseeva & Sheshukova-Poretskaya

Доминирует *Aulacoseira praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (до 93.2 %) (рис. 4, А.и). Относительно высокие оценки обилия имеет только еще один вид – *Melosira undulata* (2.7 %) (рис. 4, М.и). Процентное участие остальных таксонов составляет менее 1. Это представители родов *Actinocyclus* Ehrenberg (рис. 4, А.г), *Tetracyclus*, *Ellerbeckia* Crawford, *Eunotia*. Сохранность панцирей диатомей в породе хорошая. Содержание створок в 1 г осадка составляет 1.5×10^9 .

Установлена высокая вариабельность диаметра ($C_v = 15.83$) и высоты загиба ($C_v = 10.84$) створок доминирующей *A. praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica*. Диаметр створок изменялся от 4.45 до 22.8 мкм, высота загиба – от 3.25 до 12.34 мкм.

В формировании флоры **сергеевского диатомита** принимали участие 25 видов и внутривидовых разновидностей. Преобладают бентосные пеннатные мелкостворчатые формы, реже встре-

чаются планктонные диатомеи. Породообразующим таксоном является *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller (до 84.8 %) (рис. 5, А, В). Высокие оценки обилия имеет также *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen – до 15.6 % (рис. 5, С, D, Е). **Необходимо отметить присутствие крупностворчатых видов рода *Cymbella* Agardh: *C. aspera* (Ehrenberg) Cleve и *C. aff. australica* (Schmidt) Cleve (рис. 5, F). И хотя их обилие невелико (около 2 %), большие размеры створок этих таксонов (до 175 мкм в длину), с некоторой долей условности, позволяют рассматривать их как породообразующие. Участие представителей родов *Eunotia* и *Neidium* Pfitzer незначительное. Сохранность панцирей диатомовых водорослей, встреченных в отложениях, хорошая. Содержание створок в 1 г осадка составляет 6.1×10^8 .**

Длина створок доминирующей *S. venter* от 3.79 до 23.22 мкм ($C_v = 38.2$), ширина – от 2.96 до 5.65 мкм ($C_v = 10.94$). Диаметр створок сопутствующего вида *A. italica* изменяется от 3.2 до 19.14 мкм

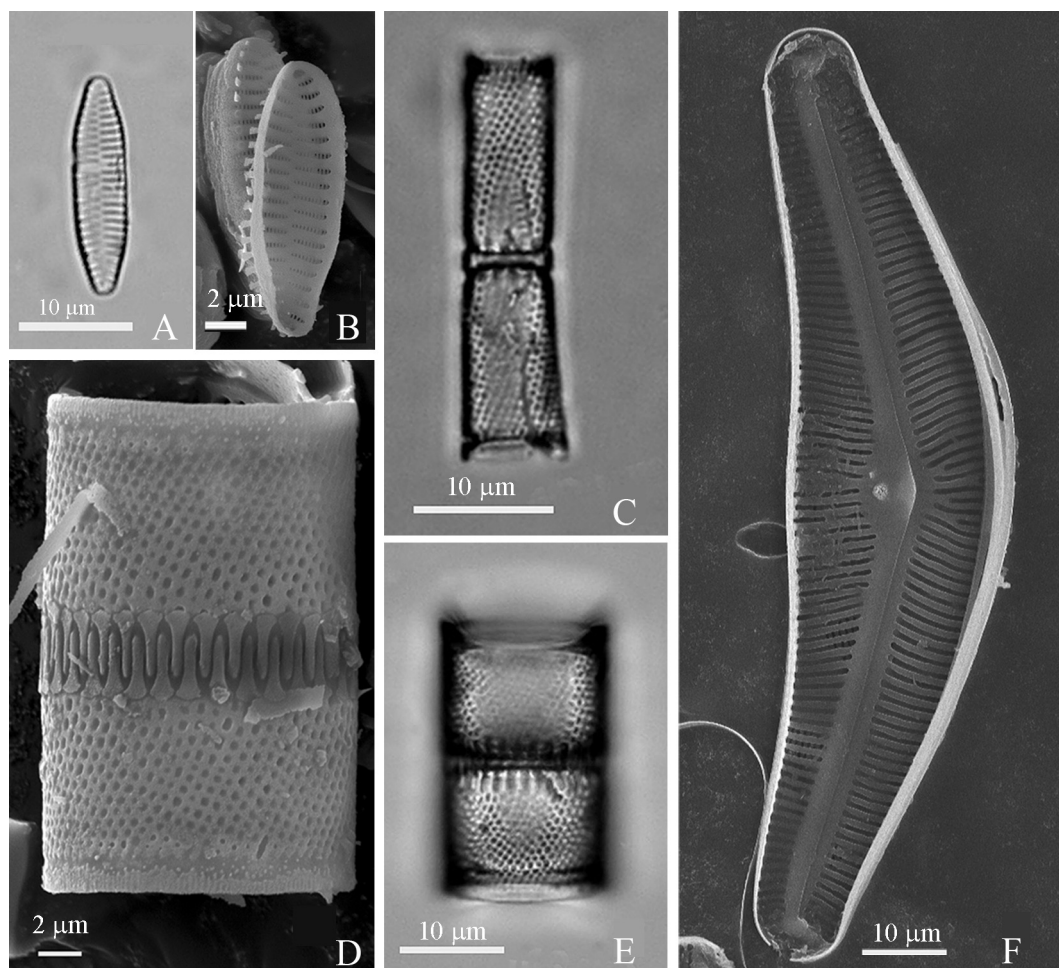


Рис. 5. Породообразующие таксоны сергеевского диатомита: А, В – *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller (А – СМ, В – СЭМ), С, Е – *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (С, Е – СМ, D – СЭМ), F – *Cymbella* aff. *australica* (Schmidt) Cleve (СЭМ)

Fig. 5. Rock-forming taxa of the Sergeyevsky diatomite: А, В – *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller (А – LM, В – SEM), С, Е – *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (С, Е – LM, D – SEM), F – *Cymbella* aff. *australica* (Schmidt) Cleve (SEM)

($C_v = 33.27$), высота – от 6.53 до 20.47 мкм ($C_v = 17.49$). Длина створок *C. aff. australica* изменяется в диапазоне от 94.94 до 175.04 мкм, а ширина – от 25.50 до 33.43 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Продуктивность диатомей из изученных отложений

Показателем продуктивности диатомей в геологическом прошлом зачастую является концентрация створок в осадках (Фанерозойские..., 2000). Анализ содержания створок в изученных диатомитах показал высокие его значения для всех отложений. Так, наибольшая концентрация створок установлена для тереховского диатомита – 1.5 млрд, несколько меньшая – для новокачалинского – 1.4 млрд и наименьшая – для сергеевского – 610 млн ств./1 г сухого осадка.

Еще одной характеристикой интенсивности деления створок центрических диатомей, а по сути, их воспроизводства, может являться вариабельность таких морфологических параметров, как диаметр и высота загиба створок. Известно, что в ряде последовательных делений размеры клеток диатомей в популяции уменьшаются, а исходные максимальные размеры восстанавливаются в процессе полового воспроизведения, связанного с формированием ауксоспоров (Сох, 2014). Высокие коэффициенты вариации указанных параметров, установленные для доминирующих таксонов из изученных отложений, свидетельствуют об интенсивном вегетативном делении диатомей. Это подтверждают и сохранившиеся в отложениях длинные колонии, образованные 4–8 панцирями, и часто встречающиеся инициальные клетки (до 0.9 %) (см. рис. 2, R.s; рис. 4, R.s).

Таксономический и экологический состав диатомовых сообществ как отражение особенностей их местообитания

Таксономический и экологический состав диатомовых флор, выявленных в отложениях, свидетельствует об активном развитии диатомей в неогеновых озерах, пространственно и генетически связанных с наложенными кайнозойскими впадинами, которые представляли собой отдельные седиментационные бассейны (Павлюткин, Петренко, 2010). Доминирование во флорах новокачалинского и тереховского диатомитов представителей рода *Aulacoseira*, обитающих в планктоне современных озер самого разного генезиса (Трифенова, 1980; Krammer, Lange-Bertalot, 1991), впрочем, как и мелкостворчатые представители родов *Staurosira* Ehrenberg, *Pseudostaurosira* Williams et Round и *Staurosirella* Williams et Round из сергеевского диатомита, свидетельствует, что их накопление происходило именно

в этих водоемах. Только аулакозейровая флора развивалась в озерах более крупных и глубоких, а вот флора с *S. venter* – в небольшом, относительно мелководном водоеме, возможно, старичного типа. Таксоны с маленькими створками из сергеевского диатомита считаются пионерными видами, поселяющимися во вновь появившихся современных олиготрофных арктических водоемах (Smith, 2002) и **небольших озерах лесной зоны** (Laing et al., 1999; Черепанова и др., 2013). О том, что сергеевский диатомит накапливался в небольшой старице в долине реки, говорит и присутствие представителей родов *Eunotia*, *Cymbella*, *Neidium*, обитающих в болотах или в прилегающих к ним биотопах. Присутствующие в разрезе вблизи с. Тереховка прослой глины и включения песка могут служить косвенным доказательством сложных седиментационных условий. Возможно, этот водоем периодически пересыхал и наполнялся водой во время наводнений или паводков. Необходимо также отметить, что начиная со второй половины миоцена произошла смена озерного седиментогенеза, характерного для Южного Приморья, на аллювиальный (Лихачева и др., 2009).

Современные представители рода *Aulacoseira* очень часто входят в состав доминирующих групп планктонных альгоценозов в пресноводных водоемах. Этот род считается космополитом и встречается на всех материках (Kocielek, 2018) вплоть до Антарктиды (Oaquim et al., 2017). При этом отмечается сезонность появления и высокой продуктивности отдельных таксонов (Lund, 1971; Многолетние..., 2008). Так, *A. islandica* (Müller) Simonsen – холодноводный вид с температурным оптимумом толерантности от +5 до +10 °C является абсолютным доминантом весеннего и осеннего планктона и достигает самой высокой продуктивности в середине или конце мая. При прогревании водной толщи рост популяции прекращается (Трифенова, 1980; Лихошвай, 2004; Многолетние..., 2008). Наиболее теплолюбивым видом этого рода считается *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen, которая становится массовым видом в летне-осеннем планктоне при температуре воды выше 20 °C на мелководьях (Лихошвай, 2004; Многолетние..., 2008). Можно предположить, что высокое таксономическое разнообразие таксонов рода *Aulacoseira* в отложениях новокачалинского и тереховского диатомитов может свидетельствовать о ярко выраженной сезонности в это время.

Влияние температуры на продуктивность диатомей

В водоемах регионов с умеренным климатом динамика фитопланктона демонстрирует четкие сезонные закономерности. Зачастую «цветение» диатомей в них происходит весной и позд-

ней осенью, когда условия для активного роста этих водорослей, перемешивание вод, содержание питательных веществ и освещенность оптимальны (Sommer et al., 1986). Наблюдается даже зимнее «цветение» диатомей (Jewson et al., 2009; Kong et al., 2021). **Считается, что одним из факторов, определяющих их высокую продуктивность в эти сезоны года, является относительно низкая температура воды** (Трифенова, 1980; Многолетние..., 2008), при которой другие группы фитопланктонных организмов не могут развиваться столь активно (Sommer et al., 1986, 2012).

А. М. Короткий с соавторами (1996) на основе данных палинологического анализа реконструировали основные параметры климата неогена для Приморья. При этом были использованы экологические предпочтения современных таксонов, аналогичных таксонам-индикаторам из неогеновых спорово-пыльцевых спектров. Климат среднего миоцена, во время которого формировался новокачалинский диатомит, был отнесен к типичным субтропикам со среднегодовыми температурами в пределах +15...+17 °С, июльскими – +27...+29 °С, январскими – +4...+7 °С, и годовой суммой осадков 1200–1400 мм. Именно обилие осадков и формирующийся муссонный климат обеспечивали развитие густой сети озер в регионе, а относительно теплая зима могла обуславливать продолжительный вегетативный период для развития диатомовых водорослей. Косвенным доказательством развития диатомей в зимний период при условии относительно высоких для зимы температур может служить и то, что по сравнению с другими таксонами фитопланктона диатомовые водоросли имеют относительно высокие темпы роста и обычно приспособлены к низким уровням освещенности в водах с высоким содержанием питательных веществ (Reynolds, 2006).

С начала позднего миоцена и в течение плиоцена на юге Приморья отмечается тенденция похолодания климата: температура января составляла -2...-3 °С, температура июля – +22 °С, годовая сумма осадков – свыше 1200 мм (Короткий и др., 1996). Такие условия определяли активное развитие диатомей в плиоценовых водоемах, результатом которого явилось формирование тереховского и сергеевского диатомитов. Ярко выраженная сезонность в регионе в это время может косвенно подтверждаться присутствием тепловодной *Actinella brasiliensis* Grunow в отложениях вблизи с. Сергеевка.

Вулканизм и его воздействие на продуктивность диатомей

Еще одним необходимым условием повышенной продуктивности диатомей является достаточное количество растворенного кремнезема и

питательных веществ – фосфатов и нитратов, необходимых для построения створок и жизнедеятельности этих водорослей (Wallace, 2003; Демидов, Шелехова, 2006). Основным источником кремнезема служит вулканический пепел (Barron, 1987), который после извержений оседает на дно озера и вступает в реакцию с водой, выделяя кремнезем. Уже при содержании его в количестве 1–5 частей на миллион частей воды образуются богатые залежи диатомита. При содержании от 5 до 20 частей на миллион частей воды происходит пышный расцвет диатомей (Демидов, Шелехов, 2006). Кроме того, вулканический пепел может замедлять растворение биогенно-опалового кремнезема, особенно в относительно замкнутой системе, такой как озеро (Barron, 1987), еще и таким образом способствуя формированию диатомовых залежей. Помимо кремния, основными питательными веществами являются также фосфаты и нитраты, необходимые для роста диатомовых водорослей (Tarran, 1980), особенно фосфор (Wallace et al., 2006).

Источником кремнезема и других питательных веществ, необходимых для развития диатомовых водорослей в неогеновых водоемах Приморского края служила активная вулканическая деятельность, в результате которой с продуктами извержений в озера, помимо кремния, поступали алюминий, железо, титан, фосфор и т. д., требующиеся для диатомей. Доказательством высокого (возможно, даже избыточного) содержания кремнезема в воде являются грубые окремненные панцири практически всех изученных диатомовых водорослей.

Пепловые частицы, обнаруженные в новокачалинском диатомите, связанные с проявлениями базальтового вулканизма, нехарактерного для Приморья в это время (Аблаев и др., 1994), позволили предположить, что источник их поступления располагался за пределами региона исследования. Толща диатомита вблизи с. Тереховка залегает между двумя потоками базальтовых лав, что может свидетельствовать о местном вулканическом проявлении. Результаты гранулометрического состава этих осадочных отложений указывают на вулканические выбросы тонкого пеплового материала (Павлюткин, Петренко, 2010). Причем этот пирокластический материал покрывал значительную территорию и накапливался в озерах, попадая в них не только непосредственно во время извержения, но и после, поступая с поверхностей водосборных бассейнов этих водоемов. Именно мелкие вулканические частицы активнее обеспечивали диатомей необходимыми для построения створок веществами, по сравнению, например, с базальтовыми прослоями, выстилающими дно озера, в котором образовался сергеевский диатомит. Во время его формиро-

вания бассейн р. Сергеевка располагался в области тектоно-магматической активности и являлся краевой частью грабенообразной структуры Восточного Сихотэ-Алиня (Коваленко, 1989).

Влияние на скорость репродукции диатомей содержания углерода в атмосфере

Так как диатомовые водоросли являются фотосинтезирующими организмами, несомненно, немаловажное значение для их развития имеет концентрация двуокиси углерода в атмосфере Земли. Они считаются биогеохимически значимой группой фитопланктона, которая вносит значительный вклад в естественное поглощение углерода (Armbrust, 2009), и предлагаются даже как возможное решение проблемы повышения уровня CO_2 в атмосфере (Sethi et al., 2020).

Со среднемиоценовым временем, отмечившимся углеродным событием Монтерей, во время которого содержание такого парникового газа, как CO_2 , в атмосфере повышалось до 470–630 ppm (Babbila, Foster, 2021), в отличие от современного, составляющего 300–450 ppm, связано формирование новокачалинского диатомита. Именно для этого диатомита была отмечена максимальная концентрация диатомей в осадках. Не исключено, что высокая продуктивность водорослей в данное время была обусловлена, помимо всех прочих факторов, еще и высоким уровнем концентрации этого газа в атмосфере (Пушкар, 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Активное развитие диатомовых водорослей находится под влиянием многих факторов, среди которых наибольшее значение имеют: благоприятная палеогеографическая обстановка, отличающаяся особым климатическим режимом, при котором формируются водоемы с богатой и обильной диатомовой флорой; среда с наличием в воде достаточного количества растворенного кремнезема и других питательных веществ, необходимых для построения створок диатомей.

Проведенный диатомовый анализ показал, что для всех изученных диатомитов выявлены высокие концентрации створок в осадках, а также большая морфологическая вариабельность доминирующих таксонов (новокачалинский и тереховский диатомиты), что указывает на высокую продуктивность диатомей во время формирования отложений.

В новокачалинском и тереховском диатомитах установлено ярко выраженное доминирование представителей рода *Aulacoseira*, обитающих, как правило, в планктоне пресноводных водоемов, а в сергеевском – мелкостворчатых представителей родов *Staurosira*, *Pseudostaurosira* и *Staurosirella*, предпочитающих небольшие стаи в долинах рек.

Немаловажным фактором, влияющим на повышенную продуктивность диатомей, является относительно низкая температура воды. Для неогена Приморья реконструируется муссонный климат, обеспечивающий развитие густой сети озер в регионе, а относительно теплая зима могла обуславливать продолжительный вегетативный период для развития диатомовых водорослей, который давал возможность диатомовым водорослям активно развиваться в весенне-зимне-осенний период.

Активная вулканическая деятельность, отмечаемая для миоцена и плиоцена на территории Южного Приморья, обуславливала высокую продуктивность диатомей, поставляя в водоемы достаточное количество таких веществ, как кремнезем, фосфаты и нитраты, играющих важную роль для развития этих водорослей и строительства их створок. При этом в среднем миоцене для активного развития диатомей из новокачалинского диатомита поставщиком кремнезема и других веществ являлся вулканический пепел, а диатомей тереховского диатомита формировали свои панцири, получая необходимые вещества из базальтовых лав, между которыми он и был обнаружен. Грубые окремненные панцири диатомей из этих двух диатомитов указывают на большое количество кремния, поступающего в эти водоемы. Для диатомей сергеевского диатомита источником питания служил растворенный кремнезем из разрушаемых водой базальтовых прослоев, выстилающих дно водоема.

Продуктивность диатомей, являющихся фотосинтезирующими организмами, для производства питательных веществ которых необходим углерод, зависит от его концентрации в атмосфере Земли. В связи с этим можно допустить, что на продуктивность диатомей из среднемиоценового новокачалинского диатомита могло повлиять углеродное событие Монтерей, отличающееся значительным содержанием CO_2 .

Таким образом, активному развитию диатомовых водорослей в среднем миоцене (новокачалинский диатомит) способствовали длительный вегетационный весенне-летний сезон, активная вулканическая деятельность региона и, вероятно, высокое содержание CO_2 в атмосфере в это время. В более прохладном плиоцене (тереховский и сергеевский диатомиты) высокая продуктивность диатомей была обеспечена двумя вегетационными периодами – весенне-летним и осенним, что подтверждается участием в тафоценозах более холодноводных представителей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны С. В. Коваленко и Б. И. Павлюткину за предоставленный материал, а также В. М. Казарину за помощь при работе на

сканирующем электронном микроскопе. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

ЛИТЕРАТУРА

- Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток : Дальнаука, 1994. 168 с.
- Авраменко А. С., Черепанова М. В., Пушкарь В. С., Ярусова С. Б. Характеристика некоторых дальневосточных диатомитов // Геология и геофизика. 2015. Т. 56, № 6. С. 1206–1220.
- Демидов И. Н., Шелехова Т. С. Диатомиты Карелии (особенности формирования, распространения, перспективы использования). Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2006. 89 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) / ред. А. И. Прошкина-Лавренко. Ленинград : Наука, 1974. Т. 1. 403 с.
- Дистанов У. Г. Опал-кристаллитовые породы : справочник. Москва : Геоинформмарк, 1998. 27 с.
- Коваленко С. В. Строение и структура неогеновых отложений бассейнов рек Партизанская и Лазовка // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. С. 64–77.
- Короткий А. М., Гребенникова Т. А., Пушкарь В. С., Разжигаева Н. Г., Волков В. Г., Ганзей Л. А., Мохова Л. М., Базарова В. Б., Макарова Т. Р. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен – плейстоцен). Владивосток : ДВО РАН, 1996. 57 с.
- Лихачева 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.
- Лихошвай Е. В. Эволюция диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* Thwaites в озере Байкал : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2004. 30 с.
- Лосева Э. И. Прекрасные невидимки. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 146 с.
- Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования / ред. И. С. Трифонова. Санкт-Петербург : Лема, 2008. 246 с.
- Павлюткин Б. И. Среднемиоценовая ханкайская флора Приморья. Владивосток : Дальнаука, 2005. 216 с.
- Павлюткин Б. И., Петренко Т. И. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Приморья. Владивосток : Дальнаука, 2010. 164 с.
- Переварюха А. Ю. Переход от релаксационных колебаний к псевдопериодической траектории в новой модели динамики численности популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2017. Т. 25, № 2. С. 51–62.
- Пушкарь В. С. Изменение климата острова Кунашир (Курильский архипелаг) в течение 11–9 морских изотопных стадий // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2020. № 3. С. 36–46. DOI: 10.34078/1814-0998-2020-3-36-46
- Стунжас П. А., Сапожников Ф. В. Эти удивительные диатомеи // Природа. 2000. № 5. С. 377–385.
- Трифорова И. С. Характеристика изменений гидробиоценозов в экосистемах озера // Эвтрофирование мезотрофного озера. Ленинград : Наука, 1980. С. 59–77.
- Фанерозойские осадочные палеобассейны России: проблемы эволюции и минерализации неметаллов / ред. Н. В. Милитенко, А. Н. Лабутина. Москва : Геоинформмарк, 2000. 400 с.
- Черепанова М. В., Авраменко А. С., Андерсон П. М., Ложкин А. В., Минюк П. С., Пушкарь В. С. Диатомовые водоросли оз. Эликчан (Северное Приохотье) и их значение для реконструкции развития экосистемы озера за последние 70 тыс. лет // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2013. № 1. С. 3–15.
- Экосистемы в критических состояниях / отв. ред. Ю. Г. Пузаченко. Москва : Наука, 1989. 156 с.
- Armbrust E. V. The life of diatoms in the world's oceans // Nature. 2009. Vol. 459, No. 7244. P. 185–192. DOI: 10.1038/nature08057
- Babbila T. L., Foster G. L. The Monterey Event and the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Two Contrasting Oceanic Carbonate System Responses to LIP Emplacement and Eruption // Large Igneous Provinces: A Driver of Global Environmental and Biotic Changes. Washington, 2021. P. 401–416. DOI: 10.1002/9781119507444.ch17
- Barron J. A. Diatomite: Environmental and geological factors affecting its distribution // Siliceous Sedimentary Rock-hosted Ores and Petroleum. New York : Van Nostrand-Reinhold Co, 1987. P. 164–178.
- Burke K. D., Williams J. W., Chandler M. A., Hayward A. M., Lunt D. J., Otto-Bliesner B. L. Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates // PNAS. 2018. Vol. 115, No. 52. P. 13288–13293. DOI: 10.1073/pnas.1809600115
- 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
- Curnow P., Senior L., Knight M. J., Thamtrakoln K., Hildebrand M., Booth P. J. Expression, purification, and reconstitution of a diatom silicon transporter // Biochemistry. 2012. Vol. 51, No. 18. P. 3776–3785. DOI: 10.1021/bi3000484
- Holbourn A., Kuhnt W., Schulz M., Flores J. A., Andersen N. Orbitally-paced climate evolution during the middle Miocene “Monterey” carbon-isotope excursion // Earth and Planetary Science Letters. 2007. Vol. 261, No. 3–4. P. 534–550.
- Jewson D. H., Granin N. G., Zhdanov A. A., Gnatovsky R. Yu. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. P. 673–679. DOI: 10.1007/s10452-009-9267-2
- Jiang H., Ding Z. A 20 Ma pollen record of East-Asian summer monsoon evolution from Guyuan, Ningxia, China // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2008. Vol. 265. P. 30–38.
- Kociolek J. A. Worldwide listing and biogeography of fresh-water diatom genera: A phylogenetic perspective // Diatom Research. 2018. Vol. 33, No. 4. P. 509–534.
- Kong X., Seewald M., Dadi T., Friese K., Mi C., Bohrer B., Schultze M., Rinke K., Shatwell T. Unravel-

ling winter diatom blooms in temperate lakes using high frequency data and ecological modeling // *Water Research*. 2021. Online. Vol. 190. 116681. DOI:10.1016/j.watres.2020.116684

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae / eds. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart : Gustav Fisher Verlag, 1991. 1–576 s.

Laing T. E., Pienitz R., Smol J. P. Freshwater diatom assemblages from 23 lakes located near Norilsk, Siberia: A comparison with assemblages from other circumpolar regions // *Diatom Research*. 1999. Vol. 14. P. 285–305.

Liu T. S., Zheng M., Guo Z. Initiation and evolution of the Asian monsoon system timely coupled with the ice-sheet growth and the tectonic movements in Asia // *Quaternary Science*. 1998. Vol. 3. P. 194–204.

Lund J. An artificial alteration of the seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* subsp. *subarctica* in an English lake // *Journal of Ecology*. 1971. Vol. 59 (2). P. 521–533.

Oaquim A. B. J., Moser G. A., Evangelista H., Licinio M. V., Van De Vijver B. *Aulacoseira glubokoyensis* sp. nov. (Bacillariophyceae), a new centric diatom from the maritime Antarctic region // *Phytotaxa*. 2017. Vol. 328, No. 2. P. 149–158. DOI: 10.1016/j.apgeochem.2011.03.044

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, No. 3. P. 163–176. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v21.i2.60

Reynolds C. S. The ecology of phytoplankton. Cambridge, UK : Cambridge University Press, 2006. 535 p. DOI: 10.1017/CBO9780511542145

Royden L. H., Burchfiel B. C., van der Hilst R. D. The geological evolution of the Tibetan plateau // *Science*. 2008. Vol. 321. P. 1054–1058.

Sethi D., Butler T. O., Shuhaili F., Vaidyanathan S. Diatoms for Carbon Sequestration and Bio-Based Manufacturing // *Biology (Basel)*. 2020. Vol. 9, No. 8. P. 217. DOI: 10.3390/biology9080217

Shrestha R. P., Hildebrand M. Evidence for a Regulatory Role of Diatom Silicon Transporters in Cellular Silicon Responses // *Eukaryotic Cell*. 2015. Vol. 14, No. 1. P. 29–40.

Smith I. R. Diatom-based Holocene paleoenvironmental records from continental sites on northeastern Ellesmere Island, high Arctic, Canada // *Journal of Paleolimnology*. 2002. Vol. 27. P. 9–28. DOI: 10.1023/A:1013514305420

Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Archiv für Hydrobiologie*. 1986. Vol. 106, No. 4. P. 433–471.

Sommer U., Adrian R., De Senerpont Domis L., Elser J. J., Gaedke U., Ibelings B., Jeppesen E., Lüring M., Molinero J. C., Mooij W. M. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2012. Vol. 43. P. 429–448.

Steinthorsdottir M., Coxall H. K., de Boer A. M., Huber M., Barbolini N., Bradshaw C. D., Burls N. J., Feakins S. J., Gasson E., Henderiks J., Holbourn A. E., Kiel S., Kohn M. J., Knorr G., Kürschner W. M., Lear C. H., Liebrand D., Lunt D. J., Mörs T., Pearson P. N., Pound M. J., Stoll H., Strömberg C. A. E. The Miocene: The future of the past // *Paleoceanography and Paleoclimatology*. 2021. Vol. 36, No. 4. e2020PA004037. DOI:10.1029/2020PA004037

Tappan H. The paleobiology of plant protists. San Francisco : W. H. Freeman and Co, 1980. 1028 p.

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

Wallace A. R., Frank D. G., Founie A. Freshwater diatomite deposits in the Western United States // *United State Geological Survey Fact Sheet*. 2006. Numbered Series 2006–3044. DOI: 10.3133/fs20063044

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. Trends, rhythms, and aberrations in Global Climate 65 Ma to Present // *Science*. 2001. Vol. 292. P. 686–693.

Поступила в редакцию 18.01.2023 г.

Поступила после доработки 30.01.2023 г.

DIATOM BLOOMS IN NEOGENE LAKES OF PRIMORSKY KRAI: CAUSES AND CONSEQUENCES

A. S. Avramenko¹, V. S. Pushkar²

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok

²Far East Geological Institute, FEB RAS, Vladivostok

Diatoms from three sections of siliceous organogenic deposits in the Southern Primorye, that reflect the high productivity of diatoms in the Miocene and Pliocene, were studied. Monodominant floras with *Aulacoseira praegrnulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* in the Middle Miocene (western shore of Lake Khanka) and Pliocene (near the village of Terekhovka) deposits, as well as those with *Staurosira venter* in Late Pliocene (upper flow of the Sergeyevka River) have been exposed. This high productivity of diatoms might have been caused by the development of the dense lake-river

system in the south of Primorye; the long vegetation season under the conditions of a monsoon climate with its mild winter, formed by that time; active volcanism with eruption products that were the source of substances necessary for the diatom valve formation.

Keywords: diatoms, population waves, lakes, Neogene, Primorye.

REFERENCES

- Ablayev, A. G., Tashchi, S. M., Vasilyev, I. V., 1994. Miocene of the Khanka Depression in Western Primorye. Vladivostok, Dalnauka [In Russian].
- Armbrust, E. V., 2009. The Life of Diatoms in the World's Oceans, *Nature*. 459 (7244), 185–192. DOI: 10.1038/nature08057
- Avramenko, A. S., Cherepanova, M. V., Pushkar, V. S., Yarusova, S. B., 2015. Diatom Characteristics of the Far East Siliceous Organogenic Deposits, *Russian Geology and Geophysics*. 56 (6), 947–958 [In Russian].
- Babbila, T. L., Foster, G. L., 2021. The Monterey Event and the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Two Contrasting Oceanic Carbonate System Responses to LIP Emplacement and Eruption, *Geophysical Monograph*, 255 (*Large Igneous Provinces: A Driver of Global Environmental and Biotic Changes*). Washington. 401–416. DOI: 10.1002/9781119507444.ch17
- Barron, J. A., 1987. Diatomite: Environmental and Geological Factors Affecting Its Distribution, *Siliceous Sedimentary Rock-hosted Ores and Petroleum*. New York, Van Nostrand-Reinhold Co, 164–178.
- Burke, K. D., Williams, J. W., Chandler, M. A., Haywood, A. M., Lunt, D. J., Otto-Bliesner, B. L., 2018. Pliocene and Eocene Provide Best Analogs for Near-future Climates, *PNAS*. 115 (52), 13288–13293. DOI: 10.1073/pnas.1809600115
- Cherepanova, M. V., Avramenko, A. S., Anderson, P. M., Lozhkin, A. V., Minyuk, P. S., Pushkar, V. S., 2013. Diatoms of Elikchan Lake (Northern Okhotsk Sea Region) and Their Significance for the Reconstruction of the Lake Ecosystem Evolution over the Past 70 Thousand Years, *Vestnik NES FEB RAS*. 1, 3–15 [In Russian].
- Cox, E. J., 2014. Diatom Identification in the Face of Changing Species Concepts and Evidence of Phenotypic Plasticity, *Journal of Micropalaeontology*. 33, 111–120. DOI: 10.1144/jmpaleo2014-014
- Curnow, P., Senior, L., Knight, M. J., Thametrakoln, K., Hildebrand, M., Booth, P. J., 2012. Expression, Purification, and Reconstitution of a Diatom Silicon Transporter, *Biochemistry*. 51 (18), 3776–3785. DOI: 10.1021/bi3000484
- Diatoms of the USSR (Fossil and Modern)*, 1974. Ed. A. I. Proshkina-Lavrenko. Leningrad, Nauka. Vol. 1 [In Russian].
- Demidov, I. N., Shelekhova, T. S., 2006. Karelia Diatomites: Feathers of Formation, Distribution, and Use Prospects. Petrozavodsk, Karelian Research Centre RAS [In Russian].
- Distanov, U. G., 1998. Opal-Cristobalite Rocks: Reference Book. Moscow, Geoinformmark [In Russian].
- Ecosystems in Critical States*, 1989. Ed. Yu. G. Puzachenko. Moscow, Nauka [In Russian].
- Holbourn, A., Kuhnt, W., Schulz, M., Flores, J. A., Andersen, N., 2007. Orbitally-paced Climate Evolution during the Middle Miocene “Monterey” Carbon-isotope Excursion, *Earth and Planetary Science Letters*. 261 (3–4), 534–550.
- Jewson, D. H., Granin, N. G., Zhdanov, A. A., Gnatonovsky, R. Yu., 2009. Effect of Snow Depth on Under-ice Irradiance and Growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal, *Aquatic Ecology*. 43, 673–679. DOI: 10.1007/s10452-009-9267-2
- Jiang, H., Ding, Z., 2008. A 20 Ma Pollen Record of East-Asian Summer Monsoon Evolution from Guyuan, Ningxia, China, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 265, 30–38.
- Kocielek, J. A., 2018. Worldwide Listing and Biogeography of Fresh-Water Diatom Genera: A Phylogenetic Perspective, *Diatom Research*. 33 (4), 509–534.
- Kong, X., Seewald, M., Dadi, T., Friese, K., Mi, C., Boehrer, B., Schultze, M., Rinke, K., Shatwell, T., 2021. Unravelling Winter Diatom Blooms in Temperate Lakes Using High Frequency Data and Ecological Modeling, *Water Research*. 190 Online, 116681. DOI:10.1016/j.watres.2020.116684
- Korotky, A. M., Grebennikova, T. A., Pushkar, V. S., Razzhigaeva, N. G., Volkov, V. G., Ganzey, L. A., Mokhova, L. M., Bazarova, V. B., Makarova, T. R., 1996. Late Cenozoic (Miocene-Pleistocene) Climatic Changes in the South of the Far East. Vladivostok, FEB RAS [In Russian].
- Kovalenko, S. V., 1989. Structure and Composition of the Neogene Sediments of the Partizanskaya and Lazovka River Basins, *Cenozoic of the Far East*. Vladivostok, FEB AS USSR. 64–77 [In Russian].
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H., 1991. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Eds. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, Gustav Fisher Verlag. 1–576.
- Laing, T. E., Pienitz, R., Smol, J. P., 1999. Freshwater Diatom Assemblages from 23 Lakes Located Near Norilsk, Siberia: a Comparison with Assemblages from other Circumpolar Regions, *Diatom Research*. 14, 285–305.
- Likhacheva, O. Yu., Pushkar, V. S., Cherepanova, M. V., Pavlyutkin, B. I., 2009. Zonal Diatom Scale and the Basic Geobiological Events of the Primorye Neogene, *Vestnik FEB RAS*. 4, 64–72 [In Russian].
- Likhoshvay, E. V., 2004. Evolution of Diatoms of the Genus *Aulacoseira* Thwaites in Lake Baikal : Avtoref. Diss. ... Doktora Biol. Nauk. Novosibirsk [In Russian].
- Loseva, E. I., 2002. Beautiful Invisibles. Yekaterinburg, Urals Division RAS [In Russian].
- Long-term Changes in the Biological Communities of a Mezotrophic Lake under Climatic Fluctuations and Eutrophication, 2008. Ed. I. S. Trifonova. St. Petersburg, Lema [In Russian].
- Liu, T. S., Zheng, M., Guo, Z., 1998. Initiation and Evolution of the Asian Monsoon System Timely Coupled

with the Ice-Sheet Growth and the Tectonic Movements in Asia, *Quaternary Science*. 3, 194–204.

Lund, J., 1971. An Artificial Alteration of the Seasonal Cycle of the Plankton Diatom *Melosira italica* subsp. *subarctica* in an English Lake, *Journal of Ecology*. 59 (2), 521–533.

Oaquim, A. B. J., Moser, G. A., Evangelista, H., Licínio, M. V., Van De Vijver, B., 2017. *Aulacoseira glubokoyensis* sp. nov. (Bacillariophyceae), a New Centric Diatom from the Maritime Antarctic Region, *Phytotaxa*. 328 (2), 149–158.

Pavlyutkin, B. I., 2005. Mid-Miocene Khanka Flora in Primorye. Vladivostok, Dalnauka [In Russian].

Pavlyutkin, B. I., Petrenko, T. I., 2010. Stratigraphy of Paleogene – Neogene Sediments in Primorye. Vladivostok, Dalnauka [In Russian].

Perevaryukha, A. Yu., 2017. Transition from Relaxation Oscillations to Pseudoperiodic Trajectory in the New Model of Population Dynamics, *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 25 (2), 51–62 [In Russian].

Phanerozoic Sedimentary Paleobasins in Russia: Problems of Evolution and Metallogeny of Nonmetals, 2000. Eds. N. V. Militenko, A. N. Labutin. Moscow, Geoinformark [In Russian].

Pushkar, V. S., 2020. Climatic Change during MIS 11–9, Kunashir Island (Kurils), *Bulletin of the North-East Science Center*. 3, 36–46. DOI: 10.34078/1814-0998-2020-3-36-46 [In Russian].

Pushkar, V. S., Likhacheva, O. Yu., Usoltseva, M. V., 2019. Zonal Diatom Scale of the Continental Neogene in Primorye (Most Southern Territory of the Russian Far East), *International Journal on Algae*. 22 (3), 163–176. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v21.i2.60

Reynolds, C. S., 2006. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge, UK, Cambridge University Press. DOI: 10.1017/CBO9780511542145

Royden, L. H., Burchfiel, B. C., van der Hilst R. D., 2008. The Geological Evolution of the Tibetan Plateau, *Science*. 321, 1054–1058.

Sethi, D., Butler, T. O., Shuhaili, F., Vaidyanathan, S., 2020. Diatoms for Carbon Sequestration and Bio-Based Manufacturing, *Biology (Basel)*. 9 (8), 217. DOI: 10.3390/biology9080217

Shrestha, R. P., Hildebrand, M., 2015. Evidence for a Regulatory Role of Diatom Silicon Transporters in

Cellular Silicon Responses, *Eukaryotic Cell*. 14 (1), 29–40.

Smith, I. R., 2002. Diatom-based Holocene Paleoenvironmental Records from Continental Sites on Northeastern Ellesmere Island, High Arctic, Canada, *Journal of Paleolimnology*. 27, 9–28. DOI: 10.1023/A:1013514305420

Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W., Duncan, A., 1986. The PEG-model of Seasonal Succession of Planktonic Events in Fresh Waters, *Archiv für Hydrobiologie*. 106 (4), 433–471.

Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürding, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 43, 429–448.

Steinhorsdottir, M., Coxall, H. K., de Boer, A. M., Huber, M., Barbolini, N., Bradshaw, C. D., Burls, N. J., Feakins, S. J., Gasson, E., Henderiks, J., Holbourn, A. E., Kiel, S., Kohn, M. J., Knorr, G., Kürschner, W. M., Lear, C. H., Liebrand, D., Lunt, D. J., Mörs, T., Pearson, P. N., Pound, M. J., Stoll, H., Strömberg, C. A. E., 2021. The Miocene: The Future of the Past, *Paleoceanography and Paleoclimatology*. 36 (4), e2020PA004037. DOI:10.1029/2020PA004037.

Stunzhas, P. A., Sapozhnikov, F. V., 2000. These Amazing Diatoms, *Priroda*. 5, 377–385 [In Russian].

Tappan, H., 1980. The Paleobiology of Plant Protists. San Francisco, W. H. Freeman and Co.

Trifonova, I. S., 1980. Characteristics of Changes in Lake Ecosystem Hydrobiocenoses, *Eutrophication of a Mesotrophic Lake*. Leningrad, Nauka [In Russian].

Wallace, A. R., 2003. Regional Geologic Setting of Late Cenozoic Lacustrine Diatomite Deposits, Great Basin and Surrounding Region: Overview and Plans for Investigation, *U. S. Geological Survey Publication. Bulletin* 2209-B. DOI: 10.3133/B2209B

Wallace, A. R., Frank, D. G., Founie, A., 2006. Freshwater Diatomite Deposits in the Western United States, *United State Geological Survey Fact Sheet*, 2006-3044. DOI: 10.3133/fs20063044

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present, *Science*. 292, 686–693.