

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И
ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

НЕПЛЮХИНА АЛИСА АНДРЕЕВНА

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ТОРФЯНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ
КОМАНДОРСКО-АЛЕУТСКОЙ ГРЯДЫ**

1.5.15 – «экология»

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических
наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, Профессор РАН,
член-корреспондент РАН
Алексей Алексеевич Котов

Москва – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ КОМАНДОРО-АЛЕУТСКОЙ ГРЯДЫ КАК РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЯ И ИЗУЧЕННОСТЬ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ДАННОГО РЕГИОНА	14
1.1. Особенности региона исследования	14
1.1.1. Физико-географическая характеристика Командорско-Алеутской гряды	14
1.1.2. Берингия и Командорско-Алеутская гряда	19
1.2. Климат Командорско-Алеутской гряды в Голоцене	21
1.3. Становление диатомового анализа и изученность современных и ископаемых диатомовых водорослей Аляски и островов Командорско-Алеутской гряды	24
1.3.1. Основные этапы становления диатомового анализа	24
1.3.2. История изучения современных и ископаемых диатомовых водорослей Аляски и островов Командорско-Алеутской гряды	26
1.4 Факторы, влиявшие на формирование диатомовых сообществ Алеутских островов в голоцене.	30
1.4.1. Вулканизм	30
1.4.2. Изменение уровня Мирового океана	33
1.4.3. Освоение человеком Алеутских островов и его влияние на орнитофауну и экосистемы островов	35
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	38
2.1. Остров Шемья, торфяное отложение МакДоналд Поинт	41
2.2. Остров Адак, торфяное отложение 6/97	44
2.3. Остров Карлайл, торфяное отложение CR-03	47
2.4. Остров Уналашка, торфяное отложение Илиулиук	49
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	53
3.1. Остров Шемья, торфяное отложение Макдоналд Поинт	53
3.1.1. Таксономический анализ	53
3.1.2. Анализ динамики диатомового сообщества	54
3.1.3. Статистический анализ	57
3.1.4. Палеорекострукция, основанная на проведенном диатомовом анализе	68
3.2. Остров Карлайл, торфяное отложение CR-03	71

3.2.1. Таксономический анализ	71
3.2.2. Анализ динамики диатомового сообщества	72
3.2.3. Статистический анализ	77
3.2.4. Палеореконструкция, основанная на проведенном диатомовом анализе	89
3.3. Остров Адак, торфяное отложение 6/97	90
3.3.1. Таксономический анализ	90
3.3.2. Анализ динамики диатомового сообщества	91
3.3.3. Палеореконструкция, основанная на проведенном диатомовом анализе	95
3.4. Остров Уналашка, торфяное отложение Илиулиук	96
3.4.1. Таксономический анализ	96
3.4.2. Анализ динамики диатомового сообщества	97
3.4.3. Статистический анализ	101
3.4.4. Палеореконструкция, основанная на проведенном диатомовом анализе	108
4. Таксономический анализ диатомовых водорослей современных водоемов острова Уналашка	109
5. Общая оценка диатомовой флоры Командорско-Алеутских островов.	111
5.1. Таксономический анализ	111
5.2. Эколого-географический анализ	116
6. Воздействие факторов на створки диатомовых водорослей в отложениях и их сохранность	121
7. Анализ глобальных изменений климата в регионе на основании динамики численности индикаторных таксонов	130
8. Описание новых таксонов диатомовых водорослей, обнаруженных в регионе исследования.	136
8.1. Остров Шемья, торфяное отложение МакДоналд Поинт	137
8.2. Остров Уналашка, диатомовая флора современных водных объектов	141
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	151
ВЫВОДЫ	153
ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ИСТОЧНИКИ	154
ПРИЛОЖЕНИЯ	177
Приложение 1. Список таксонов, обнаруженных в изученном материале, с указанием их индикаторной значимости и данных о распространенности в регионе.	177

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности

Палеоэкология – одно из важнейших направлений современной науки, интерес к которому существенно повысился в связи с необходимостью предсказания экосистемных последствий глобальных изменений окружающей среды, в первую очередь, климата (Alverson et al., 2003; Bracegirdle et al., 2019). Проведение палеорекоконструкций, расширяющих и дополняющих современные представления об изменении климата в прошлом, вовлекает в работу все большее число специалистов, работающих в разных областях биологических наук. В настоящее время выполнены многочисленные работы, описывающие климатические изменения в прошлом для больших территорий и даже материков, однако слабоизученные территории, к которым относятся островные архипелаги, зачастую остаются неохваченными вниманием палеоэкологов.

Экосистемы формируются под воздействием климата, поэтому их структура и особенности являются его прямым отражением (Vincent et al., 2011; Goldman et al., 2013; Grimm et al., 2014). Островные экосистемы отличаются от материковых своей изолированностью и разной скоростью протекания основных биологических процессов (Smith, Steenkamp, 1990; Harter et al., 2015), а отдельные острова, которые в разные периоды прошлого могли соединяться и терять сухопутную связь друг с другом, могут служить примерами рефугиумов для многих видов в экосистемах (Brubaker, 2005; Westbrook, 2014).

Подобным архипелагом является Командорско-Алеутская островная гряда, часть которой в прошлом входила в состав Берингии, обширного сухопутного моста между Евразией и Северной Америкой. От остальных архипелагов Командорско-Алеутскую гряду отличает расположение в пределах всего четырех градусов широты, выраженный океанический климат, частые вулканические события и низкая степень антропогенного воздействия, как в плейстоцене-раннем голоцене, так и в настоящее время. Все эти факторы также оказывали влияние на формирующиеся на островах наземные и водные экосистемы.

Современные методы и инструменты, используемые в палеорекоконструкциях, весьма разнообразны. Комплексные работы включают в себя анализ различных остатков биологических объектов (диатомовый, спорово-пыльцевой, остракодный, хирономидный анализы) в отложениях различного генезиса в совокупности с метеорологическими, гидрохимическими и геологическими данными и радиоуглеродным датированием возраста отложений. Диатомовые водоросли являются общепризнанным и удобным объектом для

проведения палеореконокструкций, а диатомовый анализ позволяет реконструировать такие показатели среды, как уровень воды, величины рН и электропроводности, температуру воды и трофность водоема (Battarbee, 1984; Smol, Stoermer, 2010). Кремнеземные панцири – отличительная черта диатомовых водорослей, позволяющая определять их остатки в отложениях с точностью до вида. Диатомовые водоросли обитают в почвах, моховых подушках, в пресных, солоноватых и морских водах, а их панцири прекрасно сохраняются как в донных, так и в торфяных отложениях (Round et al., 1990; Smol et al., 2005). Таким образом, изменение видового состава диатомовых водорослей в отложениях может служить отражением тех или иных изменений климатических условий или других, более локальных, событий в прошлом. Изучение диатомовых водорослей региона, а также использование анализа их остатков в голоценовых отложениях как инструмента для проведения палеореконокструкций, несомненно, расширит представление о разнообразии диатомовых водорослей островных систем Берингийской зоны в голоцене и позволит дополнить новой информацией уже имеющиеся реконструкции паттернов изменения климатических условий в северной части бассейна Тихого океана.

Несмотря на то, что история изучения флоры диатомовых водорослей региона началось более ста лет (Saunders, 1901), адекватно изученной ее назвать нельзя. Только для некоторых островов Командорско-Алеусткой гряды (о. Беринга, о. Адак) и некоторых частей материковой Аляски и Камчатки современная диатомовая флора исследована относительно подробно. Подавляющее большинство островов, как крупных, так и мелких, остаются до сих пор в этом аспекте неизученными.

Ряд групп исследователей применил комплексный подход для реконструкций палеобстановок как для материковой Аляски (Kaufman et al., 2012), так и для ряда Алеутских островов (Caissie et al., 2010; Causey et al., 2005; Smyshlyeva et al., 2021a,б; Смышляева, 2022). Однако диатомовый анализ при этом проведен не был, хотя очевидно, что данные по диатомовым водорослям могли бы пролить свет на некоторые вопросы, оставшиеся нерешенными в результате предыдущих палеореконокструкций, основанных на анализе остатков других групп животных и растений.

Целью данной работы является анализ разнообразия, динамики видового состава и состава сообществ диатомовых водорослей в голоцене в водоемах, расположенных на разных островах Командорско-Алеутской гряды, по результатам изучения торфяных отложений.

Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить таксономический состав диатомовых водорослей торфяных отложений островов;
2. Оценить сохранность панцирей диатомовых водорослей в изученных отложениях;
3. Изучить относительное количественное содержание видов диатомовых водорослей в отложениях четырех островов Командорско-Алеутской гряды;
4. Провести эколого-географический анализ исследованных сообществ из отложений;
5. Провести анализ послойного распределения видов диатомовых водорослей в колонках торфяных отложений;
6. Реконструировать историю развития водоемов, существовавших в голоцене на месте изученных торфяных отложений;
7. Оценить влияние локальных и глобальных факторов на динамику сообществ диатомей в голоцене.

Научная новизна.

1. Впервые получены списки таксонов диатомовых водорослей, обитавших в голоцене в водоемах островов Адак, Карлайл, Уналашка и Карлайл, а для острова Уналашка впервые получен список таксонов диатомовых современных водоемов.
2. Впервые комплексно описана динамика видового состава голоценовых сообществ диатомовых водорослей торфяных отложений на ряде Алеутских островов, а также сделана попытка выявить ее взаимосвязь с изменениями параметров среды (локальных и глобальных). Получены представления о закономерностях развития пресноводных экосистем островов высоких широт в условиях выраженного океанического климата и повышенной вулканической активности.
3. Впервые для региона Алеутских островов результаты диатомового анализа были подвергнуты аккуратной статистической обработке, что позволило достоверно выявить факторы среды, в наибольшей степени повлиявшие на динамику диатомовых сообществ в голоцене.
4. Находки новых для науки таксонов диатомовых водорослей, к настоящему времени известных исключительно из торфяных отложений или из современных

внутренних водоёмов отдельных островов, подтверждают предположения о высокой степени эндемизма хотя бы некоторых родов диатомей в регионе. Дальнейшие работы по идентификации еще не определенных таксонов с высокой долей вероятности приведут к описанию новых для науки видов.

5. Накоплен значительный фотоматериал, содержащий изображения створок изученных таксонов, который может быть использован для уточнения статуса отдельных таксонов в результате подробных таксономических ревизий.

6. Сделаны выводы о возможных причинах плохой сохранности створок в том или ином отложении.

Теоретическое и практическое значение работы.

1. Результаты данного исследования вносят существенный вклад в понимание разнообразия и динамики сообществ диатомовых водорослей во внутренних водоемах на Алеутских островах в голоцене.

2. Показано влияние локальных факторов среды на сообщества диатомовых водорослей пресных водоемов в голоцене в условиях повышенной вулканической активности в регионе. Полученные представления об изменении видового состава диатомей в ответ на потепления и похолодания в голоцене могут помочь в построении предиктивных моделей изменения климата в будущем.

3. Полученные списки видов могут быть использованы специалистами для сравнения флор разных регионов.

4. Полученные данные о связи выявленных факторов среды и численностей отдельных таксонов диатомовых могут быть использованы специалистами-экологами при проведении биомониторинга состояния современных водных объектов Командорско-Алеутской гряды, а также палеоэкологами для реконструкции палеообстановок в других регионах.

5. Полученные в ходе работы многочисленные фотоматериалы (более 8000 тысяч фотографий створок) в перспективе могут лечь в основу атласа-монографии, посвященной диатомовой флоре региона, а также могут быть использованы в машинном обучении автоматизированных инструментов для точной идентификации створок диатомовых.

6. Полученные результаты могут быть использованы при разработке учебных курсов по альгологии, экологии и палеоклиматологии.

Методология и методы исследования. Материалом для диссертации послужили колонки из четыре торфяных отложения в западной, восточной и центральной частях Командорско-Алеутской гряды, в которых видовой состав и динамика диатомовых водорослей в голоцене ранее не были изучены. В работе использованы диатомовый анализ (определение таксономического состава, относительно обилия створок в слоях отложений, эколого-географический анализ), статистический анализ (кластерный анализ CONISS, метод главных компонент, обобщенные линейные модели). Для изучения строения ультраструктур створок и получения фотографий створок высокого разрешения были использованы методы световой и сканирующей электронной микроскопии.

Положения, выносимые на защиту.

1. На динамику сообществ диатомовых водорослей водоемов, существовавших на Алеутских островах в голоцене, в большей степени влияли локальные факторы, нежели глобальные изменения в регионе.

2. Анализ динамики сообществ диатомовых водорослей на четырех островах поддерживает предположение об общей направленности климатических изменений в регионе.

3. Диатомовая флора Алеутских островов в целом представлена космополитическими видами, однако имеется ряд эндемичных таксонов, как встречающихся и поныне, так и найденных исключительно в ранне-среде голоценовых отложениях.

Степень достоверности и апробация результатов.

Все статьи, в которых отражены основные положения работы, прошли рецензирование отечественными и зарубежными специалистами-диатомологами, и опубликованы в журналах, представленных в международных базах Web of Science и Scopus. Основные результаты работы были доложены Международной конференции "Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования" (пос. Борок, 24–27 августа 2017 г.),

VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16–22 июня 2019 г.), V Всероссийской научной конференции с международным участием «Динамика экосистем в голоцене» (к 100-летию Л.Г. Динесмана) (Москва, 17-21 октября 2019 г.), II Всероссийской научно-практической школе-конференции "Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана" (Курортное, Феодосия, 28 сентября – 02 октября 2020 г.), Международным молодежным научном форуме "Ломоносов-2021", XVII Международной научной конференции "Диатомовые водоросли: морфология, биология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия" (Минск, 23–28 августа 2021 г.), V международной научной конференции "Палеолимнология северной Евразии" (Санкт-Петербург, 5-10 сентября 2022 г.), VI всероссийской научной конференции "Динамика экосистем в голоцене" (Санкт-Петербург, 17–21 октября 2022 г.), а также межлабораторном коллоквиуме лабораторий экологии водных сообществ и инвазий, почвенной зоологии и общей энтомологии, синэкологии, изучения экологической функций почв, и биоценологии им. В.Н. Сукачева ИПЭЭ РАН (28 августа 2023 г.).

Публикации.

По теме диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 4 статьи в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации и 8 статей в сборниках материалов конференций.

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Неплюхина, А.А. Диатомовые водоросли из торфяного отложения острова Шемья (Алеутские острова, США) / **А.А. Неплюхина**, Д.А. Чудаев, О.А. Крылович, М.А. Гололобова // *Вестник Московского университета. Серия 16: Биология.* — 2018. — Т. 73, № 2. — С. 93–98.
2. Nepluykhina, A.A. *Pinnularia arkadii* sp. nov., a new diatom (Naviculales, Bacillariophyceae) from Shemya Island, Alaska, USA. / **A.A. Nepluykhina**, D.A. Chudaev, M.A. Gololobova. // *Новости систематики низших растений.* — 2018. — Vol. 52, no. 1. — P. 83–89.
3. Nepluykhina, A.A. The Holocene History of the Diatom Community in a Small Water Body on Shemya Island (Aleutian Arc, USA): The Influence of Global and Local

Environmental Changes / **Neptyukhina, A.A.**, Tchabovsky A.V., Gololobova M.A., Smyshlyaeva O.I., Krylovich O.A., Savinetsky A. B., Kotov A. A. // *Water*. – 2021. – V. 13, no. 21. – P. 3134.

4. Neptyukhina, A. Two new species of the diatom genus *Meridion* (Bacillariophyta, Tabellariaceae) from Aleutian Islands/ **Neptyukhina A.**, Chudaev D // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 587. – no. 1. – P. 21-30.

5.

Материалы и тезисы конференций:

1. Неплюхина, А.А. Изучение разнообразия рода *Pinnularia* из торфяного отложения острова Шемья (Алеутские о-ва, США) / **А.А. Неплюхина**, Д.А. Чудаев, М.А. Гололобова // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования. Материалы XV Международной конференции (пос. Борок, 24–27 августа 2017 г.). — Филигрань Ярославль, 2017. — С. 46–46.

2. Неплюхина, А.А. Диатомовые водоросли торфяных отложений Алеутских островов / **А.А. Неплюхина**, Д.А. Чудаев, М.А. Гололобова // Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16–22 июня 2019 г.). – Изд-во ФИЦ КНЦ РАН Апатиты, 2019. – С. 251–252.

3. Неплюхина, А.А. Диатомовые водоросли торфяного отложения острова Карлайл (Алеутские острова, США) / **А.А. Неплюхина**, Д.А. Чудаев, М.А. Гололобова // Материалы V Всероссийской научной конференции с международным участием «Динамика экосистем в голоцене» (к 100-летию Л.Г. Динесмана) [отв. ред. А.Б. Савинецкий] (Москва, 17–21 октября 2019 г.). – Медиа-ПРЕСС Москва, 2019. – С. 235-236.

4. Неплюхина, А.А. Вклад в изучение диатомовых водорослей Командоро-Алеутской гряды и палеореконструкцию климата Берингийского региона / **А.А. Неплюхина**, М.А. Гололобова // II Всероссийская научно-практическая школа-конференция Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана (Курортное, Феодосия, 28 сентября – 02 октября 2020 г.). – Севастополь: ФГБНУ Институт природно-технических систем Севастополь, 2020. – С. 157–158.

5. Неплюхина, А.А. Использование статистических методов в дополнение к диатомовому анализу на примере материала торфяного отложения McDonald Point (о-в Шемья, Алеутские о-ва, США) / **А.А. Неплюхина** // И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова (отв. ред.). Материалы Международного молодежного научного форума Ломоносов-2021. [Электронный ресурс]. – Москва: Москва, 2021.

6. Неплюхина, А. А. Диатомовые водоросли острова Уналашка (Алеутские острова, США) / А. А. Неплюхина, М. А. Гололобова // Материалы XVII Международной научной конференции "Диатомовые водоросли: морфология, биология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия", Минск, 23–28 августа 2021 г. – Минск: Колоргард, 2021. – С. 62-63.

7. Неплюхина, А. А. Реконструкция истории водоема на острове Адак (Алеутские острова, США) по результатам диатомового анализа торфяного отложения / А. А. Неплюхина, М. А. Гололобова // Динамика экосистем в голоцене: Сборник статей по материалам VI всероссийской научной конференции, Санкт-Петербург, 17–21 октября 2022 года // Отв. редактор Д.А. Субетто. – Санкт-Петербург: Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, 2022. – С. 109-114.

8. Neplyukhina, A. A. Diatoms of the Aleutian Islands (Alaska, USA) in the Holocene / A. A. Neplyukhina // Limnology and Freshwater Biology. – 2022. – No. 4. – P. 1509-1511. – DOI 10.31951/2658-3518-2022-A-4-1509.

9.

Личный вклад соискателя. Работы в рамках данной диссертационной работы были спланированы и выполнены соискателем лично. Пробы, послужившие материалом для исследования, были отобраны сотрудниками ИПЭЭ РАН в ходе предыдущих экспедиций и не были пополнены соискателем в связи с эпидемиологической и политической обстановкой, хотя это изначально планировалось. Автором самостоятельно выполнена вся пробоподготовка, микроскопирование, анализ и обобщение полученных данных, а также подготовка полученных материалов к публикации. Статистический анализ результатов был выполнен соискателем под руководством и согласно рекомендациям А.А. Котова, А.В. Чабовского и Б.Ф. Хасанова (ИПЭЭ РАН). Определение видов диатомовых водорослей было выполнено соискателем под руководством экспертов по их систематике: М.А. Гололобовой и Д.А. Чудаева (МГУ им. М. В. Ломоносова). Подготовка препаратов и их изучение при помощи сканирующего электронного микроскопа выполнены лично соискателем на базе ЦКП МГУ им. М. В. Ломоносова "Кабинет электронной микроскопии" и с использованием оборудования ЦКП "Инструментальные методы в экологии" при ИПЭЭ РАН.

Соответствие паспорту научной специальности.

Работа соответствует следующим направлениям исследования из Паспорта Специальности 1.5.15. "Экология" ВАК (отрасль науки – биологические, сельскохозяйственные, ветеринарные):

1. Закономерности влияния абиотических и биотических факторов на организмы.
4. Экология сообществ, биоценология. Состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляции сообществ.
5. Закономерности формирования биоразнообразия в различных пространственных и временных масштабах.
8. Биогеографические и макроэкологические закономерности организации надорганизменных систем.
10. Антропогенное воздействие на популяции, сообщества и экосистемы.

Структура и объем диссертации.

Содержание диссертации изложено на 355 страницах машинописного текста, в двух томах. Работа состоит из введения, списка работ, опубликованных по теме диссертации, благодарностей, трех глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Первый том содержит 218 страниц, на которых изложен основной текст работы, во втором томе, содержащем 137 страниц, представлены приложения-фототаблицы. Библиографический список содержит 263 источника, в том числе 240 на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 42 рисунками и снабжен 23 таблицами в тексте, одной таблицей в Приложении 1 и 69 фототаблицами в Приложении 2.

Благодарности.

Я выражаю благодарность своему научному руководителю **Котову Алексею Алексеевичу**, чутко и мудро проведшему меня по всему пути подготовки и написания данной работы, за терпение и уверенность в успехе. Благодарю за поддержку весь коллектив сотрудников лаборатории Экологии водных сообществ и инвазий. Выражаю искреннюю признательность **Гололобовой Марии Александровне**, без участия и поддержки которой этой работы не состоялось бы. Хочу поблагодарить **Чудаева Дмитрия Алексеевича** за внимательную работу с материалом и плодотворное сотрудничество. Благодарю **Чабовского Андрея Всеволодовича** за проявленный к

работе интерес и ее поддержку, а также за помощь в освоении методов статистической обработки данных. Отдельно выражаю благодарность коллективу лаборатории Исторической экологии – **Савинецкому Аркадию Борисовичу, Хасанову Булату Фаридовичу, Смышляевой Олеся Игоревне, Крылович Ольге Александровне и Кузьмичевой Евгении Александровне** за предоставленный материал, постоянную информационную поддержку, обсуждение результатов и неизменно теплый прием. Благодарю **Неретину Анну Николаевну** за помощь в освоении методов электронной микроскопии и отзывчивость.

Выражаю благодарность своим коллегам, и, по счастью, добрым друзьям, поддерживавшим меня на всех этапах подготовки диссертации и готовым выручить в трудную минуту: **Изюмовой Екатерине, Даниловой Маргарите, Соловьевой Марии, Звонаревой Софье, Коробушкину Даниилу, Сайфутдинову Руслану и Гарибяну Петру.**

Отдельную благодарность хочу выразить **Петюковой Екатерине** за терпение, поддержку в трудные минуты, готовность вникнуть в суть и ценные комментарии. Я безгранично благодарна своим родителям **Светлане Владимировне и Андрею Анатольевичу**, а также брату **Александр** за безусловную поддержку, вдохновение и понимание. И большое спасибо **Окинами**, героически принимавшей участие в рабочих процессах, за моральную поддержку и так необходимые прогулки!

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №20-34-90011 «Аспиранты» «Диатомовые водоросли Командорско-Алеутской гряды в голоцене».

ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ КОМАНДОРО-АЛЕУТСКОЙ ГРЯДЫ КАК РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЯ И ИЗУЧЕННОСТЬ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ДАННОГО РЕГИОНА

1.1. Особенности региона исследования

1.1.1. Физико-географическая характеристика Командорско-Алеутской гряды

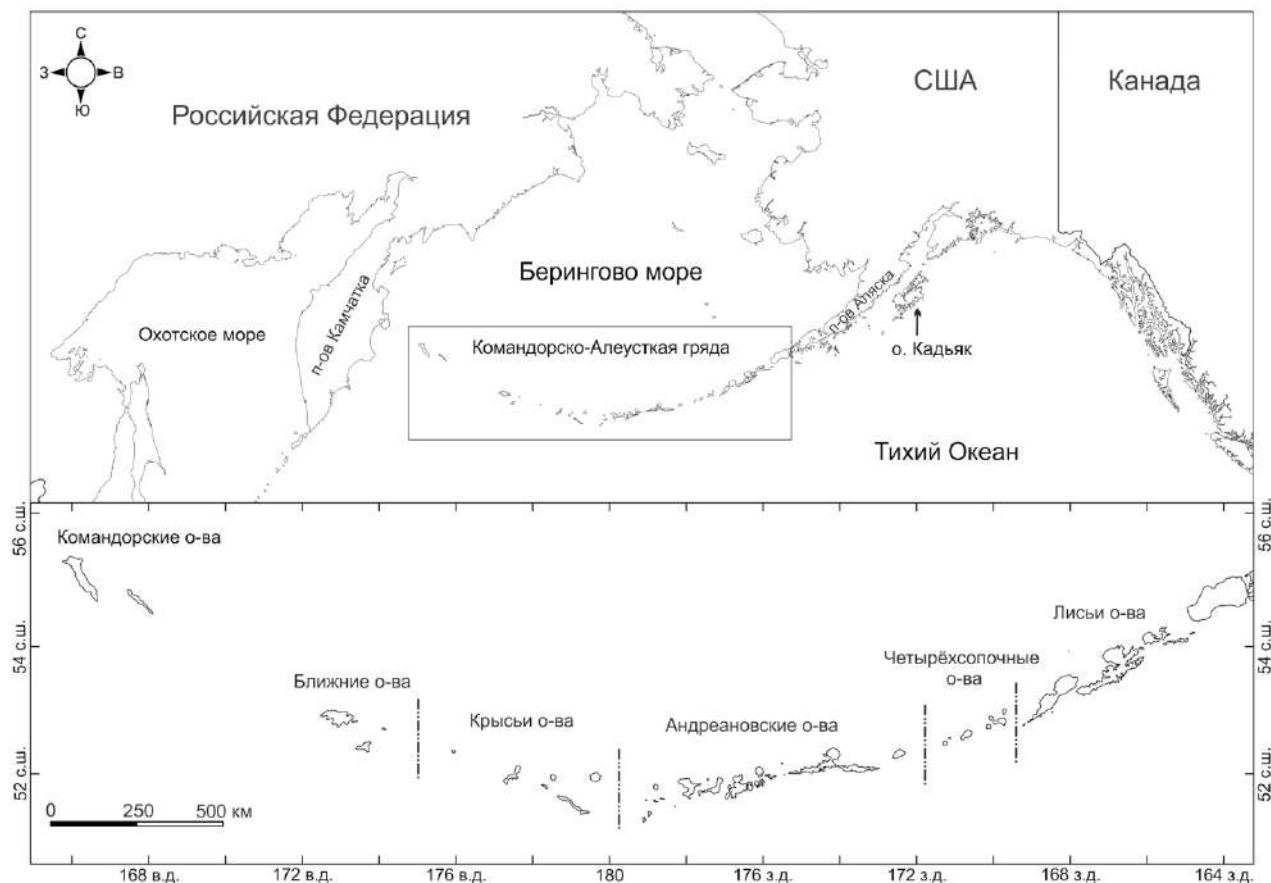


Рисунок 1.1. Положение Командорско-Алеутской островной гряды и ее разделение на группы островов. Пунктирными линиями обозначены крупные проливы, разделяющие группы (по Смышляева, 2022).

Командорско-Алеутская дуга простирается от 51° до 55° с.ш., и 165° в.д. до 162° з.д. Она отделяет Берингово море от Тихого океана (рис. 1.1), имеет протяженность более 2400 км и включает 114 островов. Командорско-Алеутская гряда являются хорошим модельным объектом для изучения изменения климата в долготном направлении, поскольку она располагается в пределах всего четырех градусов широты, и широтными различиями между отдельными островами можно пренебречь.

Выделяется шесть изолированных секторов островов (с запада на восток): Командорский, Ближний, Крысий, Андреяновский, Четырехсopочный и Лисий (рис. 1.1) (Aleutian Islands..., 1976). В административном отношении, Командорские острова принадлежат Российской Федерации, а остальные пять групп островов – Соединенным Штатам Америки. Так как все острова Командорско-Алеутской гряды имеют общий генезис, а разделение на группы Командорских и Алеутских островов носит исключительно административный характер, для краткости написания в тексте под "Алеутскими островами" мы будем подразумевать всю Командорско-Алеутскую островную гряду.

Острова, даже в пределах одной группы, различаются по расчлененности береговой линии, высоте над уровнем моря и размерам. Между собой группы островов разделены разнообразными по ширине проливами. Наиболее глубокие и широкие проливы, выступающие в роли географических барьеров, располагаются на западе.

Алеутские острова находятся в океаническом секторе умеренного пояса в южной неледовой части Берингова моря. Климат островов гряды на всем ее протяжении однороден. С климатологической точки зрения Алеутские острова являются ключевым районом, где расположен один из наиболее заметных центров атмосферного воздействия — Алеутский минимум (*Aleutian Low*). Алеутский минимум и его влияние на климат северной части Тихого океана являются предметом многочисленных публикаций (Trenberth, Hurrell, 1994; Rodionov et al., 2005; Pickart et al., 2009; Sugimoto, Hanawa, 2009) Региональные климатические колебания в части районов Охотского и Берингова моря, а также в заливе Аляска, часто напрямую связаны с силой и положением Алеутского минимума (Rodionov et al., 2005).

Протекающие в зоне проливов и прилегающих акваториях динамические процессы отличаются чрезвычайной интенсивностью, а поля гидрологических характеристик – резкой и разномасштабной пространственной неоднородностью, что характерно для тихоокеанских островных дуг.

Климат района субарктический океанический. Среднемесячные осадки составляют 145-200 мм. Число пасмурных дней в месяц насчитывает 10-23. Температура воздуха на западе гряды достигает -22°C , на востоке доходит до -15°C . При выходе на Алеутские острова циклонов температура повышается до $+2^{\circ}\text{C}$, в связи с чем на островах часты туманы, особенно в конце зимы. С циклонами связаны и частые штормовые ветры. При сильных северных ветрах увеличивается вынос льда из Берингова моря через проливы. Роль сильных ветров в перераспределении плавучих льдов велика для всей северо-западной

части Тихого океана. Максимум штормов отмечается в феврале (около 30% всех штормов за год). Температура воздуха в среднем по островам прогревается до +10°C. Число дней с туманами составляет до 20-26 в месяц. Количество осадков в среднем по островам гряды доходит до 50–100 мм в месяц. Однако по отдельным островам эти показатели различаются. Так, на о. Беринга среднегодовая температура составляет 2,1°C, а годовое количество осадков 470 мм (Крестов, 2004), на о. Адак – 4,7°C и 1300 мм (Крестов, 2004; Bailey et al., 2018), на о. Уналашка – 4,5°C и 1458 мм (Talbot et al., 2010). Максимальная высота снежного покрова наблюдается в январе, достигая 25 см (Alaska Climate Research Center, 2023), а в понижениях рельефа может достигать нескольких метров. Вечная мерзлота отсутствует на всех островах гряды.

Согласно последним данным геологов, начало формирования островной дуги относится к среднему эоцену, примерно 46 миллионов лет назад. Три основных импульса общедугового магматизма имели место в периоды 38–29, 16–11 и 6–0 млн. лет назад, что совпадает с периодами интенсивного магматизма в других островных дугах западной части Тихого океана (Jicha et al., 2006). Северный район гряды сформировался в результате последнего этапа вулканической активности, а острова южного района имеют тектоническую природу, ярко выраженную в структурной предопределенности современного рельефа на разных масштабных уровнях (Булочникова, 2013). К последним относятся Командорские и Ближние о-ва, возникшие в результате процессов субдукции и являющиеся складчатыми островами (Гидрометеорология и гидрохимия морей..., 1999).

На последней стадии позднего плейстоцена изменений в морфологии гряды не происходило. Главным результатом этого периода стало увеличение высот островов архипелага над уровнем моря. В голоцене поднятие островов продолжалось и привело к формированию современного уровня стояния суши, а темпы движения постепенно снижались (Булочникова, 2013).

Геологические особенности некоторых из островов гряды изучены в контексте вулканических процессов и подробно изложены в ряде работ, посвященных отдельным островам (Byers, 1956; Drewes et al., 1949; Holbrook et al., 1999; Coats, 1953). Основные породы сложены продуктами вулканических извержений или являются результатом четвертичного осадконакопления (Зубкова, 1948; Шмидт, 1975).

На протяжении всего времени формирования и существования гряды, ключевым фактором, обусловившим не только облик островов, но и продиктовавшим особенности формирования экосистем на островах, являлся вулканизм. В пределах Аляски и Алеутских

островов находится более 80 крупных вулканических центров, извергавшихся в период голоцена. За исключением вулкана Врангеля, все эти центры располагаются вблизи или непосредственно на островах Командорско-Алеутской гряды. Предполагается, что 41 из этих вулканических центров был источником более чем 265 извержений вулканов (Miller et al., 1998). В настоящее время, наблюдение за вулканами и сбор данных продолжаются в рамках работы Вулканической обсерватории Аляски (Alaska Volcano Observatory, Геологическая служба США и Аляскинский университет в Фэрбенксе) и Глобальной программы вулканизма (Global Volcanism Program, Смитсоновский институт, США).

Весь период среднего и позднего плейстоцена ознаменовался существенными колебаниями уровня Мирового океана. В пределах гряды они проявились в формировании серии "абразионных плато" и серии разноуровневых террас. В течение голоцена, уровень моря колебался, однако единой модели, описывающей уровень изменения береговой линии и охватывающей протяженность всей островной дуги, на данный момент не представлено.

Изменение уровня моря на отдельных островах довольно подробно описано в работах Р.Ф. Блэка (Black, 1974, 1977, 1980, 1982). Основываясь на радиоуглеродных датировках слоев вулканических тефр, он предположил, что относительный уровень моря в голоцене достиг своих современных значений около 5000 л. н. на острове Атту (Ближние острова, западная часть гряды), около 6500 л. н. на острове Амчитка (Крысы острова, центральная часть гряды), а в заливе Колд Бэй на полуострове Аляска (фактически, самая восточная часть гряды) – около 11000 л. н. Согласно данным, полученным с острова Шемья и острова Беринга, уровень моря стабилизировался около 6000 л. н. (Razjigaeva et al., 2004; Savinetsky et al., 2004). Уровень моря колебался в течении голоцена, его наивысшие значения отмечены 3800 (+2 м), 2700 (+1,5 м) и 1000 (+0,9 м) л.н., а регрессии отмечены 3100 (-0,9 м), 1800 (-0,5 м) и 400 (-0,45 м) л.н.

Хорошо прослеживаемые изменения уровня моря происходили до 5000 л.н. вследствие сокращения площадей ледников, однако эти изменения носили неоднородный характер вдоль гряды. Если в восточной части региона тектонические движения играли незначительную роль в формировании береговой линии в течении голоцена, то в западной части они носили более выраженный характер (Jordan, 2001). Согласно данным, полученным по результатам изучения болотного торфа и прибрежных паводковых отложений на островах и эстуариях вдоль северо-западного полуострова Сьюард, средний эвстатический уровень моря поднялся примерно на 1,5 м за последние 5000 лет. (Jordan, 2001).

В результате активного тектонического поднятия структур Алеутской островной дуги к концу плейстоцена была сформирована островная суша, высота которой стала достаточной для формирования существенных ледниковых покровов. Их развитие, смена фаз наступления и деградации проявились практически на всех островах гряды и выразились в значительной моделировке поверхности. В результате висконсинского оледенения на островах остались морены и флювиальные комплексы (Black 1974; 1980). Время схода ледников на восточных островах гряды оценивают в 12–10 тыс. л. н. (Persico et al., 2019). Неогляциальный период на островах (4,5–2,7 тыс. л. н.) проявлялся в схождении ледников на горные долины (Thorson, Hamilton, 1986). Малый ледниковый период (МЛП, 840–150 л.н.) изучен на материковой Аляске (Barclay et al., 2009), но практически не изучен на островной части. В регионе Берингова моря похолодания, вызванные МЛП, происходили в несколько этапов: 1450–1380, 820–680, 460–290 и 190–120 л.н. (Barclay et al., 2009).

Развитие речной сети на Алеутских островах также было предопределено структурным каркасом территории и ее активным поднятием, что выразилось в специфических чертах строения речных долин: их крайне слабой выработанности, зизгагообразном характере формы долин, частой смене направления течения, широком распространении водопадов и "висячих дельт" (Булочникова, 2013). Водоемы на островах, как правило, мелководны. Они занимают котловины на склонах и вершинах хребтов, на дне долин. Ручьи текут в неглубоких долинах с неправильной извилистостью (Sharp, 1946). Водоемы на о. Беринга характеризуются низкой электропроводностью и слегка подкисленными водами (62 мСм/см, рН=6.1), в то время как водотоки имеют большую электропроводность и щелочные воды (177 мСм/см, рН=8.0) (Potapova, 2014).

В качестве ключевых характеристик для классификации болотных экосистем мира используют степень локального увлажнения и источник, из которого растения получают минеральное питание (Biology of peatlands, 2013). Топографические условия способствовали формированию минератрофного торфа (состоящего из остатков растений из семейств Злаковые и Осоковые) на протяжении всего голоцена, однако болотные экосистемы островов Командорско-Алеутской гряды были подробно изучены и классифицированы только на примере о. Беринга (Иванов, Орлова, 2014). В работах, посвященных изучению растительности Алеутских островов, не отмечено распространение омбротрофных болот, которые встречаются на ближайших к гряде п-овах Камчатка и Аляска (Hulten, 1968; Environment of Amchitka Island..., 1977). Большинство торфяных

отложений, используемых для реконструкций растительности Алеутских островов, было отобрано в относительно выположенных понижениях рельефа по берегам ручьев или озер.

С точки зрения гидрологии, торфяники являются озерами (Маслов, 2008). В рамках данной работы, принимая во внимание специфику материала, мы будем использовать слово "водоем", подразумевая под ним достаточно обводненную часть водно-болотных угодий, способствующую значительному развитию гидробионтов, в том числе и из числа диатомовых водорослей.

Несмотря на то, что формирование омбротрофных болот на Командорско-Алеутских островах было затруднено, по-видимому, вследствие тектонических и вулканических процессов, исключающих формирование устойчивых растительных сообществ, изученный в рамках данной диссертационной работы осоковый торф на протяжении большей части своего формирования не был подвержен диагенетическим процессам и является пригодным для проведения палеореконокструкций, чтобы было показано на примере споро-пыльцевого анализа (Смышляева, 2022).

1.1.2. Берингия и Командорско-Алеутская гряда

Для проведения палеореконокструкций особый интерес представляет так называемый "Берингийский" регион, где в течение нескольких эпизодов геологической истории (в частности, в периоды глобальных оледенений, в том числе, 60 тыс. л.н. – 11 тыс. л.н.) располагалась Берингия – широкий "сухопутный мост" (в англ. "*land bridge*"), который связывал северо-восточную часть Азии (Чукотку и Камчатку) и северо-западную часть Северной Америки (Аляску) (Hoffecker, Elias, 2007).

Территория, включающая район Берингова пролива с прилежащими к нему частями Азии и Америки, привлекала внимание исследователей с начала 20 века. В 1925 г. П.П. Сушкин предложил для суши, соединявшей некогда Северо-Восток Азии и Аляску, название "Берингия", которое и закрепилось с тех пор. По данным Л.А. Портенко (1970), начальные сведения о Берингии имеются в трудах русского академика П.С. Палласа, который в 1769 г. писал, что слоны, найденные в ископаемом состоянии в Америке, пришли туда из Азии через район Берингова пролива, который когда-то был уже, чем в настоящее время.

В 1965 г. в Боулдере (штат Колорадо, США) состоялся симпозиум, посвященный проблемам Берингии. Результатом его явилась книга – сборник статей разных специалистов (Hopkins, 1967). Этот симпозиум положил начало новому научному направлению –

"берингиологии", – название которого предложил известный американский геолог-четвертичник Д. Хопкинс в 1973 г. (Hopkins, 1973). С этого момента специалисты из разных областей науки впервые взялись за решение одной задачи – изучить историю и эволюцию ландшафтов межконтинентального моста суши, по которому с одного материка на другой происходили миграции растений, животных и людей.

Применение термина и понятия "Берингия" весьма условно, поскольку как таковая этот географический объект реально существовал лишь тогда, когда существовал сухопутный Берингийский мост. Как суша Берингия сформировалась в ранней юре. В то время она была не мостом между материками, а северо-западной окраиной Северной Америки. Западнее ее все еще существовали эпиконтинентальные моря, площадь которых постепенно уменьшалась. В ранней юре запад чукотской суши был затоплен, но на востоке суша занимала территории современного Берингова пролива с прилегающими к нему частями Чукотского и Берингова морей (Бычков и др., 1970).

В настоящее время под Берингийским регионом рядом авторов понимается реально существовавшая в плейстоцене и отчасти в плиоцене, территория осушенных шельфов северных морей в Азиатской части Таймыра, протяжённая затем на восток с включением островов в Северном Ледовитом океане и далее уже на западе – с включением нынешней территории Чукотского полуострова по линии 180 меридиана, Берингова пролива и территории Аляски, Канады от низовьев реки Маккензи до её верховьев вплоть до 120° з. д. (Кожевников и др., 1995).

Вслед за изменениями климата, Берингия играла роль то «проходного двора», то полностью «закрытой двери», обеспечивая миграцию видов в периоды оледенений, а в периоды потеплений формируя рефугиумы – области образования видов-эндемиков (Pruett, Winker, 2005; 2008; Aldenhoven et al., 2010). Таким образом, изучение видового состава диатомовой флоры имеет большой потенциал в части открытия и описания новых (Bahls, 2011), до настоящего времени не известных науке, эндемичных видов, ряд которых мог и не дожить до настоящего времени.

В доказательство существования сухопутного Берингийского моста внесли большой вклад такие науки, как ботаника (особенно палеоботаника), зоогеография и генетика. Современные подходы к проведению палеореконовструкций существенно расширили инструментарий и набор методов для получения информации о локальных и глобальных условиях окружающей среды в прошлом. Последние десятилетия активно применяется так называемый «*multi proxy approach*» – подход, в котором исследователи

объединяют информацию, полученную в результате проведения различных анализов, связанных с изучением останков биологических объектов (диатомовый, спорово-пыльцевой, остракодный, хирономидный анализы) с метеорологическими, гидрохимическими и геологическими, радиоуглеродными данными. Ряд работ демонстрирует применение такого комплексного подхода для проведения реконструкций палеобстановок как для материковой Аляски (Kaufman et al., 2012), так и для ряда Алеутских островов (Caissie et al., 2010; Causey et al., 2005, Smyshlyaeva et al., 2021). Однако диатомовый анализ и, в частности, диатомовый анализ материала торфяных отложений, в этих исследованиях практически не использовался.

1.2. Климат Командорско-Алеутской гряды в Голоцене

Колебания климата относятся к важнейшим факторам, вызывающим изменения в наземных и водных экосистемах. Жизненные процессы многих гидробионтов зависят от температуры. Потепление воды увеличивает темпы роста и стимулируют увеличение продукции экосистемы. Измененный сезонный характер стока ручьев и рек в ответ на изменение климата способен изменить видовой состав и продуктивность экосистемы. Сезонный характер осадков, выпадающих на водораздел, преобразуется в поверхностный сток, который впадает в ручьи и реки. С экологической точки зрения экстремальные значения стока являются критическими событиями, влияющими на видовой состав и продуктивность водных организмов и сообщества водно-болотных угодий (Resh et al., 1988; Poff et al., 1997; Meyer et al., 1999). Таким образом, для полного понимания специфики структуры гидробионтов, населяющих тот или иной водный объект, необходимо принимать во внимание все факторы, влияющие на гидрологические и гидрохимические особенности водоемов и водотоков. В контексте палеореконструкций климат является одним из ведущих факторов.

Климатические тренды Северной Пацифики определяет сложный характер взаимодействия циркуляций воздушных масс и океанических течений. Несмотря на то, что острова Командорско-Алеутской гряды располагаются в пределах нескольких градусов широты, что определяет одинаковую интенсивность получаемой солнечной энергии, их средние температуры и количество получаемых осадков различны в западной и восточной части гряды.

Непосредственно для региона Командорско-Алеутской гряды выполнен ряд исследований, в которых были использованы различные показатели и метрики для

реконструкции климатических условий в прошлом и настоящем. Были предприняты попытки реконструировать частоты и направления штормов (Vaillencourt, 2013; Krawiec, Kaufman, 2014; Broadman et al., 2020), построить карту средних температур моря и земной поверхности (Rodionov et al., 2005; Caissie et al., 2010), выявить интенсивность Алеутского минимума (Anderson et al., 2005) и определить паттерны атмосферных циркуляций (Kaufman et al., 2016; Peteet et al., 2019; Broadman et al., 2020). Помимо этого, имеются данные о движении ледников в районе материковой Аляски (Barclay et al., 2009). Работ, посвященных описанию климатического прошлого конкретно на островах Командорско-Алеутской гряды сравнительно мало, поэтому помимо них, в своих интерпретациях мы так же будем опираться на данные исследований, полученных при изучении климатических паттернов сопряженных территорий.

Большая часть работ затрагивает положение и интенсивность Алеутского минимума, которая определяет зимние температуры в регионе и уровень осадков. Показано, что годовые изменения температуры поверхности моря различаются для западных и восточных островов гряды. Эти различия вызваны направлением воздушных масс, поступающих в регион: теплые воздушные массы приходят со стороны Тихого океана, холодные – из северных регионов (Rodionov et al., 2005; 2007). Таким образом, имеются данные, описывающие паттерны тропосферной циркуляции и направлений штормов, которые могут влиять на количество осадков и находить отражение в режимах функционирования водных объектов на островах.

В течение голоцена паттерны климатических изменений в восточной и западной части Берингова моря также носили разный характер. Для восточной части гряды выделяют одну фазу смены климатических условий, для западной части – две. В восточной части изменение условий в сторону более холодных фиксируют около 4 тыс. л.н. В западной части отмечают более холодные условия в начале голоцена, относительное потепление около 7–5 тыс. л. н. и следующее за ним очередное похолодание. (Harada et al., 2014; Kaufman et al., 2016).

Данные о реконструкции климата на островах восточного сегмента Командорско-Алеутской гряды отсутствуют. По результатам реконструкций, проведенных на о. Кадьяк, ближе всего располагающегося к восточному сектору островов и схожим образом претерпевающего воздействие океанического климата, можно предположить, что на островах восточного сектора происходила следующая смена климатических условий. Начало голоцена знаменуется теплыми и влажными условиями, с постепенным переходом ко все более сухим условиям сначала 8, 7 тыс. л. н., а затем и 6,5 тыс. л. н. Около 3,7 тыс. л.

н. отмечают похолодание, вызванное неогляциальным наступлением ледников (Finney et al., 2000; Peteet et al., 2019). Несмотря на то, что на материковой части Аляски отмечено значительное увеличение осадков около 4 тыс. л. н., на о. Кадьяк подобных изменений не происходило (Broadman et al., 2020). В работе по реконструкции климатической и геологической истории в районе залива Аляска приводится следующая историческая динамика климата: в интервале между 9 и 6 тыс. л. н. лето было более теплое и сухое, чем современное. Последующее неогляциальное оледенение характеризовалось расширением ледников после 5–6 тыс. л. н. и формированием растительных сообществ современного типа к 3–4 тыс. л. н. Неогляциальный интервал содержал чередование холодных и теплых интервалов, каждый из которых длился от нескольких сотен лет до одного тысячелетия и включал как Средневековый климатический оптимум (ок. 900–1350 гг. н.э.), так и Малый ледниковый период (ок. 1350–1900 гг. н.э.). Регион Аляскинского залива отличался высокой тектонической активностью, что приводило к частым геологическим катастрофам в течение голоцена. С 12 тыс. л. н. произошло 12–14 крупных вулканических извержений. С интервалом 20–100 лет сильные землетрясения мгновенно поднимали и опускали уровень моря на метры и вызывали разрушительные цунами. Уровень моря часто заметно различался между участками, удаленными друг от друга всего на 50–100 км, что объясняется тектонизмом и изостатическими эффектами колебаний ледников (Mann et al., 1998).

Данные о климате голоцена в центральном районе островной гряды получены при проведении реконструкций динамики Алеутского минимума на материалах с о. Адак (Krawiec, Kaufman, 2014; Bailey et al., 2018). Климатические условия на о. Адак в раннем голоцене были влажные и теплые, температурный максимум зафиксирован около 7,6 тыс. л. н. Около 4,5 тыс. л. н. фиксируется влияние северных ветров и, как следствие, общее похолодание и более сухой климат (Bailey et al., 2018). Около 4 тыс. л. н. сокращается число штормов. Реже всего шторма фиксируют в период с 2,7 тыс. л. н. по 1,5 тыс. л. н., что может свидетельствовать о меньшем количестве осадков в зимнее время (Krawiec, Kaufman, 2014). Малый ледниковый период (~1550–1850 гг. н.э.) на острове был несколько более влажным, чем в среднем отмечается для того времени. В XX веке наблюдается общая тенденция к высуханию, что также отражено в метеорологических данных по о. Адак (Vaillencourt et al., 2012).

Таким образом, несмотря на разную степень изученности климата голоцена на островах разных частей Командорско-Алеутской гряды, можно утверждать, что условия на островах восточного, центрально и западного секторов отличались, а смена климата не

происходила в разных районах гряды одновременно.

1.3. Становление диатомового анализа и изученность современных и ископаемых диатомовых водорослей Аляски и островов Командорско-Алеутской гряды

1.3.1. Основные этапы становления диатомового анализа

Диатомовый анализ, как один из методов палеоботанических исследований, основан на изучении диатомовых водорослей в разных по генезису (морских, озерных, торфяных и т. д.) и возрасту отложениях. Начало изучения диатомовых водорослей в донных отложениях было положено в России в середине 60-х гг. 19 века (Ульский, 1864; Weisse, 1865). С началом этих работ наметилось флористическое направление в изучении диатомовых водорослей в отложениях озер. Из отечественных исследований эколого-флористического направления, выполненных в начале 20 века, следует отметить работу С.М. Вислоуха и Р.Р. Кольбе, посвященную изучению диатомей Онежского озера, опубликованную в 1927 г. (цит. по: Давыдова, 1985). Авторами были собраны образцы донных отложений и летнего фитопланктона, в результате изучения которых описана богатая по составу диатомовая флора, дана ее экологическая характеристика на основании сведений, имевшихся в литературных источниках того времени. Была выделена группа альпийско-арктических диатомей – обитателей холодных вод. Работа С.М. Вислоуха и Р.Р. Кольбе имеет особое значение как первое крупное специальное исследование диатомовых водорослей поверхностного слоя осадков озер, в процессе которого были выработаны приемы и методика обработки образцов донных отложений для диатомового анализа, а также разработана и применена шкала относительных оценок обилия диатомей. Кроме того, ими была создана специальная смола для постоянных препаратов (Давыдова, 1985).

К началу 30-х гг. 20 века стало очевидно, что диатомовые водоросли можно использовать в палеонтологических исследованиях и палеореконструкциях. С выходом работы В.С. Порецкого, А.П. Жузе и В.С. Шешуковой (1934) было положено начало палеолимнологического направления в изучении диатомовых водорослей в донных отложениях. Данные послойного диатомового анализа были сопоставлены с данными палинологического анализа, что позволило произвести геохронологическое расчленение осадочной толщи и, таким образом, установить время формирования осадков. В целом, послойное изучение в отложениях остатков водных растений и животных

(биостратиграфический метод) в 40-х и 50-х гг. 20 века получило довольно широкое распространение (Давыдова, 1985).

Одним из первых примеров применения метода диатомового анализа в палеолимнологии является работа А.П. Жузе, в которой отмечена особая роль донных отложений озер как своеобразной геологической летописи голоценового времени. В своей работе автор говорит о том, что в донных отложениях голоцена, как правило, прекрасно сохраняются панцири диатомей, пыльца и споры высших растений, которые являются надежным материалом для широких палеогеографических реконструкций (Жузе, 1939).

К началу 70-х годов 20 века исследования диатомовых водорослей в целях стратиграфии и палеогеографии дали столь обширный материал, что возникла необходимость обобщить все полученные данные. В 1974 г. появился первый том издания "Диатомовые водоросли СССР" (Прошкина-Лавренко, 1974). Данное издание объединило палеогеографические исследования, выполненные на основе диатомового анализа поздне- и послеледниковых донных отложений озер в различных регионах СССР. Были выделены диатомовые комплексы, сформировавшиеся в различного типа озерах под влиянием изменений климата и характера природных условий в водоемах на протяжении поздне- и послеледниковья.

Важным этапом в развитии науки, в том числе и палеонтологии, была разработка американскими учеными радиоуглеродного метода для определения возраста геологических событий (Libby et al., 1949). С помощью этого метода, который обладает достаточной точностью, можно датировать события, которые произошли примерно до 50 тыс. л.н. (Кузьмин, 2011).

Среди зарубежных исследователей диатомовых водорослей заметный вклад в развитие данного направления внес британский палеоэколог и лимнолог Ричард У. Баттарби (Battarbee, 1973; 1984; 1986; 2001). В его работах предложены подробные методики работы с материалом на этапах отбора и подготовки, предложены методики учета створок диатомовых водорослей и рассмотрены основные факторы, влияющие на степень сохранности и представленность диатомей в отложениях. Фундаментальным в области методологии диатомового анализа и проведения палеореконовструкций являются и работы ботаника и палеоэколога-четвертичника Джона Биркса, пионера в области количественной палеоэкологии (Birks, 1990; 1995; 2006). В настоящее время диатомовому анализу четвертичных отложений посвящено множество отечественных и зарубежных публикаций, одно перечисление которых займет несколько страниц текста.

Таким образом, к настоящему времени стало совершенно очевидно, что диатомовый анализ (в сочетании с радиоуглеродным анализом), позволяет проводить реконструкции палеоусловий в определенные промежутки времени и их изменения с течением времени.

1.3.2. История изучения современных и ископаемых диатомовых водорослей Аляски и островов Командорско-Алеутской гряды

Пресноводная диатомовая флора континентальной Аляски и прилегающих островов до середины 20 века была практически не изучена. Изучение диатомовой флоры Аляски началось в 1901 г. (Saunders, 1901). В пробах, взятых из пресноводных местообитаний и пробах с прибрежных макрофитов на разных островах (о. Аннет, о. Попова, оз. Карлек (Остров Кадьяк), упоминается 73 вида диатомовых водорослей, принадлежащих к 31 роду (табл. 1).

Ч. Лове (Lowe, 1923) изучал диатомовые заполярной (арктической) части Северной Америки; им было указано 87 видов из 29 родов диатомей, среди них 14 видов были обнаружены у западного побережья Аляски. Изначально А. Манн обнаружил 67 видов диатомей в пробах из оз. Карлек (Juday et al., 1932); позже для этого водоема было указано в общей сложности 166 видов (Hillard, 1959; Manguin, 1961). Р. Патрик и Л.Р. Фриз (Patrick, Freese, 1960), изучив пробы из пресноводных, солоноватых и соленых водоемов в арктической зоне Аляски, привели список из 479 видов из 41 рода диатомовых водорослей (86 видов были обнаружены впервые); 435 из приведенных видов были признаны обитателями пресных и солоноватых вод (табл. 1). Г. Скуя, в рамках комплексной инвентаризации флоры острова Амчитка (группа Крысьих островов), исследовал фитопланктон одного водоема и одного тундрового озера, а также видовой состав водорослей-обрастателей печёночных мхов, в результате чего было обнаружено 70 таксонов диатомовых водорослей (Skuja, 1969). Н. Фогед и Ш. Холмквист (Foged, 1971) в единственной озерной пробе в районе Нозерн Слуп (*Nothern Slope*) на севере Аляски нашли около 400 различных видов диатомовых водорослей из 36 родов; из них 36 были описаны впервые (табл. 1). Однако, ни в коем случае нельзя признать диатомовую флору региона хорошо изученной.

Первое упоминание о пресноводных ископаемых диатомовых водорослях Аляски датируется 1976 г. (McLaughlin, Stone, 1976). В этой работе было проведено изучение ископаемых пресноводных диатомей п-ва Кенай на южном побережье Аляски.

Наиболее полные сводки о пресноводных диатомовых водорослях Аляски и Алеутских островов приведены в работах Н. Фогеда (Foged, 1971, 1981) и М. Хейна (Hein, 1990) (табл. 1). Н. Фогед (Foged, 1971) в своей работе указал около 400 видов и

внутривидовых таксонов диатомовых водорослей, из них 38 таксонов были описаны им как новые. В работе 1981 г. Н. Фогед (Foged, 1981) изучил пробы из 218 различных водоемов и обнаружил 987 таксонов диатомей, принадлежащих 58 родам (табл. 1) (интересно отметить, что около 960 таксонов указаны им как олигогалобы).

М. Хейн (Hein, 1990), изучив пробы из 30 водоемов о-ва Адак, привел список из 321 таксона диатомовых водорослей (табл. 1). Приведенный М. Хейном список является первым полноценным списком диатомей для о-ва Адак.

Таблица 1. Число таксонов пресноводных диатомовых водорослей Аляски и Командорско-Алеутских островов (согласно литературным данным).

Локалитет	Источник	Тип изученного материала и диатомовой флоры	Число видов и внутривидовых таксонов	Число описанных новых таксонов
Северная Аляска	Patric, Freese, 1960	современные водные объекты	479	86
Озеро Карлек, остров Кадьяк	Manguin, 1961	современные водные объекты	167	55
Остров Амчитка	Skuja, 1969	обрастания печеночных мхов, тундровое озеро, небольшой водоем	70	0
Регион Северный склон (Northern Slope), Аляска	Foged, Holmquist, 1971	современные водные объекты	400	38

Полуостров Кенай, Аляска	McLaughlin & Stone 1976	отложения позднего плейстоцена	344	21
Материковая Аляска	Foged 1981	современные водные объекты	987	45
Остров Адак	Hein 1990	современные водные объекты	321	1
Остров Беринга	Potapova, 2014	современные водные объекты	313	5
Озеро Харт Лейк, остров Адак	Bailey et al., 2018	озерные отложения голоцена	155	0
Национальный парк Рангел-Сент- Элайас, Аляска	Bahls, Luna 2018	современные водные объекты	139	0

Из проведенных в последнее десятилетие работ стоит отметить такую по изучению Алеутских островов группой российских и американских исследователей в рамках проекта "*Western Aleutians Archaeological and Paleobiological Project (WAAPP)*". Изучение видового состава диатомовых водорослей озерных донных отложений было проведено на острове Адак (Savinetsky et al., 2012). В отложениях этого острова отмечено 103 вида диатомей; помимо этого, были выделены доминантные роды (*Pinnularia*, *Navicula*, *Eunotia*, *Symbella*). Также был проведен радиоуглеродный анализ нескольких слоев отложений с разных глубин, что позволило установить примерное время формирования различных слоев. На основании экологических особенностей идентифицированных таксонов диатомовых водорослей и данных радиоуглеродного анализа было сделано предположение о физико-химических показателях озера, характерных для каждого отдельно выделенного периода времени формирования отложений (Savinetsky et al., 2012).

Среди группы Командорских островов в плане диатомовой флоры изученным является только острова Беринга. М. Потаповой (Potarova, 2014) было проведено детальное изучение диатомовых водорослей из озер, прудов и рек острова, являющегося самым крупным островом в группе Командорских островов. Всего автором было определено 313 видов; в работе указаны виды и роды, наиболее типичные для слабокислых тундровых прудов с мягкой водой: *Aulacoseira nivalis*, *Stauroforma exiguiformis*, *Frustulia*, *Eunotia*, *Pinnularia*. Помимо этого, приведено описание пяти новых таксонов и предложена одна новая комбинация.

Я. Рампон (Rampon, 2015) исследовала современные донные отложения на о-ве Святого Лаврентия и, на основе изучения диатомовой флоры, провела реконструкцию климатических изменений в изученном регионе за последние 150 лет. Стоит также упомянуть работу, посвященную изучению диатомовой флоры полуострова Сьюард, который находится в западной части Аляски (Palagushkina et al., 2017). Авторы изучали изменения диатомовых сообществ в разных озерах полуострова в течение голоцена и проводили реконструкцию изменений pH водоемов. Среди современных масштабных исследований диатомовых водорослей Северной Америки заметными являются работы Л. Бальса, некоторые из которых посвящены и диатомовым водорослям территорий Аляски (Bahls, Luna, 2018).

Несмотря на то, что изучение диатомовых водорослей Аляски и Алеутских островов насчитывает более 100 лет, в целом, эта группа водорослей является недостаточно изученной в данном регионе. А в свете того, что, начиная с 90-х гг. 20 века произошли значительные изменения в систематике этой группы, изменились взгляды на распространение видов (в частности, произошел уход от теории космополитического распространения диатомей), очевидно, что детальные исследования диатомовых водорослей Аляски и Алеутских островов могут привести к новым и интересным результатам.

Что касается торфяных отложений, то довольно подробный обзор работ, посвященных изучению их диатомовой флоры в Северной Америке, приведен в работе С.А. Яткара с соавт. (Jatkar et al., 1979). Эта работа является первой, в которой был проведен детальный учет современных и ископаемых диатомовых водорослей торфяников Большого Бассейна (*Great Basin*) — пустынного нагорья на западе Северной Америки.

Впервые торфяное отложение как материал для проведения диатомового анализа использовал в своей работе Ф. Льюис (Lewis, 1863). Он исследовал пробы, отобранные с

заболоченной площади вокруг неглубокого пруда. Изучив диатомовые и десмидиевые водоросли в своем материале, он сделал вывод, что существует связь между геологическим строением и флорой местности.

Р. Патрик (Patrick, 1943), а чуть позже Д. Вивер (Weaver, 1948), при изучении диатомей из разных торфяных отложений пришли к одному выводу: с изменением глубины торфа происходит изменение видового состава диатомовых водорослей.

Ч. Реймер (Reimer, 1961) в своей работе, посвященной изучению диатомовых водорослей торфяного отложения Кэбин Крик (*Cabin Creek*) (штат Индиана), пишет об отсутствии в отложении центральных диатомей и наличии только тех видов, которые способны к движению. Автор связывает это с лучшей приспособляемостью подвижных форм к условиям среды обитания, по сравнению с неподвижными.

В 1967 г. группа ученых исследовала торфяник Вестабург Бог (*Vestaburg Bog*) (штат Мичиган) (Collingsworth et al., 1967). Авторы данного исследования указывают на хорошую сохранность диатомовых водорослей на глубине 14 м от поверхности и ниже. В этой работе было выдвинуто предположение, что на месте изученного торфяника существовало олиготрофное озеро ледникового происхождения, которое затем стало эвтрофным, а в конце существования — дистрофным. Довольно много работ, связанных с изучением диатомовых водорослей в торфяных отложениях, было проведено в штате Юта, расположенном в районе Большого Бассейна (Patrick, 1936; Hasler, Crawford, 1938; Setty, 1963; Bolland, 1974). Стоит также отметить работы М.-Б. Флорин (Florin, Wright, 1969; Florin, 1970, цит. по: Давыдова, 1985) по изучению озерно-болотных отложений в штате Миннесота, где по результатам диатомового анализа была прослежена история развития исследованных водоемов.

Несмотря на то, что диатомовые водоросли торфяных отложений Северной Америки изучали многие авторы в разных районах США, данные по диатомовым водорослям из аналогичных отложений Аляски (как материковой, так и островной части) отсутствуют.

1.4 Факторы, влиявшие на формирование диатомовых сообществ Алеутских островов в голоцене

1.4.1. Вулканизм

Интенсивность вулканической активности, равно как и климатических изменений, была неравномерно выражена вдоль островной гряды в течение голоцена. Начало вулканической активности в регионе датируется началом формирования островной дуги

(46 млн л. н.), а извержения фиксируются и по сей день (Alaska Volcano Observatory, 2023). Практически все крупные вулканы Четвертичного периода расположены в восточной части островной гряды (Black, 1980; Miller et al., 1998; Montanaro, Beget, 2010). Известно, что как минимум 20 вулканов было активно в голоцене (Miller et al., 1998; Schaefer, Nye, 2002). Число отдельных извержений из отдельных исторически активных центров, начиная с 1760 г., колеблется от 1 до 39, а более 60% из 265 извержений приходится всего на семь вулканов: Вениаминова, Павлова, Шишалдин, Акутан, Макушин, Окмок и Богослов. Эти часто действующие вулканы расположены вдоль (или, в случае Богослова, за пределами) 640 км дуги в области, где движение между Североамериканской и Тихоокеанской плитами наиболее близко к ортогональному. Самыми крупными и активными из них являются Вулкан Шишалдина (о. Унимак) и Акутан (о. Акутан). Большинство из этих вулканов также характеризуются длительной, но спорадической вулканической эруптивной активностью (Miller et al., 1998).

Среди вулканов, проявивших свою активность в голоцене и располагающихся ближе всего к островам, изученным в рамках данной работы, стоит отметить следующие: Карлайл (о. Карлайл), Кливленд (о. Чугинадак), Большой Ситкин (о. Большой Ситкин), Кыска (о. Кыска), Макушина (о. Уналашка) (Miller et al., 1998).

Вулканический пепел (тефра) является совокупностью мелких частиц пыли и песка менее 2 мм в диаметре, выбрасываемых в воздух в ходе эксплозивных извержений вулканов. Такой пепел может довольно долго находиться во взвешенном состоянии в атмосфере и разноситься на большие расстояния. Попадая в водные объекты, малые количества пепла способны изменить физико-химические показатели воды, тем самым меняя условия обитания гидробионтов. Массивные выбросы пепла способны полностью засыпать водные объекты, уничтожая запасы пресной воды и местообитания организмов (Johnston, 1997). Наибольшее физическое воздействие на водные объекты вулканический пепел оказывает, повышая мутность воды (Wilcox, 1959). Химическое воздействие проявляется в понижении показателя pH и общего закисления воды из-за присутствия в пеплах сильных минеральных кислот – H_2SO_4 (образующихся при окислении SO_2), HCl и HF (Stewart et al., 2006; Thomas, 2012). Помимо этого, в фильтраатах вулканического пепла в высоких концентрациях обнаруживаются анионы Cl^- , SO_4^{2-} и F^- и катионы Ca^{2+} , Na^+ и Mg^{2+} (Witham et al., 2005). Имеются некоторые данные по повышению уровня железа, сульфатов и хлоридов в водах, подвергшихся воздействию вулканического пепла (Smithsonian Institution, 1997, 2000).

По своему химическому составу, выбрасываемый в процессе извержения вулкана пирокластический материал на 50–95% состоит из оксида кремния (SiO_2), 13–19% оксида

алюминия Al_2O_3 и 2–5% оксида железа Fe_2O_3 (Shoji et al., 1975; Taylor, Lichte, 1980). В меньших количествах содержатся оксиды MgO , CaO , Na_2O , KOH .

На фитопланктонные сообщества водных объектов вулканический пепел может оказывать воздействие, проявляющееся в изменении доступности света, особенностей перемешивания водных масс, химических показателей вод, и привносе аллохтонного вещества. Отмечено, что в регионах Мирового океана, отличающихся высоким уровнем азота и низким уровнем хлорофилла, где содержание ионов железа является основным лимитирующим фактором к увеличению первичной продукции, вулканический пепел служит источником микроэлементов, способствующих наращиванию биомассы фитопланктона (Martin et al., 1990; Moore et al., 2013; Vergara-Jara et al., 2021).

В океанических водах, а также материковых реках и озерах, отмечено увеличение численности диатомовых водорослей за счет увеличения концентрации доступной кремниевой кислоты, дополнительно привносимой с вулканическим пеплом, а также за счет вероятного сокращения численности зоопланктонных организмов вследствие их гибели из-за забивания фильтрующего аппарата мелкими частичками пепла (Siringan et al., 2018; Vergara-Jara et al., 2021; Wolinski et al., 2013). Поскольку темпы высвобождения захороненного кремния увеличиваются с повышением температуры вод у дна, дополнительное внесение кремния может стимулировать увеличение численности диатомовых водорослей и в холодные периоды времени (Varkouhi, Wells, 2020).

Исследования диатомовой флоры вулканических почв Камчатки, образованных различными типами пирокластических материалов, выявили присутствие 38 таксонов диатомовых водорослей, среди которых наиболее богато были представлены роды *Pinnularia* (семь таксонов) и *Eunotia* (пять таксонов) (Fazlutdinova et al., 2021). В эколого-географическом аспекте большинство таксонов являются бентосными, космополитными по распространению и индифферентными по отношению к солености и показателю pH среды. Однако ацидофильные таксоны – *Eunotia curtagrunowii*, *Humidophila contenta*, *Pinnularia borealis* и *P. intermedia* – отмеченные авторами в большинстве проб, так же отмечены в современной и голоценовой диатомовой флоре островов Командорско-Алеутской гряды и материковой Аляски (Hein, 1990; Potapova, 2014; Patrick, Freese, 1960).

Таким образом, в пресном водоеме, подвергшемся осаждению небольшого количества пепла, условия обитания гидробионтов изменяются: среда становится более кислой, увеличивается содержание кремниевой кислоты, оксидов алюминия, железа, магния. Логичным является предположение, что данные условия благоприятствуют росту

и развитию ацидофилов с мощными силифицированными створками из числа диатомовых, а также способствуют их хорошей сохранности в донных осадках в силу уменьшения показателя рН. Помимо этого, стоит отметить высокую вероятность повреждения крупных створок диатомовых водорослей в результате механического воздействия частиц пепла (Gobin et al., 2023).

Вулканический пепел также может изменять и водно-химические свойства почвы: более мелкий андезито-базальтовый пепел ухудшает дренаж, а дацитово-риолитовый пепел наоборот хорошо пропускает воду (Разжигаева и др., 2011). Андезито-базальтовые пеплопады с высоким участием глинистых и илистых фракций в некоторых случаях способствуют заболачиванию. Залегание слоев андезито-базальтовых пеплов с плохим дренированием приводит к образованию небольших озер и развитию озер во впадинах (Razjigaeva et al., 2004).

Результаты споро-пыльцевого анализа материала, использованного в данной работе, демонстрируют, что на восточных островах гряды вулканическая активность не вела к сменам растительных сообществ. Выпадение череды пеплов приводило к увеличению локального увлажнения, что вызывало мозаичное заболачивание местообитаний, но не вызывало значительные изменения состава растительности. На центральных островах растительный покров изменялся чаще, чем в восточной части гряды, из-за большего влияния пеплов на растительность и локальное увлажнение (Смышляева, 2022).

1.4.2. Изменение уровня Мирового океана

Изменения уровня моря можно подразделить на эвстатические и относительные. Эвстатические изменения относятся к изменениям глобально-среднего уровня моря и обусловлены физическими изменениями в океане, такими как тепловое расширение морской воды, таяние ледников и ледяных покровов. Относительные изменения уровня моря представляют собой локальные изменения уровня океана относительно суши и включают сумму глобальных, региональных и локальных факторов (Nicholls, Leatherman, 1995). Относительные изменения уровня моря зависят от изменения высоты поверхности суши (вследствие тектонического движения плит, отложения и уплотнения осадочных пород, дренажа подземных вод) и изменения высоты прилегающей морской поверхности. На относительное повышение уровня моря влияют ледниково-изостатическая коррекция подъем земной коры в результате постепенного таяния ледниковых покровов с момента окончания последнего ледникового максимума (Douglas, Peltier, 2002), атмосферное давление, океанические течения и локальные изменения температуры моря.

Динамика осадочного материала является важнейшим фактором, определяющим изменение береговой линии в ответ на повышение уровня моря (Fagherazzi et al., 2004). По общему балансу наносного материала можно определить, является ли береговая линия аккрецирующей или эрозионной. Источниками осадочного материала являются реки, эрозия скал и дюн, шельф или берег. Источниками осадочного материала *in situ* являются остатки организмов (например, раковины) (Woodroffe, 2002). Потери осадочного материала могут происходить при ветровом переносе осадочного материала на дюны, при шельфовых потерях и при вдольбереговом переносе в соседние регионы. Под эрозией берегов понимается физическое удаление осадочного материала с заболоченных территорий, пляжей, дюн и скал (Leatherman, 2001). Береговая эрозия может быть вызвана множеством факторов. К ним относятся повышение уровня моря, штормовые нагоны, волны, приливы и течения, выносящие осадочный материал, ветры, переносящие пески вглубь побережья (National Research Council, 1990). Штормовые нагоны также могут приводить к локальному изменению уровня моря до нескольких метров, вызывая значительные прибрежные наводнения, особенно если они происходят в сочетании с приливами. Немаловажным является факт изменения солености прибрежных вод при поднятии уровня моря (Henman, Poulter, 2008)

Весь период среднего и позднего плейстоцена ознаменовался существенными колебаниями уровня Мирового океана. В пределах гряды они проявились в формировании серии «абразионных плато» и серии разноуровневых террас. В период голоцена уровень моря колебался, однако единой модели, описывающей уровень изменения береговой линии и охватывающей протяженность всей островной дуги, на данный момент не представлено. Хорошо прослеживаемые изменения уровня моря происходили до 5000 л. н. вследствие сокращения площадей ледников, однако эти изменения носили неоднородный характер вдоль гряды. Если в восточной части региона тектонические движения играли незначительную роль в формировании береговой линии в течении голоцена, то в западной части они носили более выраженный характер (Jordan, 2001). На западе материковой части Аляски современный уровень моря был достигнут около 11 тыс. л. н., на острове Адак – около 7,5 тыс. л. н., на острове Атту – 5 тыс. л. н. Согласно данным, полученным по результатам изучения болотного торфа и прибрежных паводковых отложений на островах и эстуариях вдоль северо-западного полуострова Сьюард, средний эвстатический уровень моря поднялся примерно на 1,5 м за последние 5000 л. (Jordan, 2001).

Повышение уровня моря приводит к повышению уровня воды в эстуариях, что может привести к затоплению прилегающих низменных земель, эрозии и наступлению

береговой линии в сторону суши (Sweet, Park, 2014). Кроме того, измененная гидродинамика эстуариев в условиях повышения уровня моря негативно влияет на размер и распределение литоральных водно-болотных угодий, которые имеют решающее значение для поддержания биоразнообразия эстуариев (Saintilan et al., 2018; Schuerch et al., 2018).

Таким образом, повышения уровня моря могло оказывать сильное влияние непосредственно на прибрежные пресноводные экосистемы, изменяя особенности гидрологического режима и гидрохимические показатели, или же полностью поглощая и уничтожая местообитания, вынуждая мигрировать те виды, чья жизнь полностью или частично связана с пресноводными экосистемами. К числу таких видов относятся птицы, формирующие плотные прибрежные колонии на Алеутских островах во время гнездования (Causey et al., 2005; Krylovich et al., 2019). Что касается влияния непосредственно на состав диатомовых водорослей экосистем, то поднятие уровня моря, проявляемое в повышении солености эстуарных зон и заплесками морской воды в прибрежные водоемы, может быть обнаружено по смене галофобных таксонов сообществом галофильных и алкалифильных видов. Привнос аллохтонного вещества может быть определен по слоям песка, сохранившегося в донных и торфяных отложениях. При этом, очень вероятным является обнаружение в этих песчаных слоях морских таксонов. В случае с небольшими и неглубокими водоемами, типичными для Алеутских островов, возможно их полное засыпание привносимым волнами и сильными ветрами песком.

1.4.3. Освоение человеком Алеутских островов и его влияние на орнитофауну и экосистемы островов

Заселение Алеутских островов человеком стало возможно благодаря наличию Берингийского моста и сходу оледенения с островов, произошедшему около 11 тыс. л. н. (Pedersen et al., 2016). Судя по данным радиоуглеродного датирования, заселение началось с востока островной гряды, поскольку на островах, относящихся к группе Лисьих, обнаружены самые древние памятники, датированные 9000 л. н. (Davis et al., 2016; (Davis and Knecht, 2010), а на центральных островах группы Андреяновых – 6000–7000 лет назад (Savinetsky et al., 2012; West et al., 2019). Группа Четырехсопочных островов, расположенных между этими двумя крупными островными группами, могут быть важным промежуточным пунктом в послеледниковом становлении Алеутской цепи. Самые ранние прямые археологические свидетельства существования на Четырехсопочных островах поселений относятся к периоду около 4000 л. д. н.э. и основаны на находках трех стоянок (Hatfield et al., 2019).

На протяжении всей истории существования человеческих поселений, алеуты и их

предки были морскими охотниками и собирателями, не сформировав сельского хозяйства на островах. Добычей обычно являлись морские млекопитающие и птицы, а также собранные моллюски и морские ежи (Lefevre et al., 2010; Davis et al., 2016). Таким образом, на пресноводные экосистемы древние алеуты не оказывали прямого воздействия, связанного с ведением сельского хозяйства. Однако на местах высокогорных стоянок алеутов обнаружены виды растений, которые встречаются в прибрежных лугах и в составе низких тундр. Эти виды, связанные с хозяйственной деятельностью алеутов или используемые в пищу, могут конкурировать в условиях повышенных содержаний азота и фосфора (Bank, 1953; Environment of Amchitka Island..., 1977).

Еще одной заметной особенностью Алеутских островов в голоцене, до момента открытия их экспедицией В. Беринга в 1741 г., являлось отсутствие наземных хищников на большей части островов, что подтверждается отсутствием находок их костей в археологических памятниках. Естественные популяции лис обнаружены на островах группы Командорских, Четырехсопочных и Лисьих (Vasyukov et al., 2019). Острова восточного сектора, связанные в плейстоцене с материком во время оледенения, могли быть также заселены лисами (Hopkins, 1967).

По причине отсутствия нативных наземных хищников в голоцене, Командорско-Алеутские острова стали ключевым регионом гнездования морских птиц, а численность их колоний в пределах острова может достигать миллиона особей (Byrd, 1984). Сокращения численности птиц за счет выедания хищниками приводило, в том числе, и к изменению наземных экосистем, существовавших в непосредственной близости к колониям (Croll et al., 2005; Maron et al., 2006). В составе растительности островов, на которых были интродуцированы хищники, сокращалась доля злаков и биомасса растительных сообществ, а также менялись химические характеристики почв. Привнос доступных форм азота NH_4^+ и NO_3^- (Otero et al., 2018) с гуано морских птиц приводит к формированию высокопродуктивных злаковых сообществ вокруг мест гнездования, а сток и накопление гуано в водоемах рядом с местами гнездования влияют на гидрохимические показатели и видовую структуру гидробионтов, увеличивая количество доступного азота в воде. Отмечено и увеличение относительного содержания тяжелого изотопа азота, имеющего морское происхождение (Croll et al., 2005; Maron et al., 2006; Caut et al., 2012). Интенсивность привноса биогенных элементов с гуано морских птиц в наземные экосистемы островов напрямую связана с размером их колоний (Zwolicki et al., 2016), а одним из ведущих факторов, определяющих динамику численности птиц на островах, является климат (Diamond, Devlin, 2003; Springer et al., 2007). Согласно археологическим

находкам, заселение небольших островов человеком приводило к снижению численности птиц (Lefevre et al., 2010). Таким образом, в результате сокращения колоний птиц, изменялась и интенсивность внесения в экосистемы дополнительной органики, а древние алеуты могли опосредованно оказывать значительное воздействие водные экосистемы (Смышляева, 2022).

Несмотря на то, что за последние 120 лет достигнут некоторый прогресс в изучении современной и, отчасти, ископаемой диатомовой флоры материковой Аляски и некоторых из островов Алеутской гряды, имеется множество вопросов, ответы на которые могут быть получены путем проведения диатомового анализа колонок отложений, отражающих историю развития некогда существовавших на их месте голоценовых водоемов. Ревизия списков видов диатомей, полученных для региона в 20 веке, с точки зрения современной таксономии и систематики, по всей вероятности дополнит и расширит эти списки. Помимо этого, регион является крайне перспективным с точки зрения открытия и описания новых таксонов диатомовых водорослей. Во многом неясным остается вопрос проявленности и степени влияния локальных факторов на современные и ископаемые диатомовые сообщества. Таким образом, проблема изучения диатомовых сообществ торфяных отложений с последующей интерпретацией их динамики в контексте климатических изменений в регионе, стоит довольно остро. Обновление и расширение списков видов диатомовых водорослей, обнаруженных в регионе, дополнит представления о диатомовой флоре голоцена, а особенности динамики диатомовых сообществ могут быть использованы при интерпретации других моделей климатических изменений

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужили колонки торфа, отобранные с четырех островов Командорско-Алеутской: Шемья (Ближние о-ва), Адак (Андреяновские о-ва), Карлайл (Четырехсопочные о-ва, Уналашка (Лисьи о-ва).

Материал со всех островов, предоставленный нами для диатомового анализа, отобран сотрудниками лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН в ходе их выездов на Алеутские острова в 1996-2018 гг. Изученные острова расположены в разных секторах гряды: остров Шемья относится к её западному сектору, остров Адак – к центральному, а острова Карлайл и Уналашка – к восточному. Таким образом, изученный материал позволяет проанализировать изменения в составе диатомовых сообществ и их динамике на протяжении голоцена вдоль всей островной гряды.



Рисунок 2.1. Карта региона исследования. Точками отмечены острова Адак, Карлайл, Уналашка и Шемья, материалы с которых изучены в данной работе, и их местоположение в Командорско-Алеутской гряде.

Для всех отобранных торфяных отложений, кроме отложения 6/97 с о. Адак, имеются их полевые описания. Описания опубликованы для торфяника с о. Шемья (Smyshlyaeva et al., 2021), о. Карлайл (Kuzmicheva et al., 2019). Полевое описание торфяного отложения Илиулиук с о. Уналашка, выполненное О. Крылович, приведено в диссертационной работе О. Смышляевой (Смышляева, 2022).

Также ранее сотрудниками лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН получены радиоуглеродные датировки материала торфяных отложений с островов Шемья, Адак и Уналашка (Savinetsky et al., 2014; Смышляева, 2022). Датировки материала из торфяного отложения с острова Карлайл приведены согласно публикации М. Окуно с соавторами (Okuno et al., 2017). Метод основан на измерении соотношений радиоактивного изотопа ^{14}C к стабильному изотопу углерода ^{12}C в торфе и растительных остатках и позволяет определять абсолютные возраста органических объектов (Van der Plicht, 2020). Полученные даты были откалиброваны для определения календарного возраста и построения моделей роста торфяных отложений (Смышляева, 2022).

Помимо датировок, для островов, для материала с островов Карлайл, Уналашка и Шемья имеются данные анализа стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$), полученные сотрудниками лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН. В торфяных отложениях полуострова Аляска показано, что динамика показателя $\delta^{13}\text{C}$ в большей степени отражает изменения окружающей среды и климата: в условиях большего локального увлажнения $\delta^{13}\text{C}$ относительно увеличивается, так как начинает активно использоваться изотоп ^{12}C , и наоборот (Skrzypek et al., 2008). В морских экосистемах органическое вещество имеет повышенное содержание тяжелого изотопа ^{15}N (Montoya, 2008; Caut et al., 2012), и в бедных азотом наземных экосистемах островов его дополнительный привнос с гуано морских птиц на берег отражается в больших значениях $\delta^{15}\text{N}$ в почве и торфе вокруг крупных колоний (Ellis, 2005). По этой причине в рамках данной работы мы будем использовать показатель $\delta^{15}\text{N}$ в изученном материале как индикатор привноса дополнительного (морского) азота в экосистемы.

Образцы торфяных отложений были получены в виде материала, разбитого на слои разной мощности (1–5 см в зависимости от каждого конкретного острова) и хранимого в индивидуальных зип-пакетах. Пробы, отобранные из современных водоемов о. Уналашка, предоставлены в пластиковых пробирках объемом 10 мл, зафиксированные 96% спиртом. Впоследствии образцы хранились в холодильнике без какой-либо обработки до начала их подготовки к диатомовому анализу.

Очистку образцов от органического содержимого проводили по методике, изложенной в руководстве М. Келли с соавт. (Kelly et al., 2001). Произвольную навеску материала обрабатывали 5 мл 30% H_2O_2 и потом кипятили в течение 1 часа. Затем добавляли 2 мл HCl и кипятили еще 20 минут. Полученный осадок, разведенный дистиллированной водой, промывали центрифугированием 3–5 раз (1500–2000 об./мин. в течение 10 мин.).

Для изучения материала под световым микроскопом очищенные панцири диатомовых из материала с островов Шемья и Карлайл заключали в анилино-формальдегидную смолу Эляшева (показатель преломления $n=1,67-1,68$) (Эляшев, 1957), а с островов Адак и Уналашка в синтетическую среду Naphrax© (MORPHISTO GmbH) ($n=1,7$). Исследование препаратов проводили методами световой микроскопии при помощи микроскопов Leica 2500 и Leica DM500. Для получения фотографий панцирей в изучаемых препаратах использовали камеры Leica ICC50 HD и Leica DFC 495.

Для проведения исследований с помощью электронного микроскопа каплю суспензии с панцирями диатомей высушивали на кусочке алюминиевой фольги, монтировали на алюминиевый столик при помощи двустороннего электропроводного скотча или прозрачного лака, а затем напыляли тонким слоем Au-Pd или Ag-Pd в ионном распылителе GikoIB-3 или тонким слоем Au в распылителе S150A Sputter Coater и исследовали при помощи электронных микроскопов Jeol JSM-6380 (ЦКП "Кабинет электронной микроскопии" МГУ), Jeol JSM-840A и TESCAN MIRA 3 LMH (Центр коллективного пользования ИПЭЭ РАН).

Для определения видов диатомовых водорослей был использован ряд зарубежных монографий серии "Iconographia Diatomologica" (Lange-Bertalot, 1995-2012) и "Bibliotheca Diatomologica" (Krammer, 1985, 1997), монографии, посвященные отдельным родам диатомовых или регионам (Hustedt, 1930; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Krammer, 2000; Lange-Bertalot, 2001; Lange-Bertalot et al., 2011 и др.), а также ряд публикаций, посвященных диатомовой флоре Северной Америки и Канады (Bahls, 2013; Bahls et al., 2018), материковой Аляски (Patric, Freese, 1960; Foged, 1981; Bahls, Luna, 2018) и некоторых островов Командорско-Алеутской гряды (Hein, 1990; Potapova, 2014).

Данные об экологии видов и их географической распространенности приведены согласно Van Dam et al, 1994, Lange-Bertalot et al., 2000; Spaulding et al, 2003; Guiry and Guiry, 2023.

Оценку частоты встречаемости видов диатомовых водорослей проводили по методике, предложенной Р. Баттерби (Battarbee, 1986). Учет створок в каждом препарате вели до 300 (о-ва Адак, Уналашка) или, в случае с бедным створками материалом – до 200 (о-ва Карлайл, Шемья).

Обработку полученных снимков проводили в программе ImageJ и графическом редакторе AdobePhotoshop 2020.

Построение графиков, отражающих послойное относительное обилие видов во всех изученных колонках, осуществляли с помощью программ Tilia 2.6.1 и Tilia-Graph (Grimm, 2015). Для выявления стадий динамики диатомового сообщества проводили стратиграфически ограниченный кластерный анализ с инкрементальной суммой квадратов (CONISS) По результатам CONISS визуально были выделены стратиграфические зоны (Grimm, 1987).

Для снижения размерности корреляционных показателей относительного обилия таксонов во всех изученных отложениях, использовали анализ главных компонент (principal component analysis, PCA). Статистический анализ проводили с использованием программы Statistica 12, версия 12.5.192.7 (TIBCO® (StatSoft®, 2021) и программной среды R, версия 2022.12.0+353 (R Core Team, 2019) с использованием пакетов *vegan*, *rioja* и *ggplot2* (Wickham, 2009; Jari et al., 2022; Jiggins, 2022). Индексы видового сходства Сьёренсена-Чекановского были рассчитали с использованием пакета *divo* (Sadee et al., 2020).

Далее в главах, посвященных каждому отложению, будут описаны географические и геоморфологические особенности островов, материал с которых был изучен в рамках данной работы, также будет описан и объем изученного материала.

2.1. Остров Шемья, торфяное отложение МакДоналд Поинт

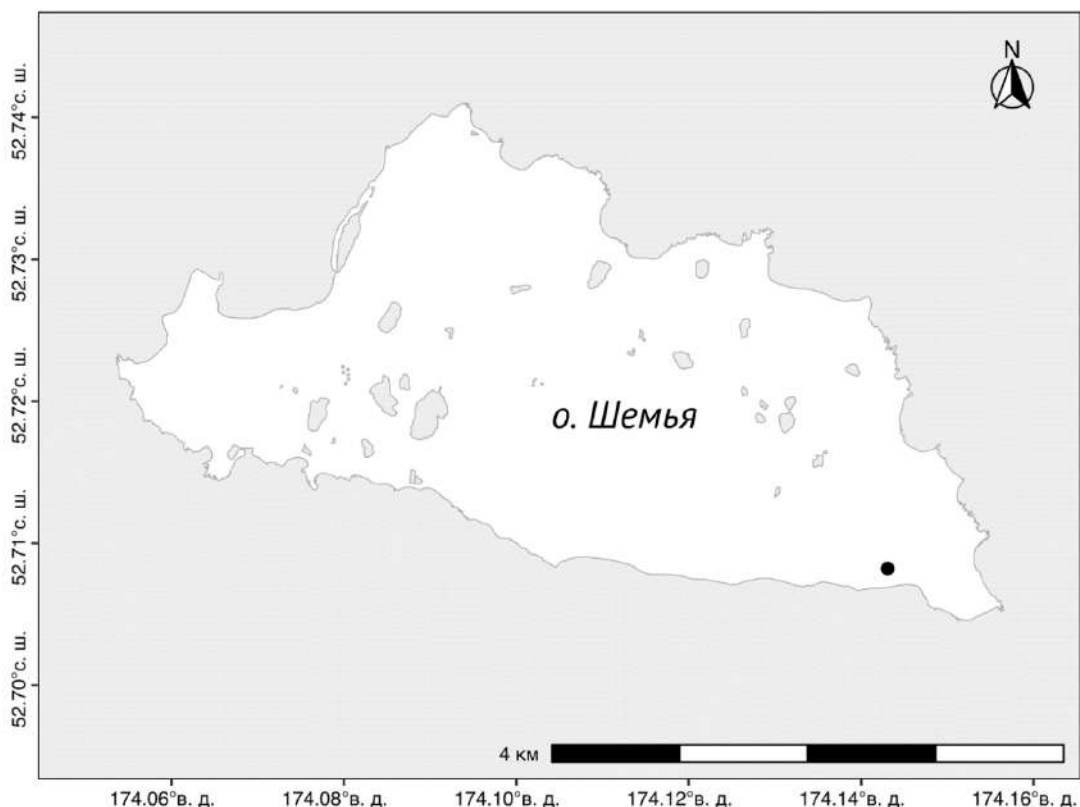


Рисунок 2.2. Остров Шемья, точкой отмечено местоположение торфяного отложения МакДоналд Поинт.

Остров Шемья ($52^{\circ}42' - 52^{\circ}44'$ с.ш., $174^{\circ}03' - 174^{\circ}09'$ в.д.) – один из трех островов, входящих в состав группы Ближних островов и являющийся среди них четвертым по величине. Общая площадь острова равна $15,56 \text{ км}^2$, общая длина береговой линии составляет $26,75 \text{ км}$ (Lui et al., 2018). Среднегодовая максимальная температура составляет $+5,3^{\circ}\text{C}$, среднегодовая минимальная – $+2,2^{\circ}\text{C}$. Среднее количество осадков, выпадающих за год, составляет $806,5 \text{ мм}$ (Western Regional Climate Center, 2023).

Сам остров представляет собой низменную изрезанную волнами платформу, сложенную пирокластическими и вулканическими породами с некоторыми интрузивами. Материнские породы перекрыты тонкими ледниковыми отложениями. Большая часть нынешней поверхности острова представляет собой относительно толстые торфяные отложения. На южной и западной сторонах острова присутствуют активные песчаные дюны. Запасы грунтовых вод ограничены материнскими породами; лишь небольшое количество воды проникает в системы трещин. Большая часть движения грунтовых вод приходится на вышележащие ледниковые и торфяные отложения. Подземные воды обычно текут с севера на юг по всему острову. Источником всей пресной воды на острове Шемья являются атмосферные осадки, количество которых составляет в среднем $680 - 700 \text{ мм}$ в год. Часть осадков попадает непосредственно по суше в озера и ручьи. Длина ручьев не превышает 2 миль . Длина ручьев не превышает $3,5 \text{ км}$, а из-за наклона рельефа острова к югу весь значительный поверхностный сток направляется вдоль южной береговой линии. Большая часть осадков просачивается через поверхностные торфяные, гравийные и песчаные отложения до подстилающих коренных пород (Feulner et al., 1976). Небольшое количество имеющихся данных об уровне грунтовых вод свидетельствует о неравномерной "поверхности" грунтовых вод, имеющей постепенный уклон к югу, аналогичный топографической поверхности острова. Это свидетельствует о низкой проницаемости комплекса горных пород.

Немногочисленные анализы качества воды показывают, что вода в ручьях на острове Шемья относится к гидрокарбонатному натриево-кальциевому типу, а также имеет относительно высокое содержание хлоридов. Вода умеренно жесткая, а концентрация растворенных твердых частиц колеблется от 223 до 286 мг/л . Озера на острове содержат воду хлоридно-натриевого типа, что, возможно, является результатом воздействия солевого тумана во время штормов. Озерная вода относительно мягче, чем вода в ручьях. Цветность озерной воды свидетельствует о высоком содержании органических веществ. Скважинная

вода относится к гидрокарбонатному кальциево-натриевому типу, имеет умеренную жесткость и концентрацию хлоридов натрия, близкую к поверхностным водам острова (Feulner et al., 1976).

Материалом с острова Шемья явилась колонка торфяного отложения под названием МакДональд Поинт (MacDonald Point), отобранная сотрудниками Лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН в 1999 году, на восточной оконечности о. Шемья. Отличительной особенностью о. Шемья является то, что его рельеф был сильно изменен во времена Второй мировой войны: верхние слои почвы были перерыты, таким образом, обнажив глубоко залегающие отложения (Corbett et al., 2010), а также преобразован разработкой карьеров, в результате чего в отвесном обрыве на обнажилось скальное основание и профиль лежащей на нем 3-х метровой рыхлой торфообразной толщи (Смышляева, 2022). Доступно также подробное полевое описание торфяного отложения (Smyshlyayeva et al., 2021). Важно отметить присутствие в торфяном отложении слоев песка.

Радиоуглеродное датирование проведено сцинтилляционным методом в Лаборатории исторической экологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Результаты датирования показывают, что формирование торфяного отложения началось более 9,5 тыс. л. н. Для торфяного отложения имеются также данные о динамике $\delta^{15}\text{N}$, демонстрирующие сильные колебания содержания азота в торфяном отложении (0,1–12,4‰) и активный привнос морского азота на протяжении как минимум 2600 лет, в период 5–2,4 тыс. л. н. (Smyshlyayeva et al., 2021).

Таблица 2.1. Данные радиоуглеродного датирования торфяного отложения МакДональд (остров Шемья) (по: Savinetsky et al., 2014).

Лабораторный номер	Глубина, см	Радиоуглеродный возраст, л.н.	Калиброванный возраст, л.н.	
			медиана	медиана $\pm 2\sigma$
ИЭМЭЖ-1243	55-50	400 \pm 100	470	640–410
ИЭМЭЖ-1285	85-80	875 \pm 65	860	1050–720
ИЭМЭЖ-1280	130-125	1405 \pm 100	1420	2150–1210
ИЭМЭЖ-1279	230-225	3295 \pm 90	3630	4050–3430
ИЭМЭЖ-1262	270-265	4060 \pm 80	4760	5720–4460

ИЭМЭЖ-1286	320-318	6430 ± 155	7400	7890–7070
ИЭМЭЖ-1261	372-363	9550 ± 130	10290	12110–8610

Общая мощность отобранной колонки торфа составила 385 см. Для проведения анализа было отобрано 76 образцов со средней мощностью 3–5 см. Всего было изготовлено 76 постоянных препаратов диатомовых водорослей.

2.2. Остров Адак, торфяное отложение 6/97

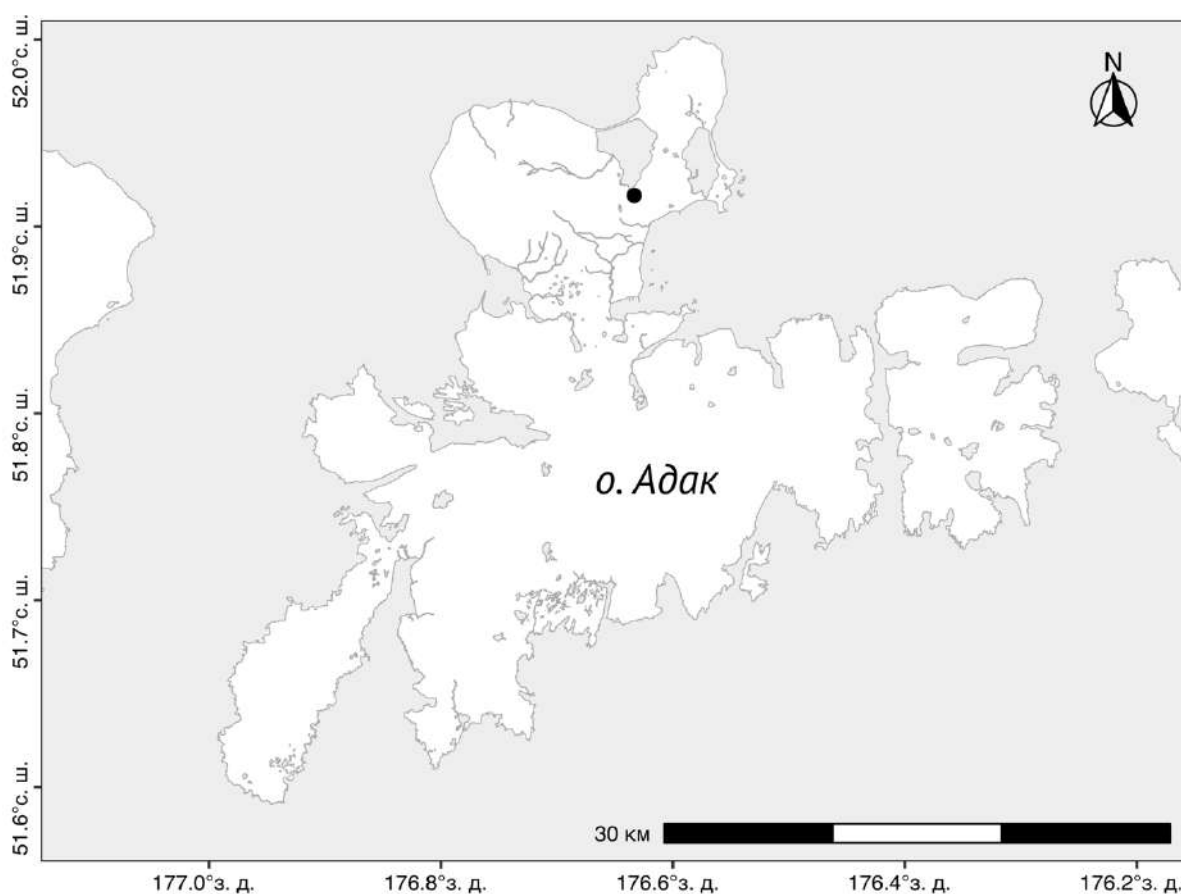


Рисунок. 2.3. Остров Адак, точкой отмечено местоположение торфяного отложения 6/97.

Остров Адак (51°35'–52°00' с.ш., 176°59'–176°25'з.д.) – второй по величине остров, входящий в состав группы Андреяновских островов. Общая площадь острова равна 720,48 км², общая длина береговой линии составляет 454,25 км (Lui et al., 2018).

Поверхностные отложения на севере острова Адак включают разнообразные вулканические, ледниковые, эоловые и пляжные отложения. Эти отложения являются основными водоносными образованиями на острове. На восточном склоне горы Моффетт

выявлена обширная последовательность вулканических селевых потоков (лахаров), предполагалось, что их источником было извержение вулкана Моффет (Waythomas, 1994), однако тефрастратиграфический анализ показал, что источником тефры на о. Адак является вулкан Адагдак или затопленный близлежащий вулкан (Okuno et al., 2012).

Гора Моффетт (1181 м) является самой высокой вершиной острова и занимает всю северо-западную часть острова Адак, а гора Адагдак (632 м) – самую северную часть острова. Горы Моффетт и Адагдак представляют собой составные вулканические конусы четвертичного периода и, как известно, не были активны в историческое время (Wood and Kienle, 1990). Ледники отсутствуют на обоих вулканах, а многолетние снежники ограничены несколькими участками вблизи вершины горы Моффетт (Waythomas 1995). Во время последнего оледенения остров был почти полностью покрыт ледником (Black, 1976; Neusser, 1978). Ледниковые отложения голоценового возраста на горе Моффетт были описаны Блэком (Black, 1981), а ледниковые отложения плейстоценового возраста на нижних склонах горы Моффетт были описаны Коатсом (Coats, 1956). Эти отложения были изучены автором и проинтерпретированы как лахаровые отложения, некоторые из которых генетически связаны с раннеголоценовыми извержениями горы Моффетт и, возможно, горы Адагдак (Waythomas, 1994).

Морской климат на острове характеризуется постоянным пасмурным небом, сильными ветрами и частыми, нередко сильными, циклоническими штормами, зарождающимися в северной части Тихого океана и Беринговом море. Штормы могут происходить в любое время года, но наиболее частые и сильные штормы наблюдаются зимой. Для ветра характерны локальные сдвиги и быстрые изменения скорости. Средняя скорость ветра составляет 8 м/с, а во время зимних штормов порывы могут превышать 50 м/с. Преобладающее направление ветра – юго-западное. Среднегодовое количество осадков на острове Адак составляет около 1371 мм, большая часть которых выпадает в виде дождя. Среднемесячное количество осадков колеблется от минимума в 3 дюйма в июне и июле до максимума в 7-8 дюймов в ноябре и декабре. Количество снежных осадков в среднем составляет более 100 дюймов в год. Из-за относительно теплых температур высота снежного покрова редко превышает 1–2 фута, и он сконцентрирован в горах. Среднемесячные температуры колеблются от низких +0,5°C в феврале до высоких +10,7° в августе. Самая высокая температура, зарегистрированная на Адаке, составляет +23,8°C (август 1956 г.), а самая низкая -16°C (январь 1963 г. и февраль 1964 г.) (City of Adak, 2023).

Гидрология поверхностных вод северной части острова Адак характеризуется короткими ручьями с крутым уклоном, стекающими радиально с вершин Моффетт,

Адагдак и других возвышенностей. Многолетний сток поддерживается за счет таяния снега в горах и просачивания воды из неглубоко залегающих поверхностных грунтов. Вдоль ручьев расположены многочисленные озера и отложения (City of Adak, 2023).

Результаты радиоуглеродного датирования материала приведены согласно работе Ногучи с соавт. (Noguchi et al., 2018). Согласно модели роста торфяника (Смышляева, 2022), формирование отложения началось около 11000 л.н., а средняя скорость роста составила 0,21 мм/год.

Таблица 2.2. Радиоуглеродные даты торфяного отложения на острове Адак (по: Смышляева, 2022).

Лабораторный номер	Глубина, см	Радиоуглеродный возраст, л.н.	Калиброванный возраст, л.н.	
			медиана	медиана±2σ
ИЭМЭЖ-1306	64-60	2760±90	2940	3175-2770
ИЭМЭЖ-1307	81-69	3120±90	3260	3855-3045
ИЭМЭЖ-1304	98-86	2890±100	3790	4500-3335
NUTA2-10966	101-100	4150±30	4625	4785-4435
ИЭМЭЖ-1308	120-110	4160±140	5140	5635-4795
ИЭМЭЖ-1303	140-135	5110±160	6040	6505-5675
NUTA2-10967	151-150	6040±30	6895	7045-6770
ИЭМЭЖ-1268	190-185	8660±90	9585	9750-8250
ИЭМЭЖ-1302	250-245	8660±160	9870	10170-9555
ИЭМЭЖ-1309	265-260	8700±200	10200	10890-9830

Материалом с о. Адак послужила колонка торфяных отложений под лабораторным названием 6/97. Нами были получены 40-285 см колонки, для изучения было отобрано 20 образцов с интервалами 10 см. Мощность каждого отобранного образца составила 5 см. Всего изготовлено 20 постоянных препаратов диатомовых водорослей.

2.3. Остров Карлайл, торфяное отложение CR-03

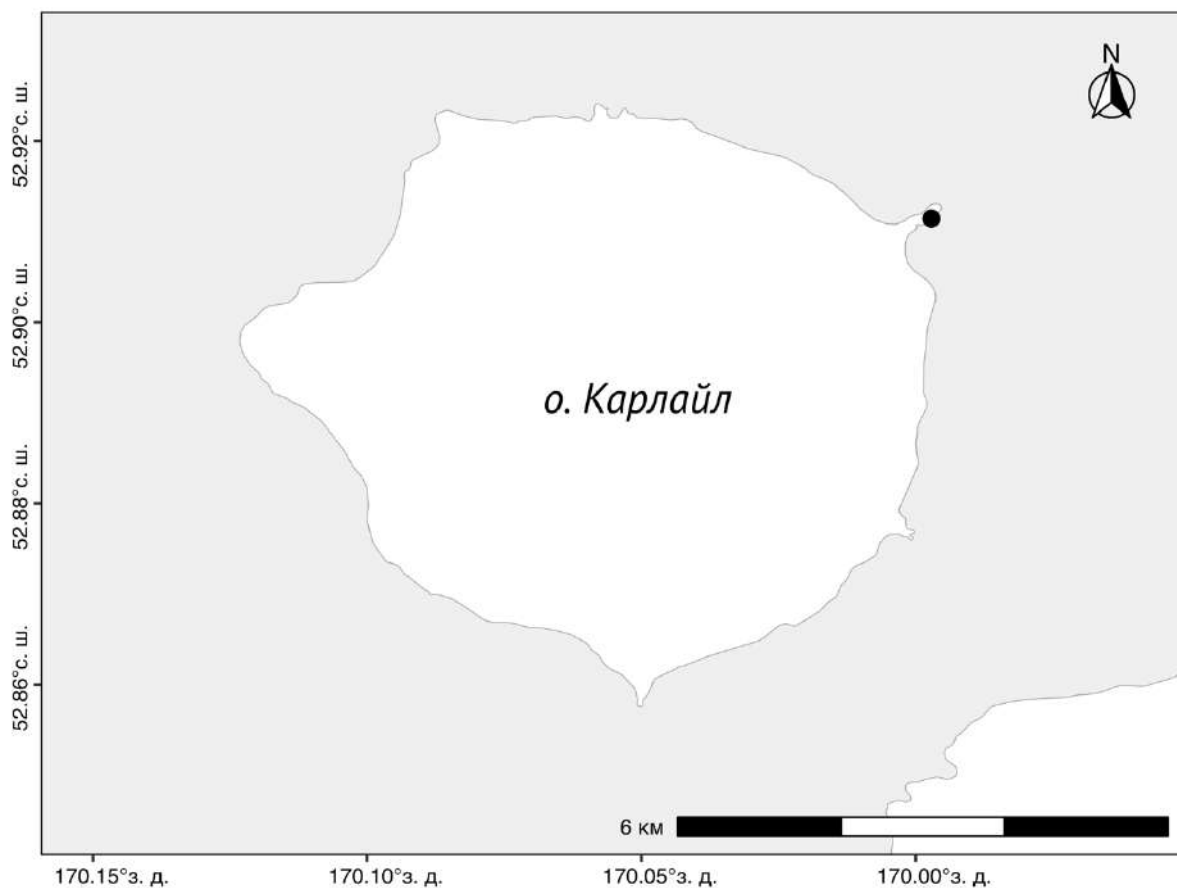


Рисунок 2.4. Остров Карлайл, точкой отмечено местоположение торфяного отложения CR-03.

Остров Карлайл ($52^{\circ}51'–52^{\circ}55'$ с.ш., $170^{\circ}07'–169^{\circ}59'$ з.д.) – один из островов в составе группы Четырехсopочных островов. Как и остальные острова в группе, Карлайл является стратовулканом, высотой около 1620 м. Последнее известное извержение одноименного вулкана зафиксировано в 1828 г., предполагаемая эмиссия газа зарегистрирована в 1987 г. (Global Volcanism Program, 1987). Общая площадь острова равна $42,22 \text{ км}^2$, общая длина береговой линии составляет 30,57 км (Lui et al., 2018).

Согласно данным, полученным метеостанцией на о. Умнак, расположенном практически в 100 км от о. Карлайл, среднегодовая максимальная температура составляет $+6,6^{\circ}\text{C}$, среднегодовая минимальная $+1,3^{\circ}\text{C}$, а среднее количество осадков, выпадающих за год, составляет 1067,3 мм (Western Regional Climate Center, 2023).

Наиболее древние из археологических памятников, обнаруженных на Четырехсopочных островах, имеют возраст около 3800 л.н. (Hatfield et al., 2019; West et al., 2019), однако более древние могли быть в процессе эрозии берегов (Persico et al., 2019). В памятниках обнаружены многочисленные орудия, остатки беспозвоночных животных, а

также кости морских млекопитающих, птиц и рыб. Таким образом, начиная с 3800 л.н. и раньше люди могли вести активную охоту на морских птиц, менять их численность и влиять на их колонии (Kuzmicheva et al., 2019).

Материалом для исследования послужила колонка торфяного отложения CR-03, сформированного на лавовом мысу северо-восточной части острова, где образовалась защищенная камнями бухта. Материал отобран в ходе археологической экспедиции в 2015 году сотрудниками лаборатории Исторической экологии ИПЭЭ РАН. Для данного торфяного отложения имеются радиоуглеродные датировки и полевое описание (Kuzmicheva et al., 2019), построена модель роста торфяника (Смышляева, 2022). Формирование торфяного отложения началось около 7300 л.н., средняя скорость формирования составляла 0,47 мм/год.

Таблица. 2.3. Радиоуглеродные даты торфяного отложения CR-03 (остров Карлайл) (по: Kuzmicheva et al., 2019).

Лабораторный номер	Глубина, см	Радиоуглеродный возраст, л.н.	Калиброванный возраст, лн	
			медиана	медиана $\pm 2\sigma$
IAAA-160136	57-56	895 ± 25	830	940-755
IAAA-160137	79-78	1150 ± 25	1140	1420-1030
IAAA-160138	97-96	2030 ± 25	1970	2070-1850
IAAA-160139	135-134	2540 ± 25	2740	3071-2540
IAAA-160140	210-209	4240 ± 25	4765	4825-4300
IAAA-160141	318-317	6030 ± 30	6910	7210-6810

2.4. Остров Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

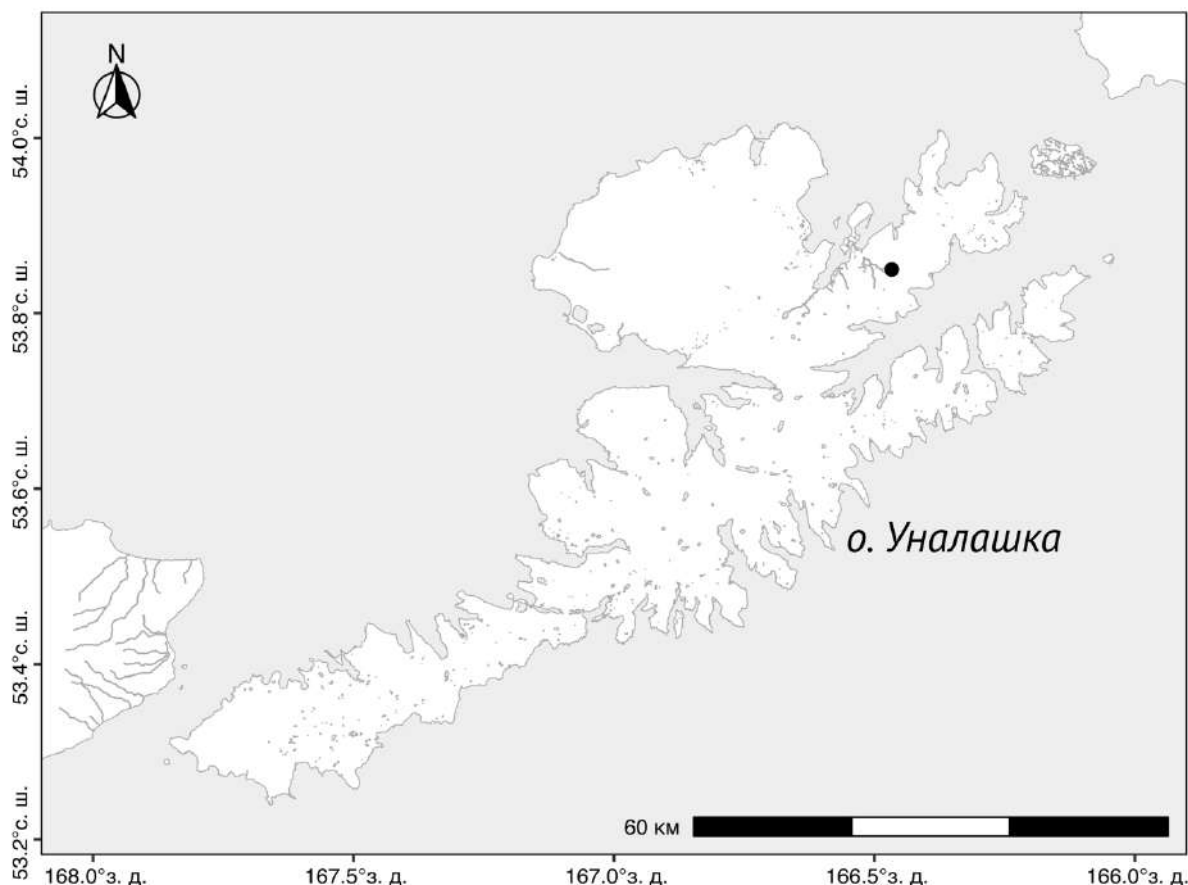


Рисунок 2.5. Остров Уналашка, точкой отмечено местоположение торфяного отложения Илиулиук.

Остров Уналашка ($53^{\circ}13' - 54^{\circ}1'$ с.ш., $167^{\circ}51' - 166^{\circ}12'$ з.д.) является вторым по величине островом в группе Лисьих островов. Длина острова составляет почти 128 км, ширина – 56 км. Общая площадь острова насчитывает 2724 км^2 , а общая протяженность береговой линии составляет 1063 км. Большая часть острова покрыта горами, а береговая линия глубоко изрезана бухтами и полуостровами. На северной дуге острова расположен действующий вулкан Макушин, образующий широкий, покрытый ледником, усеченный конус, возвышающийся над уровнем моря на 2036 м и являющийся самой высокой точкой острова (Drewes, 1961). Среднегодовая максимальная и минимальная температура, зарегистрированная на Уналашке, составляет $+5^{\circ}\text{C}$ и $+2,6^{\circ}\text{C}$ соответственно. Среднегодовое количество осадков составляет 1458 мм (Talbot et al., 2010). Остров богат водоемами, водотоками и подземными пресными водами, которые являются основными источниками питьевой воды для населения (Lemke, Vanderpool, 1995). Согласно археологическим данным, заселение о. Уналашка древними людьми произошло более 7000 л.н. (Knecht, Davis, 2001; 2008).

Материал с о. Уналашка был представлен торфяным отложением, отобранным на берегу ручья Илиулиук (53° 51' с.ш., 166° 28' з.д.). Удаленность отложения от берега составляет около 3,7 км. Материал отобран в 2018 г. сотрудниками Лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН. Общая мощность колонки составила 187 см. Для торфяного отложения имеются полевое описание, радиоуглеродные датировки, построена модель роста (Смышляева, 2022). Согласно полученным данным, торфяное отложение начало формироваться более чем 10300 л.н., при этом, можно выделить этапы с разной скоростью формирования. Средняя скорость накопления торфа за все время составляла около 0,18 мм/г.

Таблица 2.4. Радиоуглеродные даты торфяника Илиулиук (остров Уналашка) (по: Смышляева, 2022).

Лабораторный номер	Глубина, см	Радиоуглеродный возраст, л.н.	Калиброванный возраст, л.н.	
			медиана	медиана $\pm 2\sigma$
Beta-444884	26-24	160 \pm 30	325	645-170
IAAA-160863	33-30	1000 \pm 39	1015	1275-875
IAAA-170151	41-39	1555 \pm 20	1515	1605-1420
IAAA-160864	43-40	1620 \pm 20	1560	1670-1475
Beta-444885	61-59	1840 \pm 30	1845	2385-1735
Q30-UNA-90	91-90	3297 \pm 29	3655	4160-3530
Q36-UNA-101	102-101	4382 \pm 29	4960	5175-4885
Q33-UNA-120	121-120	4709 \pm 29	5405	5590-5340
IAAA-170153	143-141	7015 \pm 25	5720	5875-5520
Q28-UNA-148	149-148	5145 \pm 32	5975	6265-5835
Q32-UNA-159	160-159	5769 \pm 40	6745	7790-6565
Q39-UNA-175	176-175	9430 \pm 37	9355	10190-7855

IAAA-170152	190-188	9190 ± 30	10390	10890-10270
-------------	---------	-----------	-------	-------------

Для изучения диатомовых водорослей торфяного отложения Илиулиук, мы получили отобранные с интервалами через 5 см образцы, мощностью по 1 см. В результате обработки материала изготовлено 53 постоянных препарата диатомовых водорослей.

Помимо материала торфяного отложения, в наше распоряжение были переданы образцы, отобранные из 11 современных водных объектов (рис.2.5), представленных водоемами разного типа. Описание мест и типов образцов приведено в Таблице 2.5.

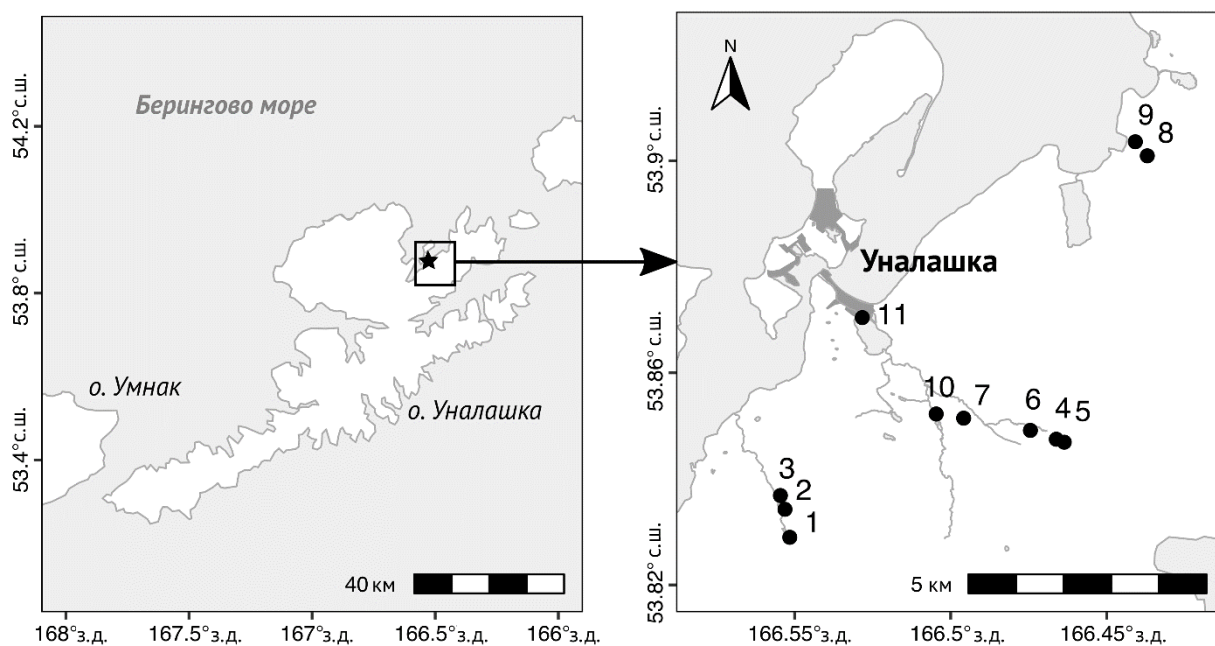


Рисунок 2.6. Расположение о. Уналашка и г. Уналашка на острове. Точками отмечены места сбора проб из современных водоемов и водотоков.

Таблица 2.5. Координаты точек отбора материала для исследования современных диатомовых водорослей на о. Уналашка.

Номер образца	Координаты		Описание	Тип образца
	с.ш.	з.д.		
1	53.82898	166.55154	водохранилище в верховьях ручья Icy Creek	соскоб с камней
2	53.83426	166.55309	лужа ниже водохранилища ручья Icy Creek	донные осадки

3	53.83686	166.55455	лужа ниже водохранилища ручья Icy Creek	донные осадки
4	53.84748	166.46617	пруд на тропе на залив Бивер (Beaver Inlet)	планктон
5	53.84692	166.46361	пруд на тропе на залив Бивер (Beaver Inlet)	донные осадки
6	53.84914	166.47446	пруд рядом с ручьем Илиулиук	донные осадки
7	53.85145	166.49585	пруд рядом с ручьем Илиулиук	донные осадки
8	53.90093	166.43701	пруд по пути к бухте Моррис (Morris Cove)	донные осадки
9	53.90358	166.44084	пруд рядом с бухтой Хампи (Humpy Bay)	донные осадки
10	53.85224	166.50465	озеро в г. Уналашка	донные осадки
11	53.87042	166.52832	оз. Уналашка	соскоб с камней

Из этих проб для изучения современной диатомовой флоры о. Уналашка было приготовлено 11 постоянных препаратов диатомовых водорослей.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Аннотированный список всех обнаруженных видов, разновидностей и форм с указанием их таксономического положения приведен в Приложении 1. Фотографии створок диатомовых водорослей, встреченных в изученных материалах, и полученных методами световой и сканирующей электронной микроскопии, представлены на фототаблицах, собранных в Томе 2 диссертационной работы.

Далее будут приведены результаты таксономического, статистического и диатомового анализа отдельно для каждого из изученных островов.

3.1. Остров Шемья, торфяное отложение Макдоналд Поинт

3.1.1. Таксономический анализ

В результате исследования во всех 76 образцах было обнаружено **80** таксонов диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов (из них 19 таксонов идентифицированы только до уровня рода). Таксоны принадлежат к **34** родам, **22** семействам, **11** порядкам и **3** классам (по Guiry & Guiry, 2023). Из них, к центрическим диатомовым водорослям относится 2 рода (*Arachnoidiscus* и *Aulacoseira*) с 4 видами; к бесшовным пеннатным – 9 видов и разновидностей, относящихся к 5 родам (*Fragilaria*, *Pseudostaurosira*, *Staurosirella*, *Staurosira* и *Stauroforma*); к шовным пеннатным – 51 таксон видового и внутривидового рангов, относящийся к 24 родам (рис. 3.1.1, Приложение 1).

Таким образом, наибольшее число таксонов отмечено в группе шовных пеннатных, наименьшее – в группе центрических диатомей. Наибольшее число видов и разновидностей относится к классу Bacillariophyceae (75), порядку Naviculales (42), семейству Pinnulariaceae (15) (Приложение 1).

Анализируя общее число встреченных во всех образцах таксонов, можно сказать, что роды *Pinnularia*, *Eunotia* и *Cocconeis* демонстрируют наибольшее видовое богатство. В роде *Pinnularia* отмечено 15 видов, в роде *Eunotia* – 6, в роде *Cocconeis* – 5.

Хотелось отметить, что из отложения с о-ва Шемья нами был описан новый для науки вид рода *Pinnularia* (см. Приложение 1, 3). Для вида было предложено название *Pinnularia arkadii*, этот таксон был назван в честь А.Б. Савинецкого, возглавлявшего работы по отбору колонок (Nerlyukhina et al., 2018). Подробное описание данного таксона приводится в главе 3.3.1



Рисунок 3.1.1 Процентное соотношение морфологических групп диатомовых водорослей в торфяном отложении МакДоналд Поинт с о. Шемья.

3.1.2. Анализ динамики диатомового сообщества

На основании послонной динамики численности створок диатомовых в отложении, нами проведен стратиграфический анализ, позволивший выявить отдельные временные зоны, отличные по видовому составу и видам-доминантам (Рис. 3.1.2). По всей мощности колонки были выделены четыре интервала с отсутствием диатомовых водорослей или створками, встреченными единично. Это интервалы 6–65 см, 75–144 см, 164–235 см и 245–265 см. Их возраст 24–558 л.н., 740–1694 л.н. 2198–3801 л.н. и 3929–4598 л.н. соответственно. Отсутствие створок, вероятнее всего, связано с тем, что выделенные интервалы литологически представляют собой слои песка.

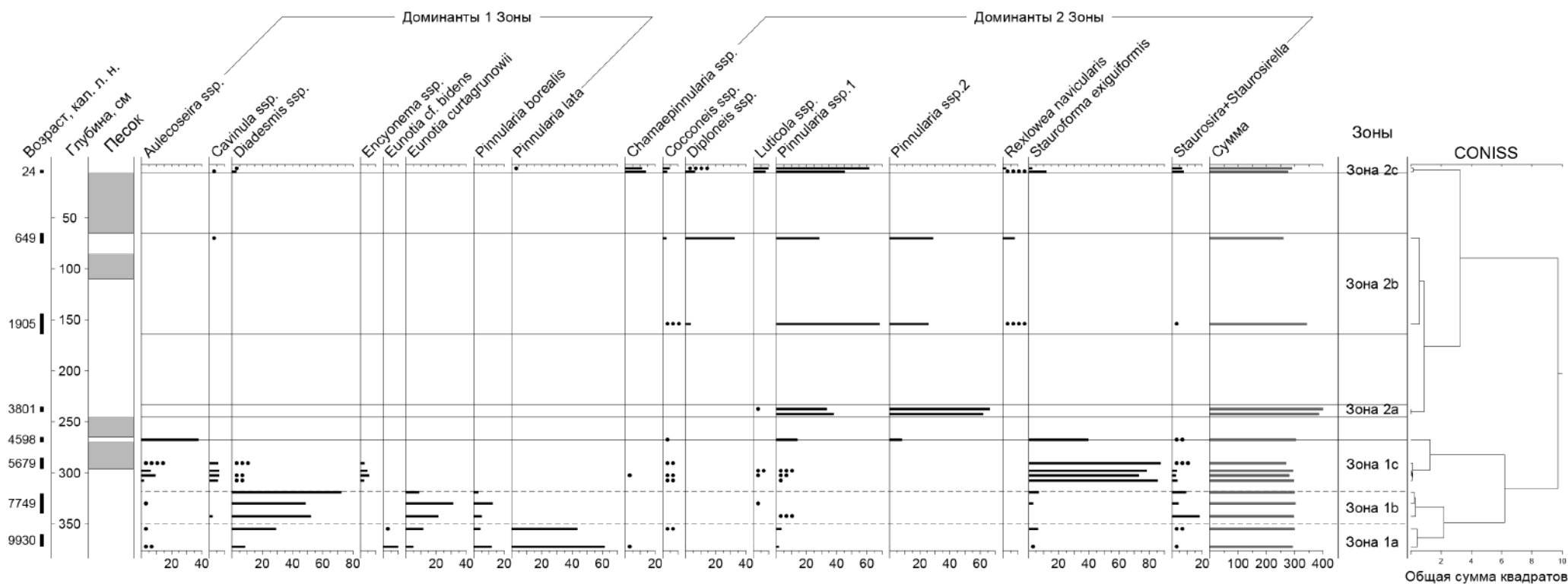


Рисунок 3.1.2. Диаграмма послойного распределения диатомовых водорослей в колонке торфяного отложения МакДоналд Поинт, о. Шемья. На диаграмме отражены только те таксоны, чье обилие составило >1,5% от общей численности. Горизонтальные пунктирные линии маркируют отдельные выделенные подзоны, горизонтальные цельные линии маркируют выделенные зоны. Справа на диаграмме представлена кластеризация слоев, проведенная по методу CONISS

Четкое различие видового состава обнаруженных в отложении створок позволило выделить нам две крупные зоны (рис.3.1.2).

Первая зона (**Зона 1**) охватывает период времени с ~9500 л.н. до 4500 л.н. и разбивается на 3 подзоны (1a, 1b и 1c. Доминирующими таксонами в этой зоне являются представители родов *Aulacoseira*, *Diademsis*, и *Eunotia*, виды *Pinnularia borealis*, *Pinnularia lata* и виды родов *Staurosira* и *Staurosirella*.

Подзона 1a (интервал 350–385 см.) характеризуется наличием встреченных только в этом интервале видов *Pinnularia lata* и *Eunotia bidens*, которые являются примечательными маркерами данной зоны, причем створки этих видов многочисленны, а концентрация створок уменьшается при движении вверх по слою. Кроме того, отмечено наличие *Eunotia curtagrunowii*, *Pinnularia borealis*, *Stauroforma exiguiformis* и видов рода *Diademsis*.

Подзона 1b (интервал 318–350 см). В данном интервале наблюдается увеличение числа створок *Pinnularia borealis* и *Eunotia curtagrunowii* и доминирование комплекса видов рода *Diademsis*. Появляются эпифитные формы, представленные видами рода *Cavinula*, *Staurosira* и *Staurosirella*, а также видом *Stauroforma exiguiformis*. При движении вверх по интервалу число створок эпифитных форм уменьшается, а число створок представителей рода *Diademsis*, предпочитающего наземные местообитания, увеличивается, достигая своего максимума. Створки *Aulacoseira* отмечены единично.

В **Подзоне 1c** (интервал 265–318 см) наблюдается заметное увеличение числа створок *Aulacoseira*. Наряду с этим, основу диатомовой ассоциации данной зоны составляют *Stauroforma exiguiformis* и представители рода *Cavinula* (в основном *C. cocconeiformis* f. *elliptica* и *C. davisiae*) и *Encyonema* (*E. silesiacum* и *E. minutum*). Однако к верхушке интервала наблюдается появление комплексов видов рода *Pinnularia*, (включающих в себя преимущественно виды *P. intermedia*, *P. incostans* и *P. arkadii*).

Интервал между Зонами 1 и 2 (245–265 см) представлен слоем песка, в котором створки диатомовых отмечены единично.

Доминирующими таксонами **Зоны 2** являются два различающихся по экологии комплекса видов рода *Pinnularia*. Зона 2 разбивается на три подзоны (Подзона 2a, b и c).

Подзона 2a (интервал 235–245 см). На этом этапе развития водоема происходит резкая смена видового состава и структуры диатомовых комплексов. Исчезают все виды, встречаемые в большом количестве в нижележащих зонах. Абсолютными доминантами становятся виды *Pinnularia islandica*, *Pinnularia incostans*, *Pinnularia intermedia*.

В интервале между Подзонами 2a и 2b (164–235 см) створки диатомовых отсутствовали или были представлены единичными обломками.

Подзона 2b (интервал 65–164 см) включает в себя интервал с отсутствием створок (75–144 см), однако сходство видового состава позволило выделить слои выше (65–75 см) и ниже (144–164 см) от пустого интервала в единую диатомовую зону. Зону характеризует наличие таких доминантов, как *Pinnularia islandica*, *P. viridiformis*, *P. inconstans*, причем число их створок начинает уменьшаться при движении от подошвы к крыше интервала. Наряду с этим среди доминантов отмечены представители рода *Diploneis* (*D. krammeri*, *D. ovalis*).

Интервал (6–65 см) представляет собой мощный слой песка, являющийся, по всей вероятности, наносом с береговой линии. Створки диатомовых водорослей не обнаружены.

Подзона 2c (0–6 см) характеризуется общим увеличением числа видов, а также присутствием в числе доминантов *Pinnularia lagerstedtii*. Обилия достигают и виды рода *Chamaepinnularia* (*C. krookii* и *C. krookiiformis*), населяющие влажные и аэрируемые местообитания, и виды из рода *Luticola* (*L. arctica* и *L. cf. mutica*). Снова можно отметить присутствие створок видов рода *Staurosira* и *Staurosirella*.

3.1.3. Статистический анализ

После получения списка видов и послойного учета створок диатомовых водорослей отложения МакДоналд Поинт, нами были выделены слои с полным отсутствием створок (пустые), представленные отчасти слоями песчаных наносов. Такие слои не включались в дальнейший анализ. В некоторых слоях нами было насчитано менее 100 створок. В таком случае, бедные створками соседние слои, сходные по видовому составу, мы объединяли в единый интервал. После подобного объединения "бедных" слоев и исключения пустых, было получено 16 комбинированных слоев-интервалов. Данные о времени, охватываемом этими слоями, а также рассчитанные данные о среднем уровне содержания изотопов азота и степени разложения материала, приведены в таблице 3.1.1. Глубина, возраст, значение содержания азота и степень разложения материала рассчитывались как средние для всех исходных слоев, включенных в интервал.

Таблица 3.1.1. Список слоев, включенных в статистический анализ материала торфяного отложения МакДоналд Поинт, и их характеристики. Прочерки в ячейках маркируют отсутствие информации.

Номер слоя п/п	Слой, см	Глубина, см	Возраст (кал. л. н.)	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	Степень разложения растительн	Индекс Шеннона

					БХ остатков, %	
1	0-3	1.5	16	2.0	–	1,36
2	3-6	4.5	41	0.5	–	1,74
3	65-75	70.0	678	2.7	31.6	1,39
4	144-164	154	1993	4.1	19.5	0,84
5	235-240	237.5	3876	14.2	59.9	0,65
6	240-245	242.5	3999	14.1	51.9	0,66
7	265-270	267.5	4756	8.2	10.7	1,26
8	285-296	290.5	5928	NA	–	0,57
9	296-300	298.0	6283	4.7	–	0,87
10	300-305	302.5	6544	NA	–	1,03
11	305-310	307.5	6799	NA	4	0,65
12	318-320	319.0	7393	0.8	14.6	0,96
13	320-340	330.0	7848	0.4	13.6	1,25
14	340-345	342.5	8358	0.0	12.5	1,26
15	350-360	355.0	8834	-0.5	25.7	1,50
16	360-385	372.5	9330	-0.7	16.2	1,30

Большинство выявленных в материале видов диатомовых водорослей являются широко распространёнными таксонами, что позволило нам использовать данные об их экологических предпочтениях (Van Dam et al., 1994; Spalding, 2023; Guiry, Guiry, 2023, Lange-Bertalot, 2000). Таксоны, включенные в анализ, отбирались и группировались по следующей схеме: (1) обильные виды-индикаторы со специфической экологией включались как отдельные таксоны; (2) экологически близкие виды из одних и тех же родов объединялись на родовом уровне и в одном случае (близкие роды *Staurosira* и *Staurosirella*) в искусственную надродовую группу; (3) редкие таксономические группы, для которых было обнаружено меньше 30 створок по всей глубине отложения, исключались из анализа.

В результате в анализ вошли 17 групп таксонов и групп таксонов (6 отдельных видов, 10 групп родового уровня и 1 надродовая группа (табл. 1, рис. 2)).

Таблица 3.1.2. Выделенные для статистического анализа группы диатомовых водорослей торфяного отложения МакДоналд Поинт с описанием их аутэкологии.

Таксономические группы		Ауэтекология		
Объединенные группы	Таксоны, включенные в объединенные группы	Среда обитания	Экологическая группировка	Особенности вод, предпочитаемых для обитания
<i>Aulacoseira</i> spp.	<i>Aulacoseira canadensis</i> , <i>A. crassipunctata</i> , <i>A. italica</i>	Пресноводные	Бентосные, планктонные	Слегка подкисленные воды
<i>Cavinula</i> spp.	<i>Cavinula cocconeiformis</i> , <i>C. cocconeiformis</i> f. <i>elliptica</i> , <i>C. davisiae</i>	Пресноводные, наземные	Бентосные	Олитотрофные, слегка подкисленные воды с низкой электропроводностью
<i>Chamaepinnularia</i> spp.	<i>Chamaepinnularia krookii</i> , <i>C. krookiiformis</i>	Пресноводные, солоноватоводные, наземные	Бентосные	
<i>Cocconeis</i> spp.	<i>Cocconeis</i> cf. <i>californica</i> , <i>Cocconeis</i> cf. <i>islandica</i> , <i>Cocconeis</i> cf. <i>scutellum</i> s.l., <i>Cocconeis costata</i> , <i>Cocconeis placentula</i> s.l.	Морские, пресноводные	Эпифитные	
<i>Diadasmus</i> spp.	<i>Diadasmus mochalovae</i> , <i>D. laevissima</i> (= <i>Humidophila laevissima</i>)	Пресноводные, наземные	Бентосные	Сфагновые подушки, кислые холодные воды с низкой минерализацией
<i>Diploneis</i> spp.	<i>Diploneis krammeri</i> , <i>D. ovalis</i> , <i>D. pseudovalis</i>	Пресноводные, наземные	Бентосные	Воды с низкой щелочностью, слегка подкисленные воды
<i>Encyonema</i> spp.	<i>Encyonema silesiacum</i> , <i>E. minutum</i>	Пресноводные, морские, наземные	Бентосные	Околонеутральные воды
<i>Luticola</i> spp.	<i>Luticola arctica</i> , <i>L. cf. mutica</i>	Пресноводные, наземные	Бентосные	

<i>Pinnularia</i> spp.1	<i>Pinnularia arkadii</i> , <i>P. intermedia</i> , <i>P. lagerstedtii</i> , <i>P. pseudoparva</i>	Пресноводные, наземные	Бентосные	Слегка подкисленные воды с низкой электропроводностью
<i>Pinnularia</i> spp.2	<i>Pinnularia inconstans</i> , <i>P. cf. islandica</i>	Пресноводные	Бентосные	
<i>Staurosira</i> spp. + <i>Staurosirella</i> spp.	<i>Staurosira construens</i> , <i>S. construens</i> var. <i>exigua</i> , <i>S. construens</i> var. <i>venter</i> , <i>Staurosirella laponica</i> , <i>S. martyi</i> , <i>S. minuta</i>	Пресноводные	Бентосные, планктонные, эпифитные	
Отдельные виды		Ауэкология вида		
<i>Eunotia bidens</i>		Пресноводный		Кислые воды с низкой электропроводностью
<i>Eunotia curtagrunowii</i>		Пресноводный, наземный	Бентосный	Холодные, кисные воды с низкой электропроводностью
<i>Pinnularia borealis</i>		Пресноводный, наземный	Бентосный	Холодные, олиготрофные воды
<i>Pinnularia lata</i>		Пресноводный, наземный	Бентосный	Холодные, олиготрофные воды
<i>Rexlowea navicularis</i>		Пресноводный	Бентосный	Холодные, олиготрофные, кислые воды
<i>Stauroforma exiguiiformis</i>		Пресноводный	Эпифитный	Околонеитральные воды

Для описания динамики диатомового сообщества мы оценили таксономическое разнообразие и относительную численность 17 таксономических групп, включенных в анализ, для каждого из 16 слоев. В качестве меры таксономического разнообразия использовался индекс разнообразия Шеннона (H') (Snannon, 1948). Относительное обилие таксономических групп оценивали как количество створок каждой группы, деленное на

общее количество створок всех таксонов, обнаруженных в слое. Последнее варьировало незначительно (от 300 до 306), что позволило получить адекватные сопоставимые оценки относительного обилия таксонов в разных слоях. Для снижения размерности корреляционных показателей относительного обилия 17 таксонов был использован метод главных компонент (principal component analysis).

И компоненты, и коэффициент Шеннона (H') имели нормальное распределение, согласно тесту Шапиро-Уилка ($p > 0,05$) и использованы для построения обобщенных линейных моделей (GLM) в качестве зависимых переменных для оценки влияния на их изменение таких факторов, как: возраста слоя, содержание азота и степень разложения растительных остатков в материале.

Динамика выбранных нами факторов с течением времени отражена на рисунке 3.1.3. Скорость разложения сильно колебалась во времени (от 4 до 60%). Значения скорости разложения, колебавшиеся в диапазоне 4–25,7% до смены зон, достигли максимума примерно на глубине 265 см (~4800 л. н.) (рис. 3а). Затем скорость разложения снизилась, не достигнув минимальных значений, но остановившись на уровне 20–31%. Данные о скорости разложения в двух верхних слоях (0–6 см) отсутствуют.

Тяжелые изотопы азота начали накапливаться в слоях отложений в ~8800 л. н. (~350 см), а пик концентрации отмечен в период ~3900-3800 л.н. (235–245 см). Затем концентрация быстро уменьшилась (более чем в три раза к 2000 л.н.) и продолжала постепенно снижаться практически до нуля к настоящему времени. Для некоторых слоев данные по содержанию азота отсутствуют - они представлены сплошными песчаными прослойками с крайне низкой концентрацией органического вещества (слои 285–296, 300–305, 305–310 см).

Значение индекса Шеннона также значительно изменялось с течением времени – от 0,1 до 2,5. При этом стоит отметить высокие значения индекса в самом начале существования сообщества (~8900 л.н.), падение значений в период с 8000 до 4500 л.н., а затем постепенный рост до самых высоких значений в последние 100 лет существования отложения.

Индекс разнообразия Шеннона (H') сильно изменялся в зависимости от возраста слоя – от 0,57 до 1,7, не имея линейной временной тенденции ($R^2 = 0,02$; $F_{1,14} = 0,3$; $p = 0,6$). Разнообразие диатомей было наибольшим в самом нижнем и самом верхнем слоях ($H' = 1,30$ – $1,50$ для 350–385 см, ~8700-9500 л. н., и $H' = 1,36$ – $1,74$ для 0–6 см, интервала, охватывающего период времени от 25 л.н до настоящего. Наименьшее разнообразие диатомей отмечено в слоях 285-310 см (5600–6600 л.н.) и 235–245 см (3800-3900 л.н.).

Самый поздний минимум значения индекса Шеннона были отрицательно связаны с $\delta^{15}\text{N}$ ($R^2 = 0,52$, наклон = $-0,72 \pm 0,21$, $F_{1,11} = 11,9$, $p < 0,01$), но не были связаны со скоростью разложения ($R^2 = 0,14$; $F^{1,9} = 1,43$; $p = 0,26$).

В результате применения метода главных компонент мы выявили первые три главные компоненты (ГК), в сумме объясняющие 65,8% общей изменчивости обилия таксонов (табл. 3.1.3).

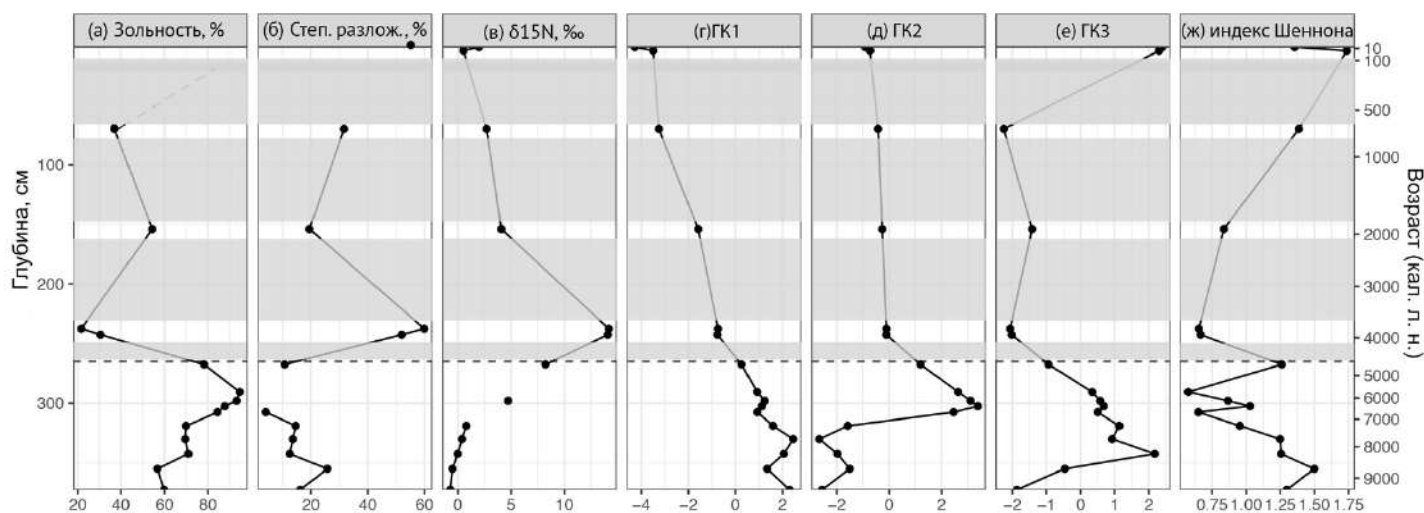


Рисунок 3.1.3. Динамика факторов среды и главных компонент с течением времени в торфяном отложении МакДоналд Поинт.

Таблица 3.1.3. Вклад выделенных главных компонент в общую изменчивость обилия диатомовых водорослей в отряном отложении МакДоналд Поинт.

Компонента	Собственное значение	Объясненная изменчивость (%)
1	4,60	27,0
2	3,97	23,4
3	2,605	15,3
Общая изменчивость		65,8

Анализ вклада каждого таксона на каждую из компонент (рис. 3.1.4, табл. 3.1.4) позволил интерпретировать экологическое значение выделенных компонент. Распределение таксонов и таксономических групп в пространстве первой и второй выделенной главной компоненты представлено на рисунке 3.1.4.

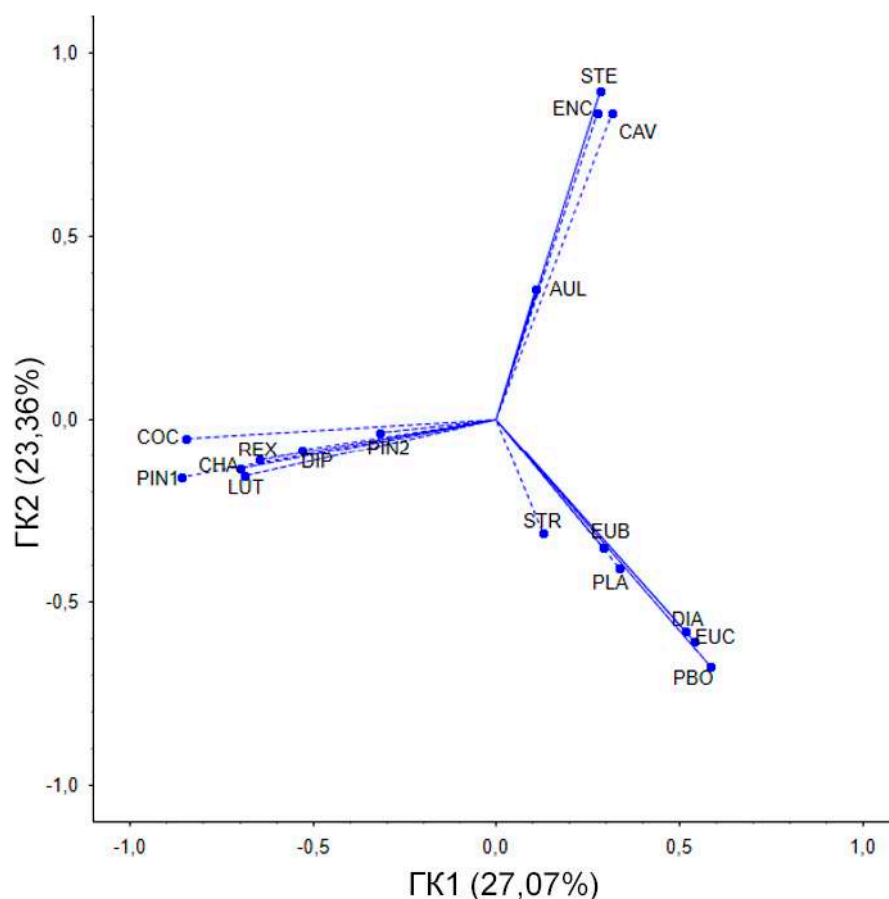


Рисунок 3.1.4. Распределение таксономических групп в пространстве двух первых главных компонент (ГК1 и ГК2). AUL – *Aulacoseira* ssp., CAV – *Cavinula* ssp., CHA – *Chamaepinnularia* ssp., COC – *Cocconeis* ssp., DIA – *Diadесmis* ssp., DIP – *Diploneis* ssp., ENC – *Encyonema* ssp., EUB – *Eunotia* cf. *bidens*, EUC – *Eunotia curtagrunowii*, LUT - *Luticola* ssp., PBO – *Pinnularia borealis*, PLA – *Pinnularia lata*, PIN1 – *Pinnularia* ssp.1, PIN2 – *Pinnularia* ssp.2, REX – *Rexlowea navicularis*, STE – *Stauroforma exiguiformis*, STR – *Staurosira* + *Staurosirella*.

Таблица 3.1.4. Факторные нагрузки (на основе корреляций переменных с компонентами) для первых трех компонент. Цветным шрифтом выделены случаи умеренных (оранжевый) или сильных (красный) корреляций.

Группы и таксоны	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3
<i>Aulecoseira</i> ssp.	0.109286	0.357456	-0.109785
<i>Cavinula</i> ssp.	0.316747	0.834944	0.268195
<i>Chamaepinnularia</i> ssp.	-0.689072	-0.154007	0.560763

<i>Cocconeis</i> ssp.	-0.846960	-0.049868	0.366093
<i>Diadesmis</i> ssp.	0.514803	-0.579199	0.385349
<i>Diploneis</i> ssp.	-0.531400	-0.084557	-0.308239
<i>Encyonema</i> ssp.	0.277334	0.837215	0.191758
<i>Eunotia</i> cf. <i>bidens</i>	0.290789	-0.350042	-0.311506
<i>Eunotia curtagrunowii</i>	0.538252	-0.609345	0.318151
<i>Luticola</i> ssp.	-0.699261	-0.134603	0.577798
<i>Pinnularia borealis</i>	0.582730	-0.676911	0.019168
<i>Pinnularia lata</i>	0.336789	-0.409425	-0.304346
<i>Pinnularia</i> ssp.1	-0.858709	-0.160159	-0.120577
<i>Pinnularia</i> ssp.2	-0.319154	-0.035207	-0.684814
<i>Rexlowea navicularis</i>	-0.648883	-0.111437	-0.225580
<i>Stauroforma exiguiformis</i>	0.285110	0.896104	0.199396
<i>Staurosira</i> + <i>Staurosirella</i>	0.126620	-0.311248	0.770299

ГК1 (27% от общей изменчивости) отражает увеличение численности холодолюбивых таксонов, обитающих в хорошо аэрируемых условиях, в водах с низким рН и электропроводностью. Среди ацидофилов это *Eunotia curtagrunowii*, *Pinnularia borealis* и *P. lata*, холодолюбивые наземные виды, которым для формирования створок также необходим кремний, имеющийся в окружающей среде. Кроме того, с ГК1 связано увеличение численности таксонов из родов *Diadesmis* и *Humidophila*, также предпочитающих влажные почвы. Отрицательная связь ГК1 обнаружена с эпифитными представителями *Cocconeis*, аэрофилами *Chamaepinnularia* и *Pinnularia lagerstedtii*. ГК1 сильно и положительно коррелирует с возрастом слоя (поканан значимый отрицательный линейный временной тренд, $R^2 = 0,94$, $F_{1,14} = 220,8$, наклон = $0,97 \pm 0,07$, $p < 0,000001$), слабо отрицательно и незначимо коррелирует со скоростью разложения ($R^2 = 0,27$, $F_{1,9} = 3,26$, $p = 0,1$), и изменялась независимо от $\delta^{15}N$ ($R^2 = 0,04$, $F_{1,11} = 0,4$, $p = 0,5$) (рис. 3.1.5 а, б).

ГК2 (23,4% от общей изменчивости) (рис. 3) связана с увеличением численности бентосных и эпифитных таксонов (*Cavinula* spp., *Encyonema* spp. и *Stauroforma exiguiformis*, табл. 3.1.4). Последние отсутствуют в дистрофных водах, сильно закисленных

неорганическими кислотами. ГК2 также отражает снижение численности холодноводных и ацидофильных таксонов (*Eunotia curtagrunowii* и *Pinnularia borealis*). ГК2 не демонстрирует линейного временного тренда ($R^2 = 0,01$, $F_{1,14} = 0,1$, $p = 0,7$; рис. 3.1.3 д), достигая максимальных значений 5000-7000 л. н., в это время происходит увеличение концентрации азота $\delta^{15}\text{N}$ в среде ($R^2 = 0,27$, $F_{1,11} = 4,0$, наклон = $0,52 \pm 0,26$, $p = 0,07$). Изменение ГК2 также происходило независимо от скорости разложения ($R^2 = 0,0004$, $F_{1,9} = 0,0003$, $p = 0,95$).

ГК3 (15,3% от общей изменчивости) (рис. 3.1.3 е) отражает рост численности створок *Chamaepinnularia* spp., *Luticola* spp., *Staurosira* spp. и *Staurosirella* spp. – таксонов, обитающих на влажной почве и во мхах. Компонента не имеет линейного временного тренда ($R^2 = 0,0001$, $F_{1,14} = 0,002$, $p = 0,97$), достигая максимальных значений 6000-8000 л.н. и в настоящее время, и заметно снижаясь с одновременным увеличением $\delta^{15}\text{N}$ ($R^2 = 0,29$, $F_{1,11} = 4,5$, наклон = $-0,54 \pm 0,25$, $p = 0,057$). ГК сильно и отрицательно связана со скоростью разложения ($R^2 = 0,41$, $F_{1,9} = 6,2$, наклон = $0,64 \pm 0,26$, $p = 0,03$) (рисю. 3.1.5 б).

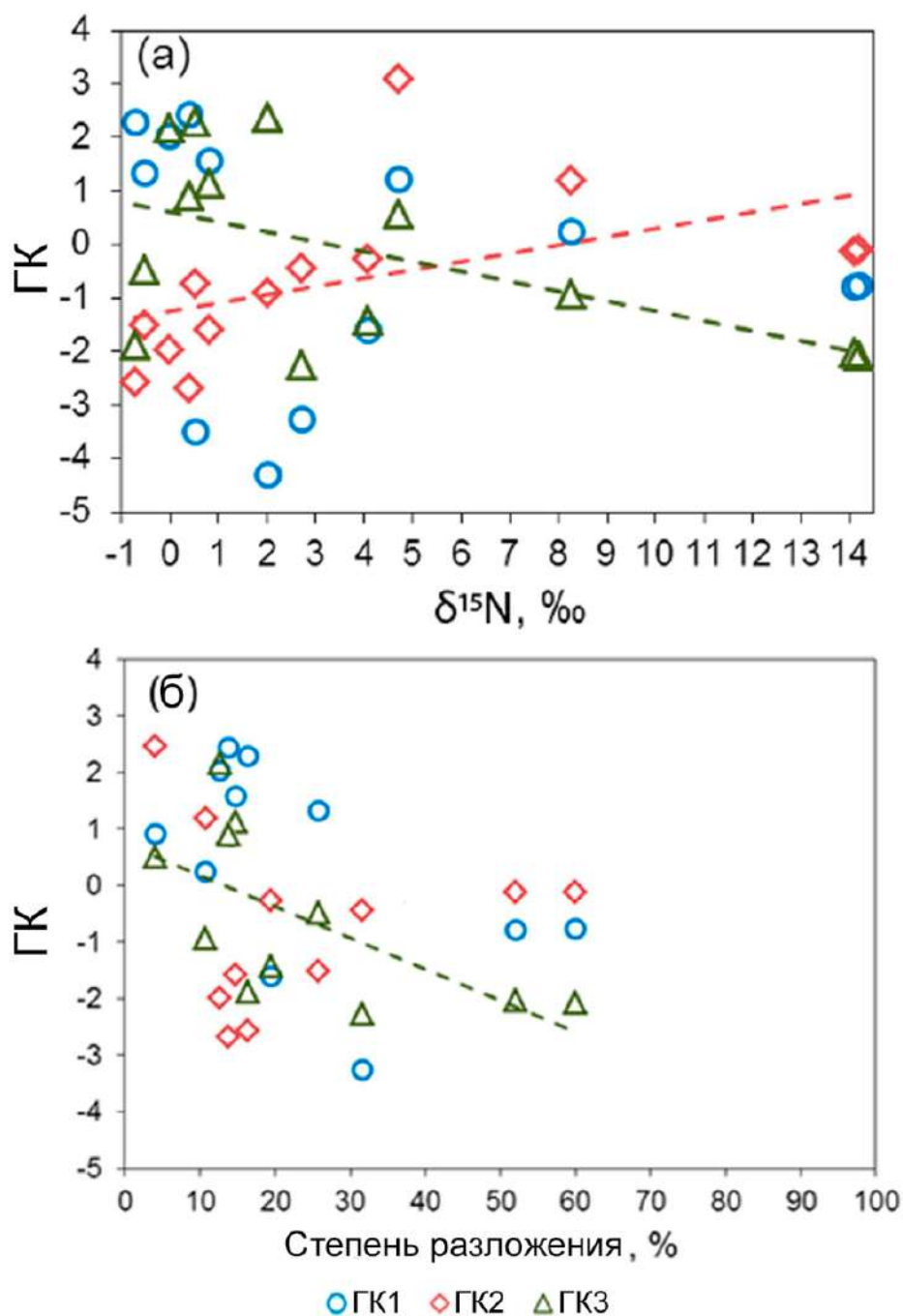


Рисунок 3.1.5. Регрессионные модели, построенные для первых трех главных компонент, $\delta^{15}\text{N}$ и степени разложения материала. Пунктирными линиями обозначены значимые или близкие к значимым связи.

Таким образом, ГК1 ассоциирована с диатомовыми водорослями аэрированных вод с низким уровнем рН и электропроводности, и с наземными таксонами, и это единственная компонента, которая демонстрирует значительный отрицательный линейный временной тренд (рис. 3.1.5а). Створки диатомовых водорослей этих экологических групп были наиболее многочисленны Зоне 1, а затем исчезли. Это может отражать общую тенденцию абиотических изменений, в частности усиление влияния прибрежных условий

(т.е. микроклимата) в результате постепенного продвижения побережья к водоему вследствие глобального повышения уровня моря в голоцене (Murie, 1969). Смещение береговой линии в сторону суши должно приводить к формированию более влажного и мягкого микроклимата по сравнению с суровыми и засушливыми условиями на более ранних этапах развития водоема, когда уровень моря был ниже. Однако следует отметить, что ГК1 незначительно связана со скоростью разложения (рис.3.1.5б), что является возможным индикатором более теплых условий (Gorham, 1991) (рис. 4). Локальный тренд ГК1, по-видимому, обусловлен глобальным влиянием постепенного повышения уровня моря в голоцене на все прибрежные экосистемы, а не на отдельные водоемы. В частности, смена диатомового сообщества, обуславливающая смену зон, согласуется с трансформацией растительности и локального уровня увлажнения (Smyshlyaeva et al., 2021).

ГК2 указывает на резкий рост численности бентосных и эпифитных диатомей ~7000 л. н. (рис. 3), что совпадает по времени с резким изменением структуры сообщества в верхней Зоне 1 (переход от подзоны 1b к подзоне 1c, рис. 4). Затем численность диатомовых водорослей резко снизилась в ~5000 л. н., при следующей смене диатомового сообщества (переход Зона 1 – Зона 2), что позволяет предположить, что период пиковых значений (~7000-5000 л. н.) был временем максимального развития водоема, когда он был относительно глубоким и имел хорошо развитую зону макрофитов. Развитие зоны макрофитов также может указывать на поступление питательных веществ (в том числе азота), необходимых для их роста. Более того, "бентосная и эпифитная" ГК2 демонстрирует положительную (близкую к значимой) корреляцию с $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 5а), а его рост примерно совпадает с началом активного накопления азота – показателя воздействия морских птиц (рис. 3б). Таким образом, развитие эпифитных сообществ может свидетельствовать о привнесении морскими птицами в экосистему дополнительного органического материала и, как следствие, о развитии высших растений за счет сильного увеличения притока питательных веществ. Одновременно с этим избыточный приток азота угнетал сообщество и снижал разнообразие диатомей, о чем свидетельствует отрицательная корреляция между $\delta^{15}\text{N}$ и индексом Шеннона. Разнообразие было самым низким в период пика поступления азота, "бентосно-эпифитный период" истории сообщества (7000-4000 л. н. и высоким до и после этого периода (рис. 3). Усиление влияния колонии морских птиц на диатомовое сообщество после 7000 л.н. может быть связано с продвижением береговой линии в сторону бассейна по мере повышения уровня моря (Savinetsky et al., 2014).

В свою очередь, уменьшение влияния морских птиц (после 4000 л.н.) может быть связано с сокращением колонии морских птиц в связи с колонизацией острова алеутами

(Savinetsky et al., 2014). Таким образом, "бентосный и эпифитный период" истории диатомовых сообществ может быть результатом сочетания абиотических, зоогенных и антропогенных воздействий. ГКЗ (рис. 3е), связанная с обилием диатомей, населяющих влажный грунт и мхи, может обратно пропорционально отражать глубину бассейна. Высокие значения компоненты в нижней части колонки могут свидетельствовать о мелководности водоема, а то и просто о наличии сильноувлажненной почвы на месте существования торфяника, а последующее снижение значений после 7000 л.н., параллельно с резким увеличением "бентосно-эпифитной" ГК2, говорит о развитии водоема.

"Моховая" ГКЗ – единственная из компонент, демонстрирующая отрицательную связь с $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 3.1.5.а), а ее минимум совпадает с максимумом поступления органики, о чем свидетельствует пик значений $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 5а). С другой стороны, ГКЗ отрицательно связана со скоростью разложения, которая может зависеть от температуры (рис. 5б). Увеличение скорости разложения можно объяснить переходом к более прибрежным (мягким) условиям вблизи водоема. Кроме того, ГКЗ связана с увеличением численности эпифитных таксонов. Снижение численности эпифитных и почвенных диатомей после 6000 л.н. и их низкая численность в Зоне 2 также могут свидетельствовать о более влажных условиях, неблагоприятных для почвенных аэрофилов и обитающих в моховых подушках диатомей и связанных со смещением береговой линии в сторону суши.

Присутствие толстых слоев песка в торфянике теоретически может указывать на цунами, которые довольно часто происходят в Алеутском регионе (Mann et al., 1998; Nelson et al., 2015). Однако по всей глубине колонки мы обнаружили только две створки истинно морских видов (*Arachnodiscus* sp. и *Cocconeis* cf. *scutellum* в слое 210–215 см). Столь малое количество морских створок позволяет исключить возможное влияние цунами на динамику изученного диатомового сообщества. Вулканический пепел или другие следы вулканической активности в исследованном торфяном отложении не обнаружены (Savinetsky et al., 2010; Savinetsky et al., 2014; Smyshlyayeva et al., 2021), что позволяет исключить и влияние вулканизма на диатомовые сообщества изученного торфяного отложения МакДоналд Поинт.

3.1.4. Палеореконструкция, основанная на проведенном диатомовом анализе

Основываясь на диатомовом анализе, а также принимая во внимание данные об известном влиянии абиотических факторов, мы предполагаем следующую историю развития водоема, существовавшего в голоцене на месте изученного торфяного отложения МакДоналд Поинт.

Зона 1 (~9500–4700 кал. л.н.). В это время происходят ранние этапы формирования бассейна и затем последующее его наполнение водой и постепенное увеличение его глубины. На протяжении этого времени водоем был пресным, с низкими показателями электропроводности и pH среды. Ранний голоцен является относительно теплым периодом, однако характеризуется более холодными зимами, чем в настоящее время (Kaufman et al., 2016). Этот факт объясняет обилие нескольких холодоустойчивых таксонов в Зоне 1. Диатомовое сообщество **Подзоны 1a** выявляет слабое подкисление водоема и, по-видимому, самые ранние этапы его формирования, поскольку доминирующим здесь является сообщество диатомовых водорослей, характерных для влажных почв и очень неглубоких водоемов (рис. 3.1.2). *Pinnularia borealis* таксон, устойчивый к холоду и пересыханию вид, который может выдерживать понижение температуры до -20 °C (Souffreau et al., 2010). *Pinnularia lata* индикатор вид-индикатор кремнистых вод; его обилие может означать высокую доступность биогенного кремнезема (Schaumburg et al., 2006). Присутствие небольшого количества створок представителей рода *Aulacoseira* (преимущественно *A. canadensis* и *A. crassipunctata*), являющихся планктонными формами, может указывать на увеличение глубины водоема. В общем смысле в этот период времени началось осадконакопление в пресном водоеме.

Створки *Aulacoseira* spp. в подзоне 1b встречаются редко, что, наиболее вероятно, связано с прекращением увеличения глубины. Увеличение обилия эпифитных форм и большое обилие видов рода *Eunotia*, наряду с уменьшением числа наземных диатомовых, свидетельствует о начале процессов заболачивания и понижении значений pH вод. Диатомовая ассоциация **Подзоны 1b** отвечает начальной стадии заболачивания и развития торфяного отложения.

Заметное увеличение числа створок *Aulacoseira* в **Подзоне 1c** указывает на поднятие уровня воды в водоеме. Поскольку данный род с большим обилием встречается во всей подзоне и число встреченных створок увеличивается к крыше зоны, мы предполагаем, что уровень воды в водоеме постоянно увеличивался. В целом, в диатомовых сообществах сфагновых болот центрические диатомовые хорошо представлены (Kulikovskiy, 2009), однако, в очень мелких болотах (глубиной 5–10 см²) центрические диатомовые обычно отсутствуют (Cantonati et al., 2011).

Интересным является тот факт, что в озере Харт Лейк (Heart Lake) на острове Адак, расположенном в 635 км. западнее острова Шемья, в период 9300–4400 кал. л. н. наблюдается доминирование планктонных форм (*Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella* spp.) (Bailey et al., 2018). Авторы предполагают, что 9600 лет назад было теплее, чем сейчас. Они также предполагают присутствие сильных ветров, обеспечивающих перемешивание

водных масс и объясняющих присутствие в среде большого количества биогенного кремния. В числе доминантов в этот период времени отмечена *Staurosira exiguiiformis*. Это широко распространённый пресноводный бентосный вид-космополит, который часто предпочитает воды и с нейтральными значениям pH и низким содержанием питательных веществ (Gottschalk et al., 2012). Водоем в это время характеризуется повышением уровня вод, повышением значений pH, а также понижением уровня гуминовых кислот. Обнаруженные представители рода *Cavinula* предпочитают олиготрофные или дистрофные нейтральные или слегка подкисленные воды с низкой электропроводностью (Cvetkoska et al., 2014). Увеличение обилия створок представителей рода *Encyonema* является индикатором увеличения глубины и возможного присутствия слабого течения вод (Barinova, Niyatbekov, 2018). *Pinnularia intermedia* – вид широко распространённый в болотистых водоемах и в донных осадках глубоких озер и рек. Вид предпочитает слегка подкисленные воды (оптимальное значение pH = 6,6–7) с низкой электропроводностью (Antoniades et al., 2018).

Переход к **Зоне 2** литологически маркируется слоем песка, в котором отсутствуют створки диатомовых. Эти массы песка, возможно, были занесены в место залегания торфяного отложения ветром от береговой линии, так как из-за повышения уровня моря торфяник приблизился к краю острова и мог подвергнуться сильному воздействию океана. Более того, начало неогляциального периода характеризовалось усилением зимних штормов (Kaufman et al., 2016). Вероятно, из-за обильного приноса песка, водоем был полностью засыпан и пересох, поскольку видовой состав диатомовых водорослей вторично возникшего водоема не имеет преемственности с существовавшим ранее. Новый водоем формировался в изменившихся климатических условиях начавшегося более холодного неогляциала. Например, согласно исследованию пыльцевого спектра торфяного отложения на другом острова Алеутской гряды, на острове Карлайл, наблюдается смена растительность после 4500 кал. л. н., отражающая увеличение влажности и похолодание (Kuzmicheva et al., 2019).

Зона 2 (4700 кал. л. н – настоящее время). Зона 2 соответствующую соответствует формированию торфяника с изменением водно-химического режима в сторону условий, близких к нейтральным. Абсолютными доминантами в подзоне 2a (*Pinnularia cf. islandica*, *Pinnularia incostans*, *Pinnularia intermedia*) являются пресноводные бентосные виды, которые не могли быть занесены с массами морского песка. Эти виды формируют ядро диатомового сообщества заново возникающего водоема. Видовой состав **Подзоны 2b** схож с видовым составом **Подзоны 2a**, однако в ней выявлены пресноводные виды, предпочитающие воды с умеренной электропроводностью (*Diploneis krammeri*, *D. ovalis*),

что указывает на усиление влияния океана на водный объект посредством заплесков морской воды и увеличения ее электропроводности.

Для **Подзоны 2с** характерно присутствие северного альпийского аэрофила *Pinnularia lagerstedtii*, который часто населяет влажные мхи и поверхность почвы. *P. lagerstedtii* наземный вид, предпочитающий около нейтральные или кислые воды (Foets et al., 2021). *Luticola* cf. *mutica* – наземный вид, развитие которого свидетельствует о развитии почвенных процессов в окружающей водоем зоне. При этом, одновременное увеличение числа створок видов *Staurosira* and *Staurosirella* свидетельствует о развитии водных макрофитов.

Таким образом, мы можем предположить, что после исчезновения водоема, существовавшего в **Зоне 1**, началось активное заболачивание, сопровождающееся процессами торфообразования. На заключительном этапе своего развития водоем представлял собой некрупное заболоченное болото с хорошо развитой растительностью и хорошо увлажненной прилегающей почвой. В самом начале существования воды имели пониженные значения показателя рН среды, а в конце существования воды были слегка подкисленные. Электропроводность оставалась низкой на всем протяжении времени.

3.2. Остров Карлайл, торфяное отложение CR-03

3.2.1. Таксономический анализ

В результате исследования во всех 70 образцах был обнаружен **91** таксон диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов (из них 22 таксона идентифицированы только до уровня рода в силу малого числа встреченных створок или их плохого качества, затрудняющего идентификацию). Таксоны принадлежат к **38** родам, **27** семействам, **13** порядкам и **3** классам (по Guiry, Guiry, 2023). Из них, к центрическим диатомовым водорослям относится 5 родов (*Arachnoidiscus*, *Coscinodiscus*, *Ellerbechia*, *Melosira* и *Sphinctoletus*) с 5 видами; к бесшовным пеннатым (фрагилариоидным) – 5 видов и разновидностей, относящихся к 5 родам (*Fragilaria*, *Grammatophora*, *Stauroforma*, *Staurosira* и *Staurosirella*), и к шовным пеннатым – 81 таксон видового и внутривидового рангов, относящийся к 28 родам (рис. 3.1.2, Приложение 1).



Рисунок 3.2.1. Процентное соотношение морфологических групп диатомовых водорослей в торфяном отложении CR-03 с о. Карлайл.

Таким образом, наибольшее число таксонов отмечено в группе шовных пеннатных, наименьшее – в группе центрических и бесшовных диатомей. Наибольшее число видов и разновидностей относится к классу Bacillariophyceae (86), порядку Naviculales (53), семейству Pinnulariaceae (21) (Приложение 1).

Анализируя общее число встреченных во всех образцах таксонов, можно сказать, что роды *Pinnularia*, *Cocconeis* и *Navicula* демонстрируют наибольшее видовое богатство. В роде *Pinnularia* отмечено 12 видов, в роде *Cocconeis* – 8, в роде *Navicula* – 7. Примечательно, что только в данном торфяном отложении нами не были обнаружены створки представителей рода *Eunotia*, предпочитающие, преимущественно воды с пониженными показателями pH, низким уровнем содержания органических веществ и электропроводностью.

3.2.2. Анализ динамики диатомового сообщества

На основании послышной динамики численности створок диатомовых в отложении, а также на основании проведенного кластерного анализа CONISS, нами проведен стратиграфический анализ, позволивший выявить отдельные временные зоны, отличные по

видовому составу и видам-доминантам (Рис. 3.2.2). В горизонтах 37–38, 49–50, 79–80, 132–133, 321–322, 327–328 см, а также в интервалах 155–162 см, 329–302 см, и 336–340 см створок диатомей не обнаружено (рис. 16). Стоит отметить, что горизонты, в которых не обнаружено створок, представлены слоями вулканического пепла разной мощности (Okuno et al., 2017). Наибольшее число видов диатомей было отмечено в слое 119–120 см (40 видов), наименьшее (по 1 виду) — в горизонтах 75–76 и 149–150 см. В результате анализа нами были выделены три крупные зоны – Зона I, II и III, первая из которых разделена на четыре подзоны, а вторая является цельной, а в пределах третьей зоны выделено две подзоны.

Первая крупная зона (**Зона 1**, 120–297 см) охватывает период времени с ~6500 л.н. до ~2100 л.н. и разбивается на 4 подзоны (Ia, Ib, Ic и Id). Доминирующими таксонами в этой зоне являются представители родов *Cavinula cocconeiformis* f. *elliptica*, *Diploneis*, *Nitzschia* и *Pinnularia*, виды *Humidophila gallica*, *Stauroforma exiguiformis* и *Staurosirella*. **Подзона 1a** (интервал 297–260 см.) характеризуется большой численностью створок видов *Diploneis pseudovalis*, *Humidophila gallica*, *Pinnularia divergens* s.l., *Pinnularia pseudoparva* (субарктика, богатые кислородом и низкое содержание электролитов), *Stauroforma exiguiformis* и представителей рода *Nitzschia*. Концентрация створок *Navicula pseudotenelloides* в пределах данной подзоны является максимальной среди всех подзон, где были встречены створки данного вида. В этой зоне отмечено присутствие центрической диатомовой водоросли *Cyclotella kingstonii*, чья численность постепенно увеличивается к крыше зоны. Стоит отметить, что концентрация створок *Diploneis pseudovalis* увеличивается при движении вверх по интервалу, а концентрации створок *Humidophila gallica*, *Pinnularia divergens* s.l., *Pinnularia pseudoparva* и *Nitzschia* spp. уменьшается. Практически с самого верха интервала обнаруживаются створки *Stauroforma exiguiformis* (зона макрофитов).

Подзона Ib (интервал 260–200 см). В данном интервале в числе доминантов остаются все те же виды, что отмечены для **подзоны 1a**. Однако заметным является появление створок *Pinnularia bottnica* и вида-эпифита *Staurosira venter*. Концентрация створок *D. pseudovalis* и *H. gallica* в данной подзоне больше, чем в предыдущей, а концентрация створок представителей рода *Pinnularia* ниже.

В **Подзоне 1c** (интервал 200–168 см) отмечается полное отсутствие створок *H. gallica*, доминирующего таксона двух предыдущих зон, а также крайне маленькая численность эпифитных таксонов *S. exiguiformis* и *S. venter*. Одновременно с этим, численность створок *D. pseudovalis* остается сравнительно большой и даже достигает своего максимума в этот период. Увеличивается и численность створок представителей

рода *Nitzschia*. Среди представителей рода *Pinnularia*, доминирующее положение начинает занимать вид *P. pseudoparva* и *P. bottnica*, при этом численность створок первого увеличивается к верхушке подзоны.

Стоит отметить, что переходном слое между **Подзоной 1c** и **1d** отмечена наибольшая численность створок видов рода *Chamaepinnularia*, однако на общей диаграмме послойного распределения данные таксоны не отражены, поскольку их суммарная численность по всей глубине <1,5%. В этом же слое своих максимальных значений достигает численность створок *P. pseudoparva*.

Подзона 1d (168–120 см) включает в себя интервал 155–162 см и слой 132–133 см, где створки диатомей не были обнаружены. В середине и в верхушке зоны обнаруженный видовой состав практически не различается. Впервые во всей колонке отложений именно в этой зоне начинают появляться створки *Diploneis interrupta*. Створки эпифитных *S. exiguiformis* и *S. venter*, практически отсутствующих в предыдущей зоне, присутствуют в относительно большом числе и в середине, и в верхушке **подзоны 1d**. По всей глубине колонки именно в этой зоне (в ее верхушке) численность створок *N. pseudotenelloides* достигает максимальных значений. Численность *P. bottnica* падает практически до нулевых значений, в сравнении с численностью вида в предыдущей зоне.

Зона 2 (120–98 см) охватывает период времени с ~2100 л.н. до 1500 л.н. и является самостоятельно зоной со своим характерным видовым составом. Эта зона характеризуется максимальными концентрациями створок *S. exiguiformis* (верхушка зоны) и *S. venter* (основание зоны). В этой зоне в умеренной концентрации достигают створки видов из рода *Diploneis* (*D. interrupta* и *D. pseudovalis*). Численность всех представителей рода *Pinnularia* в этой зоне крайне мала, исключение составляет *P. bottnica*. Не обнаружены створки *Pseudofallacia losevae* – вида, в небольших концентрациях присутствующего во всех предыдущих зонах.

Зона 3 (98–0 см, ~1500 л. н. – наше время) разбивается на две подзоны и в общем смысле характеризуется большими концентрациями створок видов аэрофилов и обитателей влажных почв, а также солоноватоводных видов, предпочитающих воды с высокой электропроводностью.

Зона 3a (98–57 см) включает в себя слои вулканического пепла (37–38, 49–50 см), в которых створки не были обнаружены. В данной подзоне снова начинают вновь появляться створки видов-аэрофилов (*H. gallica*, *P. losevae*), в большом числе отмечены створки рода *Diploneis*. Створки *S. venter* не обнаружены, а концентрация створок *S. exiguiformis* значительно меньше, чем в **Зоне 2**. Вновь отмечается присутствие комплекса видов рода *Pinnularia* (*P. bottnica*, *P. divergens*, *P. intermedia* и *P. pseudoparva*)

Зона 3b (57–0 см) характеризуется большими концентрациями створок видов из рода *Pinnularia* и *Nitzschia*, видов-обрастателей (*S. exiguiformis* и *S. venturer*), видами аэрофилами (*H. gallica*, *P. losevae*), а также комплексом видов-обитателей соленых вод (*Cosmioneis* spp., *Diploneis* spp.).

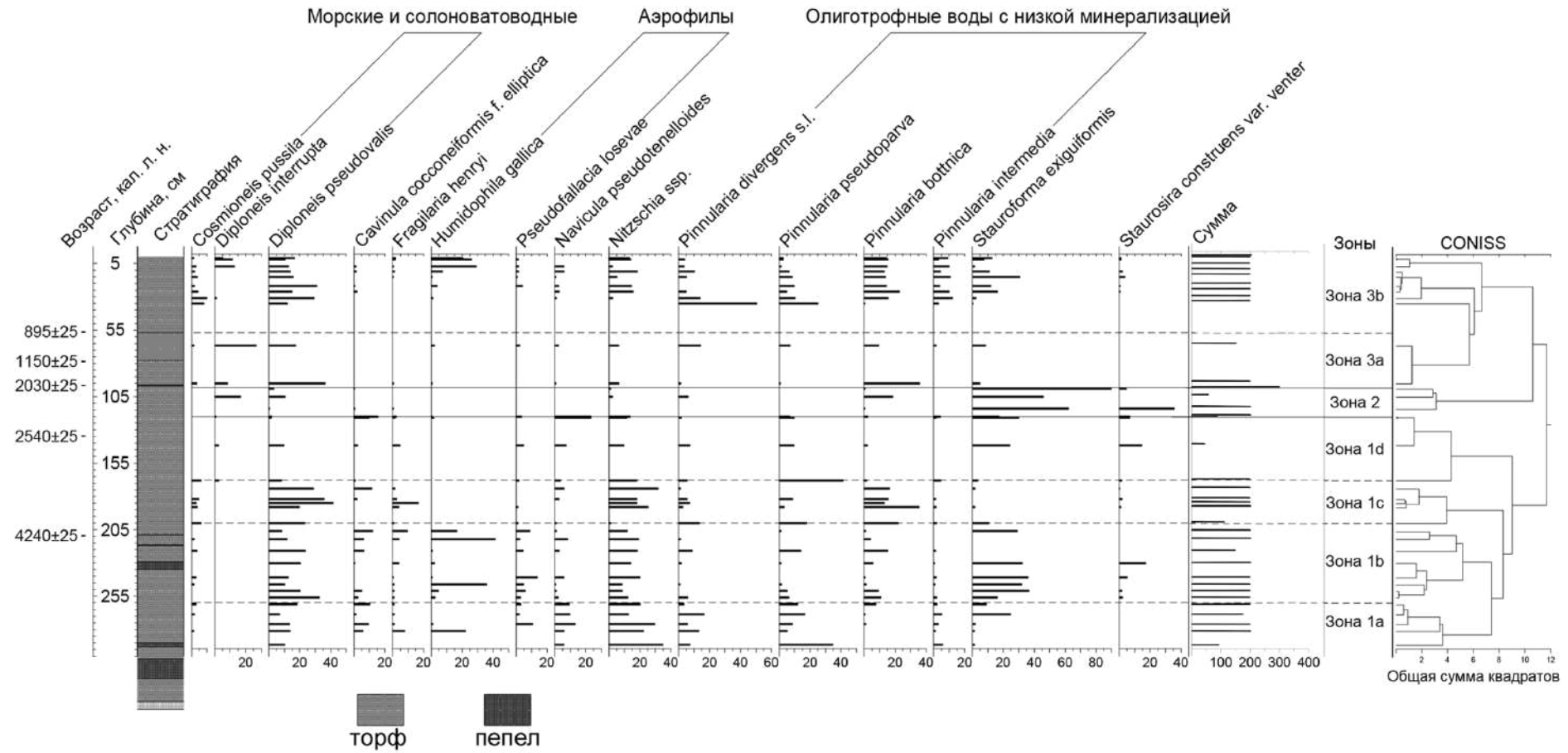


Рис. 3.2.2. Диаграмма послыоного распределения диатомовых водорослей в колонке торфяного отложения CR-03, о. Карлайл. На диаграмме отражены только таксоны с относительным обилием >1,5%. Горизонтальные пунктирные линии маркируют отдельные выделенные подзоны, горизонтальные цельные линии маркируют выделенные зоны. Справа на диаграмме представлена кластеризация слоев, проведенная по методу CONISS.

3.2.3. Статистический анализ

После получения списка видов и послойного учета створок диатомовых водорослей отложения CR-03 с острова Карлайл, были выделены слои с полным отсутствием створок (пустые), включающие в себя вулканический материала (пеплы и тефры). Такие слои не включались в дальнейший анализ. В некоторых слоях нами было насчитано менее 100 створок. В таком случае, бедные створками соседние слои, сходные по видовому составу, мы объединяли в единый интервал. После подобного объединения «бедных» слоев и исключения пустых, было получено 34 комбинированных слоя-интервала. Данные о времени, охватываемом этими слоями, а также рассчитанные данные о среднем уровне содержания изотопов азота, углерода, а также их соотношения, приведены в таблице 3.2.1. Глубина, возраст, значение содержания азота, углерода и их соотношение и рассчитывались как средние для всех исходных слоев, включенных в интервал.

Таблица 3.2.1. Список слоев, включенных в статистический анализ материала торфяного отложения CR-03, и их характеристики. Прочерки в ячейках маркируют отсутствие информации.

Номер слоя п/п	Слой, см	Средняя глубина	Возраст, кал. л.н.	Соотношение C/N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Индекс Шеннона
1	1	0.5	1	10.2	-26.7	4.7	2,50
2	2	1.5	30	10.6	-26.5	5.2	2,45
3	7	6.5	105	10	-26	5	2,47
4	11	10.5	146	7.7	-26.4	5.1	2,80
5	15	14.5	207	11.4	-26.9	6.2	2,37
6	22	21.5	301	10.7	-26.6	6.2	2,28
7	26	25.5	356	12.9	-27.2	5.8	2,44
8	31	30.5	424	13.1	-27.3	6.5	2,19
9	35	34	477	17.3	-28.1	7.8	1,43
10	42-91	66.5	929.5	14	-27	9	2,36
11	95	94.5	1768.5	–	–	–	2,07
12	99	98.5	2025	15	-27	7	0,48

13	114	113.5	2260	–	–	–	0,83
14	120	119.5	2387	15	-26	5	2,58
15	121-150	135.5	2582	–	–	–	2,47
16	168	167.5	3593	16.7	-26.95	4.77	2,31
17	174	173.5	3754	14.8	-26.02	3.04	1,92
18	182	181.5	4006	15.4	-26.36	2.52	2,32
19	185	184.5	4018	–	–	–	1,73
20	188	187.5	4163	–	–	–	1,95
21	200	199.5	4484	13.8	-26.8	5.1	2,12
22	206	205.5	4640	14.3	-26.14	2.31	2,20
23	212	211.5	4873	12.5	-25.7	3.5	2,06
24	218-224	221	5088	13	-26	2	2,20
25	230	229.5	5222	13.1	-24.98	2.3	2,09
26	241	240.5	5417	–	–	–	2,03
27	246	245.5	5505	15.6	-26.2	3.8	1,88
28	251	250.5	5623	–	–	–	2,11
29	256	255.5	5698	–	–	–	2,26
30	261	260.5	5787	15	-26	4	2,43
31	266-271	268.5	5928	–	–	–	2,20
32	276	275.5	6068	–	–	–	2,43
33	281	280.5	6155	14	-26	3	2,43
34	286-297	291.5	6387	15	-26	3	1,88

Большинство выявленных в материале видов диатомовых являются широко распространёнными таксонами, что позволило нам использовать данные об их экологических предпочтениях (Van Dam et al., 1994; Spalding, 2023; Guiry, Guiry, 2023, Lange-Bertalot, 2000). Таксоны, включенные в анализ, отбирались и группировались по следующей схеме: (1) обильные виды-индикаторы со специфической экологией включались как отдельные таксоны; (2) экологически близкие виды из одних и тех же родов

объединялись на родовом уровне (*Caloneis* spp., *Cavinula* spp.); (3) редкие таксономические группы, для которых было обнаружено меньше 50 створок по всей глубине отложения, исключались из анализа.

В результате в анализ вошли 24 групп таксонов (22 отдельных вида и 2 группы родового уровня (табл. 3.2.2.).

Таблица 3.2.2. Выделенные для статистического анализа группы диатомовых водорослей торфяного отложения CR-03 с описанием их аутэкологии.

Таксономические группы		Аутэкология		
Объединенные группы	Таксоны, включенные в объединенные группы	Среда обитания	Экологическая группировка	Особенности вод, предпочитаемых для обитания
<i>Caloneis</i> spp.	Не определенные при учете до вида представители рода <i>Caloneis</i>	Пресноводные, солоноватоводные	Бентосные	Воды с разным уровнем минерализации, значением pH и трофностью
<i>Nitzschia</i> spp.	<i>Nitzschia acidoclinata</i> , <i>Nitzschia brevissima</i> , <i>Nitzschia nana</i> , <i>Nitzschia perminuta</i> , <i>Nitzschia tubicola</i> , <i>Nitzschia velazqueziana</i>	Пресноводные	Бентосные	Воды с разным уровнем минерализации, значением pH и трофностью
Отдельные виды		Аутэкология вида		

<i>Cavinula cocconeiformis</i> f. <i>elliptica</i>	Пресноводный, наземный	Бентосный, тихопланктонный	Олиготрофные воды с низким содержанием электролитов
<i>Chamaepinnularia krooki</i>	Пресноводный, наземный	Бентосный	Кислые воды с низкой электропроводностью
<i>Cosmioneis</i> cf. <i>pussila</i>	Солоноватоводный, морской	Бентосный	Воды с высокой минерализацией
<i>Diploneis interrupta</i>	Солоноватоводный	Бентосный	Воды с высокой минерализацией
<i>Diploneis pseudovalis</i>	Солоноватоводный	Бентосный	Воды с высокой минерализацией
<i>Fragilaria henryi</i>	Солоноватоводный	Бентосный, тихопланктонный	Воды, богатые электролитами
<i>Humidophila gallica</i>	Пресноводный, наземный	Обрастатель	Олиготрофные воды с низкой электропроводностью
<i>Humidophila</i> sp.	Пресноводный, наземный	Обрастатель	Олиготрофные воды с низкой электропроводностью
<i>Hygropetra balfouriana</i>	Пресноводный, наземный	Обрастатель	Холодные олиготрофные воды
<i>Cyclotella</i> cf. <i>kingstonii</i>	Пресноводный, водоемы	Планктонный	Слегка эвтрофированные воды
<i>Navicula phylleptosoma</i>	Пресноводный, солоноватоводный	Бентосный	Воды, богатые электролитами

<i>Navicula pseudotenelloides</i>	Пресноводный	Бентосный	Холодные воды с низким содержанием органических веществ
<i>Pinnularia inconstans</i>	Пресноводный	Бентосный	
<i>Pinnularia divergens</i>	Пресноводный	Бентосный	Олиготрофные воды
<i>Pinnularia pseudoparva</i>	Пресноводный	Бентосный	Холодные воды
<i>Pinnularia bottnica</i>	Пресноводный	Бентосный	
<i>Pinnularia intermedia</i>	Пресноводный	Бентосный	Холодные воды с низким уровнем минерализации
<i>Pseudofallacia losevae</i>	Пресноводный	Бентосный	Холодные олиготрофные воды
<i>Stauroforma exiguiformis</i>	Пресноводный	Обрастатель, тихопланктонный	Слегка подкисленные эвтрофные воды
<i>Staurosira venter</i>	Пресноводный	Обрастатель, тихопланктонный	Воды разной трофности
<i>Trifonovia nathorstii</i>	Пресноводный	Бентосный	Относительно чистые воды
<i>Tryblionella debilis</i>	Солоноватоводный, морской	Бентосный, обрастатель	Щелочные воды

Для описания динамики диатомового сообщества мы оценили таксономическое разнообразие и относительную численность 24 таксономических групп, включенных в анализ, для каждого из 34 слоев. В качестве меры таксономического разнообразия использовался индекс разнообразия Шеннона (H') (Shannon, 1948). Относительное обилие таксономических групп мы оценивали как количество створок каждой группы, деленное на общее количество створок всех таксонов, обнаруженных в слое. Последнее варьировало незначительно (от 200 до 209), что позволило получить адекватные сопоставимые оценки относительного обилия таксонов в разных слоях. Для снижения размерности

корреляционных показателей относительного обилия 24 таксонов был использован метод главных компонент (principal component analysis).

Ни компоненты, ни коэффициент Шеннона (H') не имели нормального распределения согласно тесту Шапиро-Уилка ($p < 0,05$), поэтому не были использованы для построения обобщенных линейных моделей.

Динамика выбранных нами факторов с течением времени представлена на рисунке 3.2.3. Соотношение массового участия азота и углерода сильно изменялось в интервале 0–35 см (500 л.н. – наше время), изменяясь от 17,3 до 7,7. На протяжении всей остальной глубины колонки значение соотношения изменялось в узких пределах от 13,1 до 16,7.

Содержание тяжелого изотопа азота в среде нарастало по мере развития водоема и, в последствии, торфяного отложения, изменяясь от 2,95‰ в основании колонки до 4,70‰ в самом молодом слое (0–1 см). При этом минимальные значения приходятся на слои 220–230 см (5000–5200 л. н.), а пиковые – на слой 67 см, 930 л.н.

Соотношение стабильных изотопов углерода принимало значения от -28,7 до -24,3‰ (в среднем -27,0‰). Значения $\delta^{13}C$ стремительно снижались на интервале 188–148 см (10300-5900 л.н.), а затем, около 5700 л.н. произошло резкое увеличение $\delta^{13}C$ до максимального значения (-24,3‰).

Индекс разнообразия Шеннона (H') сильно изменялся в зависимости от возраста слоя – от 0,48 до 2,8. Разнообразие диатомей было наибольшим в самых верхних слоях и среднем интервале 136–120 см ($H' = 2,45$ – $2,80$ для 11–0 см, ~150 л. н. – наше время, и $H' = 2,47$ – $2,58$ для 136–120 см, интервала, охватывающего период времени от 2600 до 2350 л.н. Наименьшее разнообразие диатомей отмечено в слоях 99–115 см (2000-2300 л.н.).

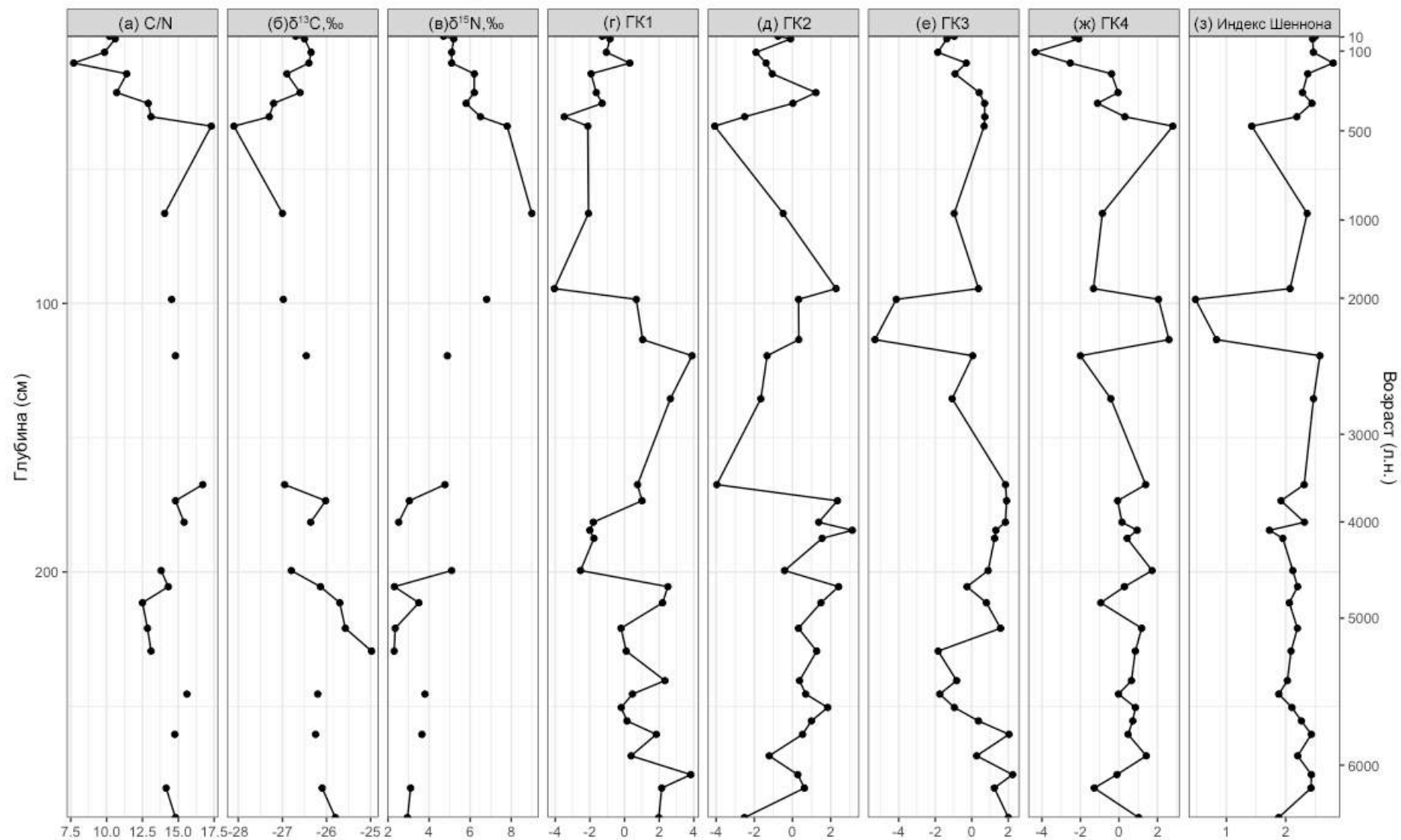


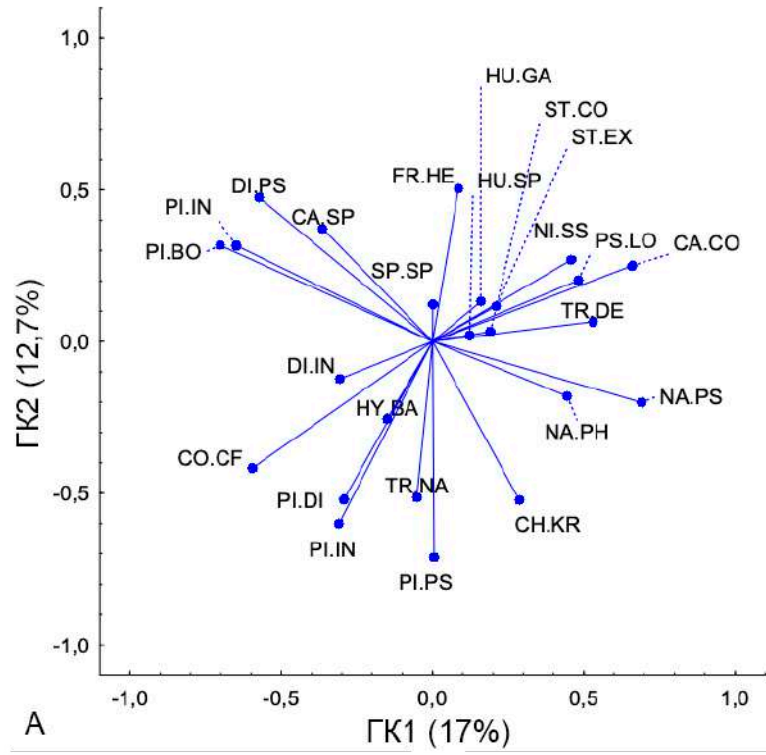
Рисунок 3.2.3. Динамика факторов среды и главных компонент с течением времени в торфяном отложении CR-03.

В результате применения метода главных компонент мы выявили первые три главные компоненты (ГК), в сумме объясняющие 51,7% общей изменчивости обилия таксонов (табл. 3.2.3).

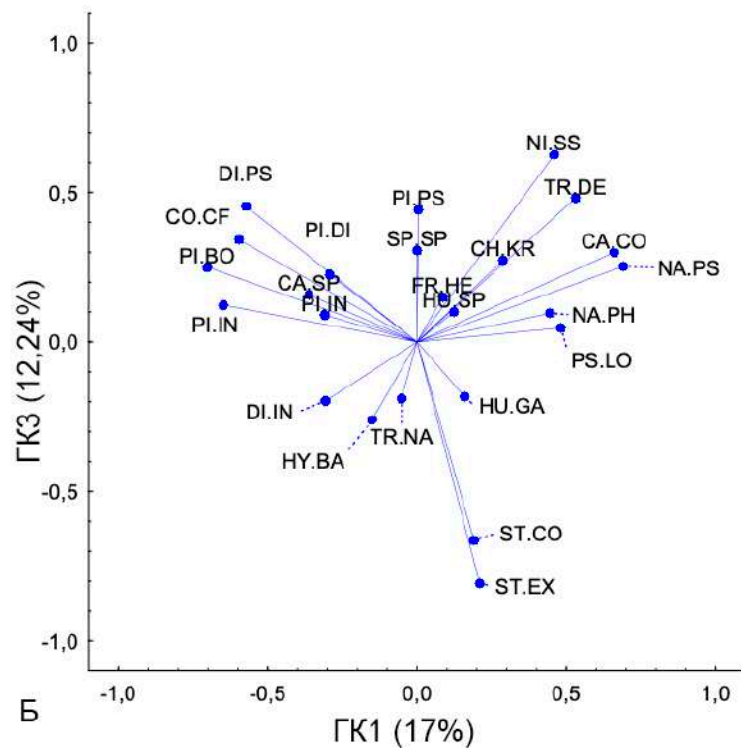
Таблица 3.2.3. Вклад выделенных главных компонент в общую изменчивость обилия диатомовых водорослей в торфяном отложении CR-03.

Компонента	Собственное значение	Объясненная изменчивость (%)
1	4,07	16,97
2	3,04	12,69
3	2,93	12,24
4	2,35	9,78
Общая изменчивость		51,70

Анализ вклада каждого таксона на каждую из компонент (рис. 3.2.4, табл. 3.2.4) позволил интерпретировать экологическое значение выделенных компонент. Распределение таксонов и таксономических групп в пространстве первой и второй, и первой и третьей выделенной главной компоненты представлено на рисунке 3.3.4.



A



B

Рисунок 3.2.4. Распределение таксономических групп в пространстве ГК1–ГК2 (А) и ГК1–ГК3 (Б). CA.SP – *Caloneis* spp., CO.CF – *Cavinula cocconeiformis* f. *elliptica*., CH.KR – *Chamaepinnularia krooki*, CO.CF – *Cosmioneis pussila*, DI.IN – *Diploneis interrupta*., DI.PS – *Diploneis pseudovalis*, FR.HE – *Fragilaria henryi*., HU.GA – *Humidophila gallica*, HU.SP – *Humidophila* sp., HY.BA – *Hygropetra balfouriana*, SP.SP. – *Cyclotella* cf. *kingstonii*, NA.PH – *Navicula phylleptosoma*, NA.PS – *Navicula pseudotenelloides*, NI.SS – *Nitzschia* spp., PI.IN – *Pinnularia inconstans*, PI.DI – *Pinnularia divergens*, PI.BO – *Pinnularia bottnica*, PI.INT – *Pinnularia intermedia*, PS.LO – *Pseudofallacia losevae*, ST.EX – *Stauroforma exiguiformis*, ST.CO – *Staurosira venter*, TR.NA – *Trifonovia nathorstii*, TR. DE – *Tryblionella debilis*.

Таблица 3.2.4. Факторные нагрузки (на основе корреляций переменных с компонентами) для первых четырех компонент. Цветным шрифтом выделены случаи умеренных (оранжевый) или сильных (красный) корреляций.

Группы и таксоны	Компонент а 1	Компонент а 2	Компонент а 3	Компонент а 4
<i>Caloneis</i> spp.	-0,362145	0,371335	0,157532	-0,341380
<i>Cavinula cocconeiformis</i> f. <i>elliptica</i>	0,659911	0,250275	0,299536	-0,120011
<i>Chamaepinnularia krooki</i>	0,287220	-0,523327	0,272472	0,061976
<i>Cosmioneis</i> cf. <i>pussila</i>	-0,595861	-0,417749	0,342197	0,240803
<i>Diploneis interrupta</i>	-0,306660	-0,123370	-0,197364	-0,417396
<i>Diploneis pseudovalis</i>	-0,573562	0,474521	0,454304	0,094927
<i>Fragilaria henryi</i>	0,085622	0,503599	0,149487	-0,002586
<i>Humidophila gallica</i>	0,159020	0,131206	-0,183094	-0,475747
<i>Humidophila</i> sp.	0,123415	0,020360	0,100812	-0,405955
<i>Hygropetra balfouriana</i>	-0,150181	-0,255317	-0,260111	-0,705509
<i>Cyclotella</i> cf. <i>kingstonii</i>	0,000793	0,122457	0,304753	-0,034794
<i>Navicula phylleptosoma</i>	0,445057	-0,180310	0,096064	-0,240065
<i>Navicula pseudotenelloides</i>	0,691064	-0,200994	0,253074	-0,246379
<i>Nitzschia</i> spp.	0,459303	0,269636	0,625980	-0,040665
<i>Pinnularia inconstans</i>	-0,648310	0,316244	0,123304	-0,010663
<i>Pinnularia divergens</i>	-0,292592	-0,520344	0,225351	0,336297

<i>Pinnularia pseudoparva</i>	0,005350	-0,711979	0,442855	0,399657
<i>Pinnularia bottnica</i>	-0,702294	0,316909	0,250567	-0,214772
<i>Pinnularia intermedia</i>	-0,308676	-0,599462	0,090087	-0,316886
<i>Pseudofallacia losevae</i>	0,482038	0,202077	0,047195	0,057824
<i>Stauroforma exiguiformis</i>	0,209748	0,116620	-0,807375	0,372252
<i>Staurosira venter</i>	0,190607	0,032841	-0,663727	0,295063
<i>Trifonovia nathorstii</i>	-0,051887	-0,513824	-0,189914	-0,558805
<i>Tryblionella debilis</i>	0,530101	0,065512	0,481078	-0,050852

ГК1 (17% от общей изменчивости) демонстрирует положительную связь с солоноватоводными таксонами (*Diploneis pseudovalis*, *Navicula pseudotenelloides*, *Tryblionella debilis*) и отрицательно связана с видами рода *Pinnularia*, предпочитающих холодные воды с низкой электропроводностью (*P. bottnica*, *P. inconstans*). По всей видимости, ГК1 связана с увеличением влияния моря на водоем и увеличением его общей солености вследствие заплесков морской воды. Однако при этом, компонента положительно связана и с таксонами, предпочитающими субэвральные местообитания и чистые олиготрофные воды – *Cavinula cocconeiformis f. elliptica*, *Pseudofallacia losevae*, которые присутствуют в колонке и в начале, и в конце существования водоема. Пик максимальных значений компоненты приходится на содержание малого количества азота в среде и затрагивает период времени 2500–2000 л.н.

ГК2 (12,7 % от общей изменчивости) отрицательно связана с тремя из пяти видов из рода *Pinnularia* (*P. divergens*, *P. pseudoparva*, *P. intermedia*), что, наиболее вероятно, свидетельствует об изменении трофического статуса водного объекта и его засолении. При этом, ГК2 единственная из компонент демонстрирует сильную положительную связь с *Fragilaria henryi* – таксоном, обитающим с солоноватых водах с высоким содержанием электролитов (табл. 3.2.2, табл. 3.2.4).

Самые малые значения ГК3 приходятся на максимальную численность створок видов-обрастателей и индикаторов развития водной и прибрежной растительности (*Staurosira venter* и *Stauroforma exiguiformis*). Именно с этими таксонами ГК3 имеет сильную отрицательную корреляцию, а ее минимальные значения на начало интенсивного роста содержания азота в среде (рис.3.2.3, табл. 3.2.4).

ГК4, имеющая сильные отрицательные связи с таксонами-индикаторами олиготрофных вод (*Hygropetra balfouriana* и *Trifonovia nathorstii*), а также отрицательную

связь средней силы с *Humidophila laevisissima*, предпочитающей хорошо аэрируемые условия и чистые воды с низкой минерализацией (табл. 3.2.4).

Таким образом, согласно данным о содержании изотопов азота и углерода в среде, образом, локальное увлажнение было относительно ниже 5900–4500 л.н., после чего 4500–2450 л.н. был наиболее влажный период, после которого локальное увлажнение вновь начало уменьшаться (Смышляева, 2022). С периодом максимального увлажнения согласуется и наибольшее видовое разнообразие диатомовых водорослей в отложении, о чем свидетельствуют максимальные значения индекса Шеннона в этот период времени.

Минимальные значения видового разнообразия приходятся на пиковые значения содержания азота в среде, что, вероятно, связано с ингибированием развития диатомовых и эвтрофизированием водоема, о чем свидетельствует пик ГК2, связанной уменьшением численности видов рода *Pinnularia* (рис. 3.3.3).

"Солоноватоводные" ГК1 и ГК2, положительно связанные с увеличением численности солоноватоводных таксонов (*D. pseudovalis*, *T. debilis*, *F. henryi*), демонстрируют присутствие влияния морских вод, с заплесками попадавших в существовавший водоем. ГК2, вероятно, может отражать изменения в общем трофическом статусе водоема и его переходе к мезо-эвтрофному состоянию. Минимальные значения предиктора внесения в среду азота – ГК3 – отрицательно связанной с видами-обрастателями (*S. venter* и *S. exiguiformis*), маркируют начало интенсивного зарастания и эвтрофикации водного объекта, которое приходится на "засушливый период" после 2450 л.н. "Эвтрофная" ГК4, имеющая максимальные значения ближе к концу существования водоема и плавно увеличивающаяся на протяжении времени его существования, демонстрирует плавное, но постоянное изменение уровня трофности водоема (переход к метрофным-эвтрофным условиям), а затем его возврат к мезотрофным-олиготрофным (500 л.н.– наше время). Накопление азота в среде происходило постепенно, увеличиваясь при движении вверх по колонке отложений. Увеличение азота связано с присутствием колоний морских птиц, которые, в отсутствие на острове Карлайл человека, могли увеличивать численность своих колоний. В период времени с 1000 л.н. по наше времени прекращается привнос азота в среду, что связано с вулканическими событиями в регионе, повлиявшим и на поселения алеутов, и на колонии птиц, гнездящихся у водоема (Kuzmicheva et al., 2019).

Несмотря на засоление водного объекта и присутствие большого числа створок солоноватоводных видов, нами обнаружены всего две створки истинно морского вида (*Archnoidiscus* cf. *japonicum* и *Sphinctoletus* cf. *vesicarius*, слой 212 см), что позволяет исключить постоянные заплески больших масс морских вод. Несмотря на обильное присутствие пепла в торфяном отложении, полного засыпания водоема и смены сообществ

диатомовых водорослей не происходило. По всей видимости, это связано с довольно защищенным местоположением торфяного отложения, которое частично было закрыто от действия ветров и привноса с ними вулканических пеплов.

3.2.4. Палеорекострукция, основанная на проведенном диатомовом анализе

Основываясь на диатомовом анализе, а также принимая во внимание данные об известном влиянии абиотических факторов, мы предполагаем следующую историю развития водоема, существовавшего в голоцене на месте изученного торфяного отложения CR-03.

Зона 1 (~6500 л.н. до ~2100 л.н.), судя по всему, захватывает начало формирования водоема и его активное развитие, в том числе и увеличение глубины. Ядро данной зоны составляют *Diploneis pseudovalis*, виды рода *Nitzschia*, виды рода *Pinnularia*. Важным является факт отсутствия в комплексе видов рода *Pinnularia* холодолюбивых таксонов, отмеченных в остальных изученных материалах: *P. borealis*, *P. lata*, *P. obscura*. При этом, несмотря на развитие зоны макрофитов и признаков зарастания (*Stauroforma exiguiformis*), водоем обладает достаточной глубиной для развития планктонных форм (*Cyclotella kingstonii*). При этом обводненность водоема меняется: к ~4600–4000 л.н. наблюдается исчезновение аэрофилов (*Humidophila gallica*) и увеличение численности створок *C. kingstonii*, что указывает на увеличение глубины водоема. При движении к самой крыше зоны, в **подзоне 1d**, фиксируется резкое падение численности всех основных доминирующих таксонов, вызванное, по всей видимостью, уменьшением количества осадков.

В период с ~2100 до 1500 л.н. водоем подвергается активному воздействию со стороны птиц, по всей видимости обустроивающих свои колонии в непосредственной близости. В этот период времени максимальной численности достигают створки *S. exiguiformis* (пик численности вида слегка опережает пиковые значения азота в среде, рис. 3.2.2., 3.2.3.), а общее видовое разнообразие сильно снижено.

Начало **Зоны 3**, с 1500 до ~750 л.н. характеризуется самыми минимальными численностями створок или их практически полным отсутствием, что связано с вулканической активностью в регионе и частичным засыпанием водоема пеплом (Kuzmicheva et al., 2019). Позже, начиная с 750 л.н., диатомовое сообщество восстанавливается после орнитогенного и вулканического воздействия и возвращается, фактически, к первоначальному, характерному на ранних этапах развития, отражая условия, характерные для водоема с самого начала его существования.

Таким образом, видовой состав и динамика численности доминирующих таксонов отражают наличие достаточно обводненного торфяного отложения, претерпевающего периодические высыхания, не приводившие, однако, к изменению видового состава диатомового сообщества. На протяжении всего времени существования водоем испытывал воздействие морских водных масс и был солоноватоводным, о чем свидетельствует постоянное и обильное присутствие створок солоноватоводных видов. По отношению к трофности водоем, судя по нашим данным, был мезо-эвтрофным на протяжении всего времени существования, а его воды характеризовались повышенными значениями рН.

3.3. Остров Адак, торфяное отложение 6/97

3.3.1. Таксономический анализ

В результате исследования во всех 76 образцах было обнаружено **95** таксонов диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов (из них 18 таксонов идентифицированы только до уровня рода). Таксоны принадлежат к **43** родам, **21** семейству, **13** порядкам и **3** классам (по Guiry, Guiry, 2023). Из них, к центрическим диатомовым водорослям относится 4 рода (*Actinocyclus*, *Aulacoseira*, *Pantocsekiella* и *Stephadoscus*) с 6 видами; к бесшовным пеннатным – 14 видов и разновидностей, относящихся к 6 родам (*Fragilaria*, *Meridion*, *Pseudostaurosira*, *Staurosirella*, *Staurosira* и *Stauroforma*); к шовным пеннатным – 75 таксонов видового и внутривидового рангов, относящий к 24 родам (рис. 3.1.3, Приложение 1).



Рисунок 3.3.1. Процентное соотношение морфологических групп диатомовых водорослей в торфяном отложении 6/97 с о. Адак.

Таким образом, наибольшее число таксонов отмечено в группе шовных пеннатных, наименьшее – в группе центрических и бесшовных диатомей. Наибольшее число видов и разновидностей относится к классу Bacillariophyceae (89), порядку Naviculales (37), семейству Pinnulariaceae (16) (Приложение 1).

Анализируя общее число встреченных во всех образцах таксонов, можно сказать, что роды *Pinnularia*, *Eunotia*, и *Encyonema* демонстрируют наибольшее видовое богатство. В роде *Pinnularia* отмечено 16 видов, в роде *Eunotia* – 6, в роде *Encyonema* – 5 видов. Стоит отметить, что только в данном торфяном отложении нами не были обнаружены створки представителей рода *Navicula*, предпочитающие, преимущественно, воды с высокой электропроводностью и минерализацией. Кроме этого, в данном торфяном отложении нами не обнаружены представители амфороидных диатомовых водорослей.

3.3.2. Анализ динамики диатомового сообщества

Поскольку первые 40 см материала колонки не были нам доступны, а в интервале 40–94 см и слое 280–285 см створки диатомовых обнаружены не были, то анализ послонного распределения створок в колонке торфяного отложения 6/97 приведен

фактически для интервала 97-260 см. Слой 110–112 см и интервал 167–182 см представлены вулканическим пеплом.

Наибольшее число таксонов встречено в слоях 245–250 и 255–260 см – в них отмечено по 42 и 45 таксона соответственно. Наименьшее число таксонов – один таксон – отмечено в слое 95-100 см. На основании послойной динамики численности створок диатомовых в отложении, а также на основании проведенного кластерного анализа CONISS, нами проведен стратиграфический анализ, позволивший выявить отдельные временные зоны, отличные по видовому составу и видам-доминантам (Рис. 3.3.2).

Первая выделенная **Зона 1** охватывает период ~10000 – 8500 л.н. (200–180 см). Для этой зоны характерно высокое видовое разнообразие. В общем смысле она характеризуется высоким обилием планктонных, ацидофильных и аэрофильных форм. В пределах **Зоны 1** нами выделено две подзоны. **Подзона 1а** (260–230) характеризуется обилием створок планктонных центральных диатомовых из рода *Aulacoseira* (*A. ambigua*, *A. islandica*), которые отмечены только в самом основании этой зоны и не встречаются в вышележащих зонах. Только в подзоне 1а отмечены и бесшовные диатомеи *Staurosirella lapponica* и *Pseudostaurosira brevistriata*. Уникальность данной зоне в контексте видового состава придает и присутствие створок *Diadsmis mochalovae*, описанного в 2014 году с о. Беринга (Potapova, 2014). Высоких концентраций достигают створки видов р. *Pinnularia* (*P. schoenfelderi*, *P. obscura*, *P. sinistra*), а вид *Pinnularia subcommutata* var. *nonfasciata* отмечен только в этой подзоне. Высоких значений достигает и численность створок *Nitzschia acidoclinata*, таксон, предпочитающий слегка подкисленные воды умеренной минерализации.

Концентрация створок ацидофильных видов р. *Eunotia* в **Подзоне 1а** мала, однако она возрастает в **Подзоне 1б** (230–200). В частности, в **Зоне 1б** больших значений достигает численность *Eunotia nummanniana* и *Eunotia pseudogroenlandica*. Высокой численностью обладают виды-обрастатели и бентосные формы: *Cavinula davisiae*, *Humidophila brekkaensis*, *Sellaphora atomoides*. Верхушка подзоны – интервал 200-220 см – содержит единичные створки следующих таксонов: *Eunotia paludosa*, *Pantocsekiella tripartita*, *Pinnularia lata*, *Pinnularia schoenfelderi*, *Pinnularia subrostrata*, *Pinnularia subrupestris* var. *cuneata*.

В **Зоне 2** (~ 8500–5000 л.н., 200–127 см) отмечены единичные створки *Cavinula jaernefeltii*, *Eucoconeis* cf. *alpestris*, *Eunotia bigibba*, *Humidophila laevis*, *Pinnularia borealis* var. *borealis*, *Pinnularia obscura*, *Pinnularia ruttneri*, *Pinnularia sinistra*,

Rossithidium pussilum. Интервал 167-182 см представлен слоем вулканического пепла, что частично объясняет отсутствие створок в выделенной зоне.

Следующая зона, выделенная на основании видового состава обнаруженных створок диатомовых водорослей, **Зона 3** (127–97 см) охватывает период времени с ~5000 л.н. до ~4000 л.н. и разделяется на две некрупных подзоны. **Подзона 3а** отличается большим обилием створок видов рода *Pinnularia*: *Pinnularia borealis* var. *borealis*, *Pinnularia schoenfelderi*, *Pinnularia obscura* и *Pinnularia sinistra*. В меньших пропорциях присутствуют створки *Pinnularia intermedia*. Подзону 3б отличает появление в числе доминантов створок *Eunotia pseudogroenlandica*, наряду со створками вышеперечисленных видов из рода *Pinnularia*, однако стоит отметить уменьшение численности *P. sinistra* и, наоборот, увеличение числа створок *P. intermedia* по сравнению с предыдущей подзоной.

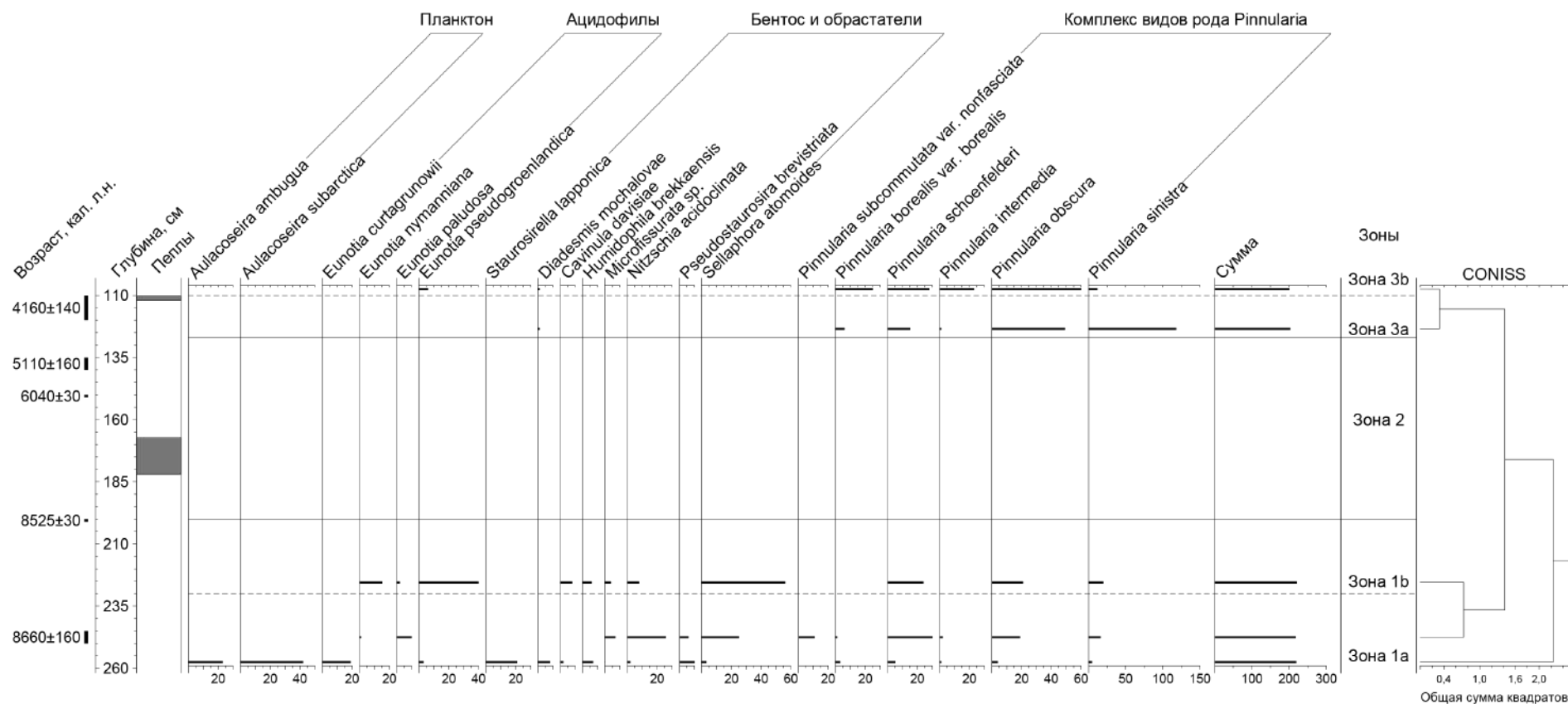


Рисунок 3.3.2. Диаграмма послойного распределения диатомовых водорослей в колонке торфяного отложения 6/97, о. Адак. Горизонтальные пунктирные линии маркируют отдельные выделенные подзоны, горизонтальные цельные линии маркируют выделенные зоны. На диаграмме отражены таксоны, чье относительное обилие составило >1,5% от общего обилия створок в материале. Справа на диаграмме представлена кластеризация слоев, проведенная по методу CONISS.

Метод главных компонент, в силу малого числа выявленных таксонов-доминантов и числа слоев, к данным полученным для торфяного отложения 6/97 применен не был.

Индекс Шеннона значительно изменялся при движении от основания до верха колонки, имея наибольшие значения в самом начале формирования и существования водоема – 3,1–3,06 (слои 260–245 см, 10200–10000 л.н.). Минимальные значения индекс принимает в слоях 98–97 и 142–138 см – 0,63. Эти слои охватывают возраст 4500–4000 л.н. и ~6200–6000 л.н. соответственно.

Данные об соотношении массового участия углерода и азота, содержании тяжёлого изотопа азота и соотношении стабильных изотопов углерода в слоях материала с острова Адак отсутствуют.

3.3.3. Палеореконструкция, основанная на проведенном диатомовом анализе

Изученный материал позволяет проследить историю водоема от начала накопления торфа до ~4000 л.н. Основываясь на диатомовом анализе мы предполагаем следующую историю развития водоема, существовавшего в голоцене на месте изученного торфяного отложения 6/97.

Диатомовое сообщество в начале формирования водоема (более 10300 л.н.) отвечает начальным условия обводнения с развитием достаточной глубины. Ядро доминантов в это время было сложено планктонными видами (*Aulacoseira* spp.), видами-ацидофилами из рода *Eunotia*. Помимо этого, отмечена большая численность створок бентосных видов и обрастателей, маркирующих развитие зоны макрофитов. В общем смысле видовой состав и численность диатомей в период времени с ~10000 до 8500 л.н. отражает условия болотной экосистемы с умеренным уровнем увлажнения для развития планктонных форм, численность которых, однако, резко сокращается, начиная с 10000 л.н. В дальнейшем водоем развивается как торфяное болото, испытывая периоды увеличения и уменьшения локального увлажнения.

В период времени с 8500 до 5000 л. н. водоем испытывает пересыхание вследствие уменьшения количества осадков, а затем и засыпания вулканическим пеплом. При этом в материале присутствуют единичные створки диатомей, которые, по всей видимости, могли быть занесены в отложение ветром с прилежащих более увлажненных участков, поскольку обнаруживаемые створки соответствуют видовому составу изначально развившегося сообщества.

Дальнейшее присутствие створок, начиная с ~4600 л.н. маркирует начало увлажнения участка после пересыхания, однако восстановления до исходных глубин, которые имел первоначальный водоем, не происходит, а входящие в ядро нового сообщества аэрофилы (*Diadsmis mochalovae*, *Humidophila laevissima*) и обитатели влажных почв (*Pinnularia* spp.) и моховых подушек (*Eunotia* spp.) маркируют наличие заболоченного участка торфяника, а не оформленного водоема. Дальнейшая история развития водоема вследствие ограниченности материала недоступна. На протяжении всей доступной к изучению истории развития, водоем на месте торфяного отложения б/97 на о. Адак отражал условия, характерные для болотных экосистем: олиготрофные воды с пониженным показателем рН, обилие аэрофильных видов, отсутствие хорошо выраженных глубин.

3.4. Остров Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

3.4.1. Таксономический анализ

В результате исследования во всех 76 образцах было обнаружено **231** таксон диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов (из них **53** таксона идентифицированы только до уровня рода). Таксоны принадлежат к **65** родам, **28** семействам, **14** порядкам и **3** классам (по Guiry, Guiry, 2023). Из них, к центрическим диатомовым водорослям относится 2 рода (*Aulacoseira* и *Lindavia*) с 4 видами; к бесшовным пеннатным – 198 видов и разновидностей, относящихся к 12 родам; к шовным пеннатным – 75 таксонов видового и внутривидового рангов, относящий к 51 роду (рис. 3.1.3, Приложение 1).



Рисунок 3.4.1. Процентное соотношение морфологических групп диатомовых водорослей в торфяном отложении Илиулиук с о. Уналашка.

Анализируя общее число встреченных во всех образцах таксонов, можно сказать, что роды *Gomphonema*, *Pinnularia*, *Eunotia* и *Encyonema* демонстрируют наибольшее видовое богатство. В роде *Gomphonema* отмечен 21 вид, в роде *Pinnularia* — 19, в родах *Eunotia* и *Encyonema* – 13 и 12 видов соответственно. Видовой состав данного торфяного отложения отличен наибольшей долей гомфоцимбеллоидных диатомей, представленных, преимущественно, родами *Gomphonema*, *Encyonema* и *Symbella*.

3.4.2. Анализ динамики диатомового сообщества

Анализ послышной динамики численности створок диатомовых в отложении, а также кластерного анализа CONISS, нами проведен стратиграфический анализ, позволивший выявить отдельные временные зоны, отличные по видовому составу и видам-доминантам (Рис. 3.4.2). Интервалы 52–62 см, 84–102 см и 114–132 см представлены вулканическим пеплом, при этом в слоях 52–53 см, 61–62 см, 93–94 см, 101–102 см и 122–123 см обнаружено единичное присутствие створок. Полное отсутствие створок отмечено в слоях 84–85 см, 114–115 см (рис. 3.4.2), 131–132 см. Наибольшее число таксонов встречено в слое 165–166 см – 70 см, наименьшее число – по 1 – в слоях 93–94 см и 101–102 см.

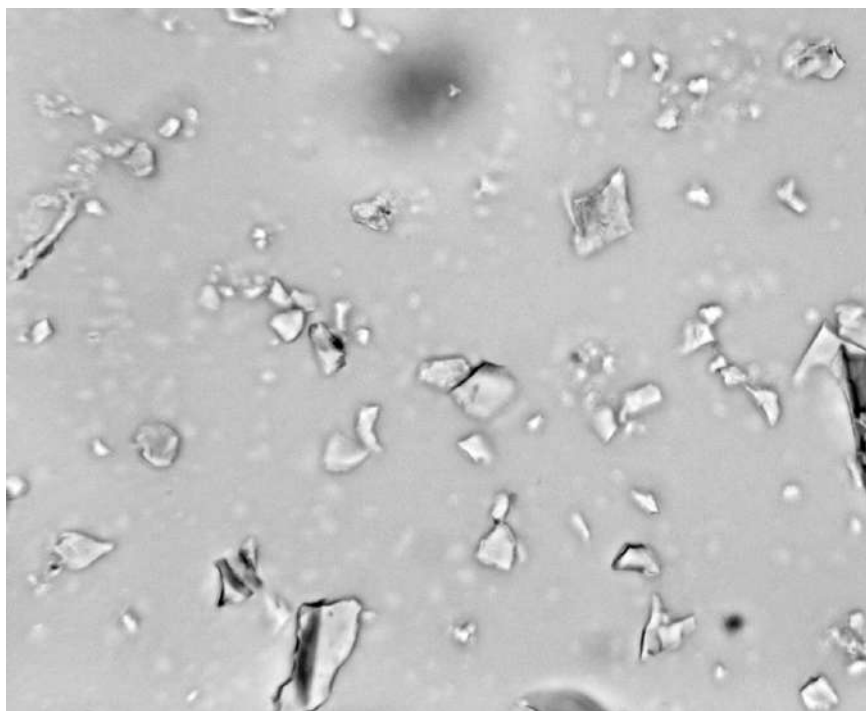


Рисунок 3.4.2. Частички пепла в препарате диатомовых водорослей, слой 114–115 см. Изображение получено с использованием светового микроскопа.

Зона 1 (180–170 см) охватывает период времени с 10000 до ~9500 л.н и соответствуют началу формирования небольшого стоячего водоема и макрофитами. Характерный комплекс видов, состоящий из видов-обрастателей и бентосных форм, сформирован следующими, преимущественно одношовными, таксонами: *Achnanthisidium minutissimum*, *Kobayasiella micropunctata*, *Rossithidium pusillum* и *Staurosira venter* и *Staurosira pseudoconstruens*. При этом численность *A. minutissimum*, *K. micropunctata* и *R. pusillum* при движении к верхушке интервала падает, а численность *P. pseudoconstruens* существенно увеличивается. Помимо этого, только в **Зоне 1** своих максимальных значений достигает численность створок планктонных видов рода *Aulacoseira* (*A. alpigena*, *A. valida*).

Зона 2 (170–102 см, ~9500–5000 л.н.) отражает транзитное состояние экосистемы, при котором видовой состав основания зоны отличается от видового состава крыши, однако частично виды-доминанты остаются одинаковыми. **Зона 2** включает в себя два интервала, представленных пеплом, в которых створки диатомей не обнаружены: 105–115 см и 124–132 см. Однако в слое 122–123 см, расположенном между ними, обнаружены единичные створки *Denticula kuetzingii*, *Diadesmis mochalovae*, *Eunotia curtagrunowii*, *Pinnularia borealis*, *Pinnularia obscura* и *Pinularia sinistra*

В аспекте видового разнообразия **Зона 2** отличается от **Зоны 1** появлением створок обрастателей (*Cocconeis lineata*), ацидофильных видов из рода *Eunotia* (*E. curtagrunowii* и *E. fallax*) и комплекса видов рода *Pinnularia* (*P. borealis*, *P. obscura*, *P. sinistra*). При этом в меньших концентрациях встречены и таксоны, занимавшие доминирующее положение в предыдущей выделенной зоне. Отмечено небольшое число створок *Humidophila laevisissima* – таксона, впервые появляющегося в нижних слоях данной зоны. В слое 103–104 см, представляющем крышу **Зоны 2** в большом количестве обнаружены створки только четырех видов: *E. curtagrunowii*, *P. borealis*, *P. obscura*, *P. sinistra*, однако исчезают все остальные таксоны, характерные для основания зоны.

В пределах **Зоны 3** (102–0 см; 5000 л. н. – наше время) выделено три подзоны. Эти зоны перемежаются вулканическим осадочным материалом, что отражается на численности обнаруженных створок.

Отличительной чертой **Подзоны 3а** (102–65 см) является присутствие единичных створок ацидофилов *E. curtagrunowii* и *E. fallax*, а также обрастателей и аэрофилов *Stauroforma exiguiformis* и *Humidophila laevisissima*. Интервал 84–102 см представлен вулканическим пеплом и не содержит створок (за исключением единично обнаруженных в слое 93–94 см). В **Подзоне 3б** (65–12 см) значительно увеличивается численность представителей рода *Eunotia*, при этом абсолютным доминантом по численности становится аэрофильный таксон *Diademsis mochalovae*, вторым по численности выступает *Humidophila laevisissima*. Численность обоих таксонов в данной подзоне максимальна. Стоит отметить вновь появление створок *Achnanthydium minutissimum*, *Rossithidium nodosum*, *Pinnularia sinistra* и *Pinnularia borealis*. В малых количествах обнаружены створки аэрофилов *Cavinula davisiae*, *Chamaepinnularia* spp., бентосных ацидофилов *Nitzschia acidoclinata* и *Sellaphora atomoides*.

Подзона 3с (12–0 см) фактически является отражением современной диатомовой флоры острова, затрагивая временной промежуток 100 л.н. – наше время. Характерным для этой зоны являются вновь появляющиеся планктонные (*A. alpigena*) и бентосные (*Encyonema* spp., *Sellaphora atomoides*) формы, обрастатели и аэрофилы (*D. mochalovae*, *H. laevisissima*, *Hygropetra baulfouriana*), типичные представители современных болотных экосистем. Численность ацидофилов *Eunotia* spp. и комплекса видов *Pinnularia* spp. сильно падает в сравнении с предыдущей подзоной.

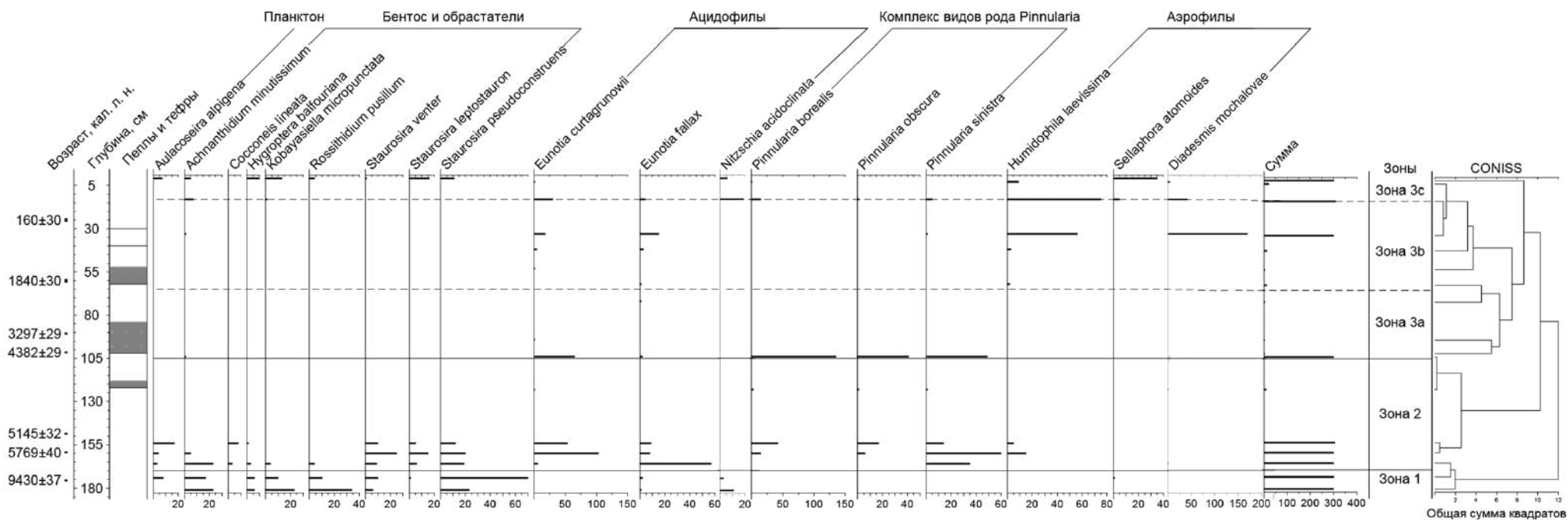


Рисунок 3.4.3. Диаграмма послыоного распределения диатомовых водорослей в колонке торфяного отложения Илиулиук, о. Уналашка. Горизонтальные пунктирные линии маркируют отдельные выделенные подзоны, горизонтальные цельные линии маркируют выделенные зоны. На диаграмме отражены таксоны с относительным обилием >1,5% от общего обилия створок в материале. Справа на диаграмме представлена кластеризация слоев, проведенная по методу CONISS.

3.4.3. Статистический анализ

После получения списка видов и послойного учета створок диатомовых водорослей отложения Илиулиук с острова Уналашка, были выделены слои с полным отсутствием створок (пустые), включающие в себя вулканический материала (пеплы и тефры). Такие слои не включались в дальнейший анализ. В некоторых слоях нами было насчитано менее 300 створок. В таком случае, бедные створками соседние слои, сходные по видовому составу, мы объединяли в единый интервал. После подобного объединения «бедных» слоев и исключения пустых, было получено 10 комбинированных слоя-интервала. Данные о времени, охватываемом этими слоями, а также рассчитанные данные о среднем уровне содержания изотопов азота, углерода, а также их соотношения, приведены в таблице 3.4.1. Глубина, возраст, значение содержания азота, углерода и их соотношение и рассчитывались как средние для всех исходных слоев, включенных в интервал.

Таблица 3.4.1. Список слоев, включенных в статистический анализ материала торфяного отложения Илиулиук, и их характеристики. Прочерки в ячейках маркируют отсутствие информации.

Номер слоя п/п	Слой, см	Средняя глубина, см	Возраст, кал. л.н.	Соотношение C/N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Индекс Шеннона
1	1	0,5	5	–	–	–	2,21
2	3	2,5	19	13,3	-26,91	-1,68	1,02
3	13	12,5	109	11,4	-26,43	-0,28	2,04
4	32-42	37	1261	13,3	-27,075	0,61	1,14
5	103-123	113	5333	17,9	-27,325	-0,87	1,34
6	154	153,5	8615	17,1	-27,53	-2,45	2,14
7	160	159,5	8987	–	–	–	1,84
8	166	165,5	9358	19,6	-26,77	-1,8	2,07
9	174	173,5	9762	30,8	-26,05	-3,41	2,07
10	181	180,5	10092	21,9	-25,77	-2,58	2,09

Большинство выявленных в материале видов диатомовых являются широко распространёнными таксонами, что позволило нам использовать данные об их

экологических предпочтениях (Van Dam et al., 1994; Spalding, 2023; Guiry, Guiry, 2023, Lange-Bertalot, 2000). Таксоны, включенные в анализ, отбирались и группировались по следующей схеме: (1) обильные виды-индикаторы со специфической экологией включались как отдельные таксоны; (2) экологически близкие виды из одних и тех же родов объединялись на родовом уровне (*Chamaepinnularia* spp., *Pseudostaurosira* spp.); (3) редкие таксономические группы, для которых было обнаружено меньше 30 створок по всей глубине отложения, исключались из анализа.

В результате в анализ вошли 14 групп таксонов (12 отдельных видов и 2 группы родового уровня (табл. 3.4.2).

Таблица 3.4.2. Выделенные для статистического анализа группы диатомовых водорослей торфяного отложения Илиулиук с описанием их аутоэкологии.

Таксономические группы		Аутоэкология		
Объединенные группы	Таксоны, включенные в объединенные группы	Среда обитания	Экологическая группировка	Особенности вод, предпочитаемых для обитания
<i>Chamaepinnularia</i> spp.	<i>C. krookiformis</i> , <i>C. hassiaca</i> , <i>C. mediocris</i> , <i>C. gandruperii</i>	Пресноводные, наземные	Аэрофилы	Воды с разным уровнем минерализации, значением pH и трофностью
<i>Pseudostaurosira</i> spp.	<i>P. brevistriata</i> , <i>P. elliptica</i>	Пресноводные	Бентосный, тихопланктонный	Воды с разным уровнем минерализации, значением pH и трофностью
Отдельные виды		Аутоэкология вида		
<i>Achnantheidium minutissimum</i>		Пресноводный,	Планктонный	Водоемы разной трофности и pH

<i>Aulacoseira alpigena</i>	Пресноводный	Плактонный	Кислые воды с низкой электропроводностью
<i>Diademsis mochalovae</i>	Пресный	Бентосный	Холодные олиготрофные воды
<i>Eunotia curtagrunowii</i>	Пресный	Бентосный	Олиготрофные подкисленные воды
<i>Eunotia fallax</i>	Пресный	Бентосный	Олиготрофные подкисленные воды
<i>Humidophila laevissima</i>	Пресноводный, наземный	Аэрофил	Олиготрофные воды с низкой электропроводностью
<i>Kobayasiella micropunctata</i>	Пресноводный	Обрастатель	Олиготрофные подкисленные воды с низкой электропроводностью
<i>Pinnularia borealis</i>	Пресноводный, наземный	Бентосный	Холодные олиготрофные воды
<i>Pinnularia sinistra</i>	Пресноводный, водоемы	Бентосный	Олиготрофные кислые воды с пониженным содержанием минеральных веществ
<i>Sellaphora atomoides</i>	Пресноводный	Бентосный	Мезотрофные подкисленные воды
<i>Staurosira pseudoconstruens</i>	Пресноводный	Планктонный, обрастатель	Мезотрофные и олиготрофные воды
<i>Staurosira venter</i>	Пресноводный	Планктонный, обрастатель	Водоемы разной трофности

Для описания динамики диатомового сообщества мы оценили таксономическое разнообразие и относительную численность 14 таксономических групп, включенных в анализ, для каждого из 10 слоев. В качестве меры таксономического разнообразия использовался индекс разнообразия Шеннона (H') (Shannon, 1948). Относительное обилие таксономических групп мы оценивали как количество створок каждой группы, деленное на общее количество створок всех таксонов, обнаруженных в слое. Последнее варьировало незначительно (от 300 до 308), что позволило получить адекватные сопоставимые оценки относительного обилия таксонов в разных слоях. Для снижения размерности корреляционных показателей относительного обилия 14 таксонов был использован метод главных компонент (principal component analysis).

Ни компоненты, ни коэффициент Шеннона (H') не имели нормальное распределение, согласно тесту Шапиро-Уилка ($p < 0,05$), поэтому не были использованы для построения обобщенных линейных моделей.

Динамика выбранных нами факторов с течением времени представлена на рисунке 3.4.3. Соотношение массового участия азота и углерода постепенно снижалось, принимая максимальное значение 30,8 около 9700 т.л. назад. В период времени с 1200 л.н. по наше время показатель изменялся незначительно, принимая значения в пределах 13,3 до 11,4.

Соотношение массового содержания углерода к азоту (C/N) постепенно снижалось от глубины к поверхности принимая значения от 30,8 до 11,1, в среднем составляя 16,8 (Рис. 3.4.3. а). Наиболее высокие значения отмечены в период 8900–8700 л.н., маркирую наиболее влажные условия именно в этот период времени.

Соотношение стабильных изотопов углерода принимало значения от -27,5 до -25,7‰ (рис. 3.4.3. б). Значения $\delta^{13}\text{C}$ стремительно снижались в интервале 188–148 см (10300–5900 л.н.), а затем, около 5700 л.н. произошло резкое увеличение $\delta^{13}\text{C}$ до максимального значения (-24,3‰). С 2450 по недавнее время $\delta^{13}\text{C}$ неравномерно увеличивалась. Таким образом более сухие локальные условия отмечены в период 5900–4500 л.н., после чего 4500–2450 л.н. наблюдается более влажный период, после которого локальное увлажнение вновь начало уменьшаться.

Содержание тяжелого изотопа азота в среде на протяжении всей колонки отложений изменялось в пределах от -3,41‰ (9700 л.н., 173,5) до -1,68‰ (20 л.н., 2,5 см) (рис. 3.4.3. в). Такие малые значения содержания тяжелого изотопа азота подтверждают факт отсутствия дополнительного обогащения среды азотом посредством гуано птиц.

Индекс разнообразия Шеннона (H') изменялся от 1,02 до 2,21 (рис. 3.4.3. з). Разнообразие диатомей было наибольшим в самом верхнем изученном слое (1 см),

отражающем современное диатомовое сообщество. Наименьшее разнообразие диатомей отмечено в слоях 2,5 см (~20 л.н.) и 113 см (5300 л. н.). Индекс Шеннона H' равен соответственно 1,02 и 1,14.

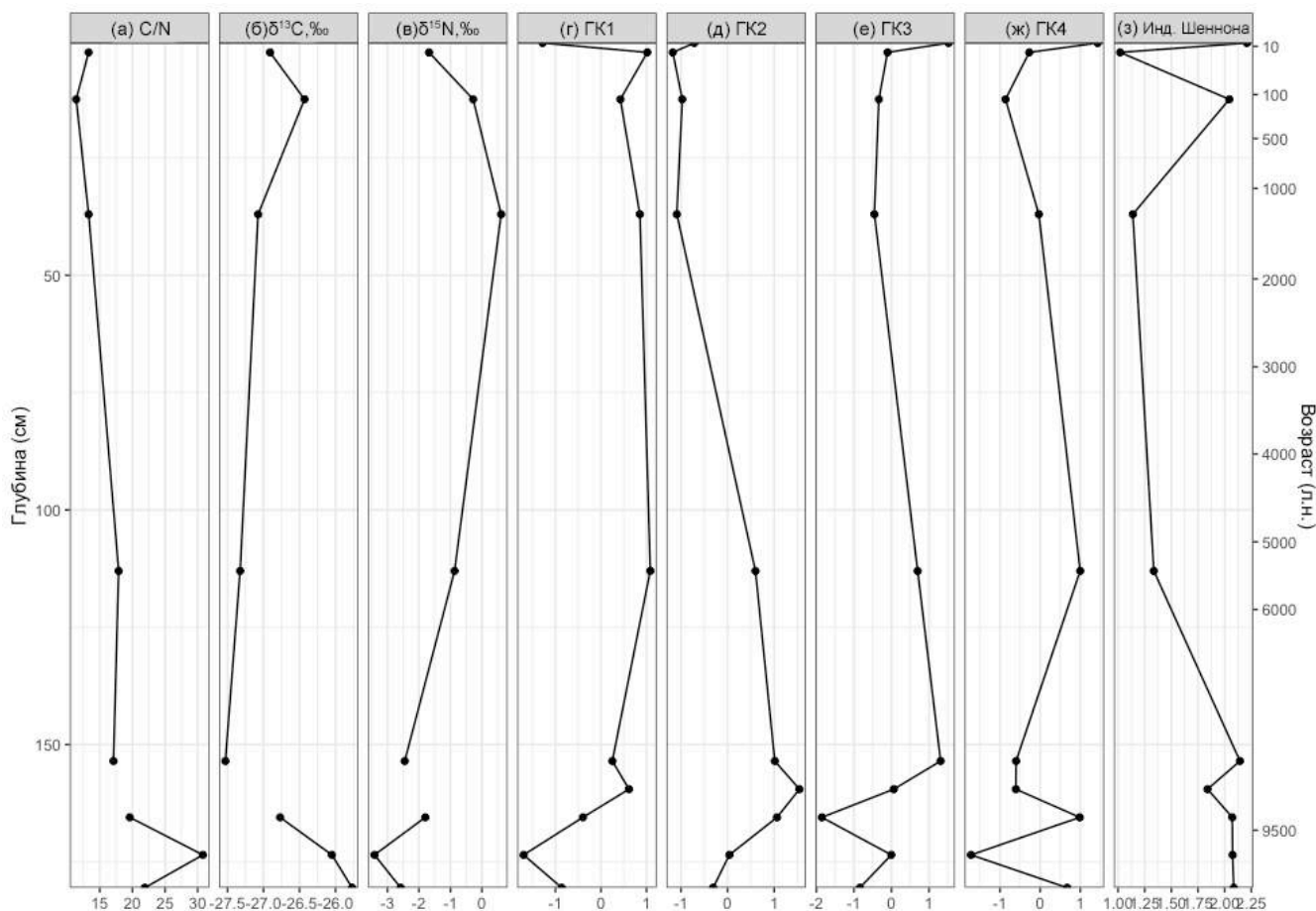


Рисунок 3.4.3. Динамика факторов среды и главных компонент с течением времени в торфяном отложении Илиулиук.

Примененный метод главных компонент позволил выявить четыре первых главных компонент (ГК), суммарно объясняющих 78,5% общей изменчивости обилия таксонов в изученной колонке торфяных отложений (рис. 3.4.3. д-ж; табл. 3.4.3)

Таблица 3.4.3. Вклад выделенных главных компонент в общую изменчивость обилия диатомовых водорослей в торфяном отложении Илиулиук.

Компонента	Собственное значение	Объясненная изменчивость (%)
1	4,22	30,1
2	3,32	23,7

3	2,21	15,8
4	1,22	8,7
Общая изменчивость		78,5

Таблица 3.4.4. Факторные нагрузки (на основе корреляций переменных с компонентами) для первых четырех компонент. Цветным шрифтом выделены случаи умеренных (оранжевый) или сильных (красный) корреляций.

Группы и таксоны	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3	Компонента 4
<i>Achnanthydium minutissimum</i>	-0,706650	0,177214	-0,650578	0,127422
<i>Aulacoseira alpigena</i>	-0,412393	0,372030	0,581734	-0,204149
<i>Chamaepinnularia</i> spp.	-0,403308	-0,353019	-0,196333	-0,478255
<i>Diadesmis mochalovae</i>	0,491483	-0,647355	-0,208982	-0,140891
<i>Eunotia curtagrunowii</i>	0,590961	0,631086	0,324599	-0,236906
<i>Eunotia fallax</i>	-0,062463	0,404501	-0,644241	0,279174
<i>Humidophila laevissima</i>	0,529765	-0,619592	-0,123813	-0,275813
<i>Kobayasiella micropunctata</i>	-0,813201	-0,195849	-0,024877	0,327546
<i>Pinnularia borealis</i>	0,516227	0,333786	0,439465	0,162890
<i>Pinnularia sinistra</i>	0,324355	0,853498	-0,183186	0,191499
<i>Pseudostaurosira</i> spp.	-0,761959	-0,097897	0,548342	-0,105084
<i>Sellaphora atomoides</i>	-0,454797	-0,283866	0,528477	0,465531
<i>Staurosira pseudoconstruens</i>	-0,793559	0,212498	-0,096389	-0,438873
<i>Staurosira venter</i>	-0,258092	0,807772	-0,120978	-0,346045

Анализ вклада каждого таксона на каждую из компонент (табл. 3.4.4) позволил интерпретировать экологическое значение выделенных компонент. Распределение таксонов и таксономических групп в пространстве первой и второй выделенной главной компоненты представлено на рисунке 3.4.4.

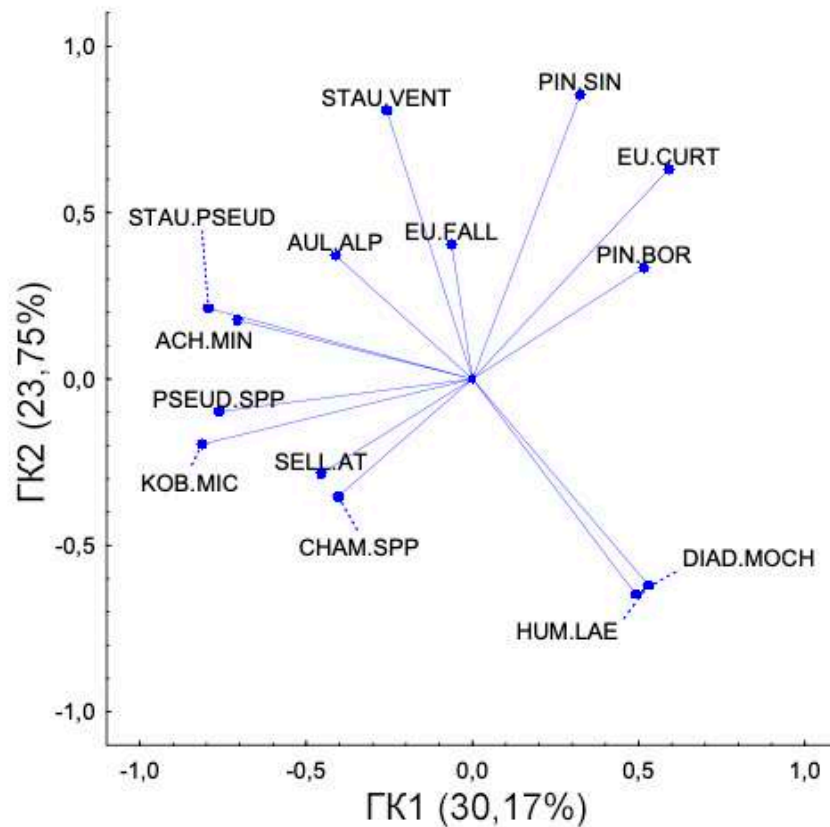


Рисунок 3.4.4. Распределение таксономических групп в пространстве GK1–GK2. ACH.MIN – *Achnantheidium minutissimum*; AUL.ALP – *Aulacoseira alpigena*, CHAM.SPP – *Chamaepinnularia* spp., DIAD.MOCH – *Diadesmis mochalovae*; EU.CURT – *Eunotia curtagrunowii*; EU.FALL – *Eunotia fallax*; HUM.LAE – *Humidophila laevisissima*; KOB.MIC – *Kobayasiella micropunctata*; NITZ.SPP – *Nitzschia* spp.; PIN.BOR – *Pinnularia borealis*; PIN.SIN – *Pinnularia sinistra*; PSEUD.SPP – *Pseudostaurosira* spp.; STAU.PSEUD – *Staurosira pseudoconstruens*; STAU.VENT – *Staurosira venter*; TAB.SPP – *Tabellaria* spp.

Ни компоненты, ни коэффициент Шеннона (H') не имели нормальное распределение, согласно тесту Шапиро-Уилка ($p < 0,05$), построение обобщенных линейных моделей для данного торфяного отложения не проводили.

GK1 (30,1% от общей изменчивости) положительно связана с обилием видов-аэрофилов, таких как *Diadesmis mochalovae* и *Humidophila laevisissima*, и при этом демонстрирует отрицательную связь с обилием *Aulacoseira alpigena*, *Achnantheidium minutissimum* и *Kobayasiella micropunctata*. Последний из перечисленных видов является типичным обитателем торфяных болот и дистрофных вод (Noga, Poradowska, 2022). При этом пиковые значения компоненты как бы опережают пиковые значения соотношения стабильных изотопов углерода, демонстрируя ответную реакцию на динамику этого

параметра. Мы предполагаем, что данная компонента в экологическом аспекте связана с локальными условиями увлажнения, и диатомовое сообщество реагирует на повышение влажности массовым развитием, что отражается в большем числе обнаруживаемых в слоях створок.

ГК2 (23,7% от общей изменчивости) демонстрирует сильную связь с ацидофильными таксонами: *Eunotia spp.*, *Pinnularia sinistra*, *Staurosira venter* и наиболее вероятно указывает на динамику показателя рН водоема в узких пределах его значений. Такая интерпретация компоненты позволяет предположить изменение общего рН среды от сильнокислых к умеренно кислым и даже околонеутральным в конце существования водоема и формирования торфяного отложения.

Экологическая и интерпретация двух последних выделенных компонент, ГК3 (15,8%) и ГК4 (8,7%) представляется затруднительной. ГК3 демонстрирует связь с таксонами, предпочитающим разные условия обитания: ацидофильные *Eunotia spp* и вид-убиквист *Achnanthydium minutissimum* (Potapova, Hamilton, 2007), планктонный вид *Aulacoseira alpigena* и виды-обрастатели *Pseudostaurosira spp.*, бентосный *Sellaphora atomoides*. имеет слабую связь всего с двумя таксонами: положительную с *S. atomoides* и отрицательную с *Staurosira pseudoconstruens*.

3.4.4. Палеорекострукция, основанная на проведенном диатомовом анализе

Изученная динамика сообщества диатомовых водорослей и параметров среды позволяет предположить следующую историю развития водоема на месте торфяного отложения Илиулиук.

Диатомовое сообщество самых нижних слоев отложения (Зона 1, 181–174 см), затрагивающих период времени с ~10000 до ~9750 л.н. описывает начало формирования болотной экосистемы на месте неглубокого олиготрофного ацидного водоема. Начиная с 9400 л.н. водоем начинает активно зарастать и терять глубину: начинает развиваться что подтверждает появление типичных таксонов обрастателей (*Cocconeis spp.*, *Staurosira spp.*), при этом появляются и типичные почвенные обитатели (*Pinnularia spp.*). Численность *Eunotia spp.* активно увеличивается. Начиная с 8600 л.н. заболоченный водоем испытывает влияние более сухих условий в регионе, что приводит к общему снижению обилия видов и их численности, а затем частично засыпается осажденным вулканическим пеплом. Наступление более влажных условий (5500 л.н.) приводит к массовому развитию ацидофильных таксонов и почвенных обитателей, однако до исходного сообщество не восстанавливается вследствие серии вулканических событий в регионе и новых засыпаний

пеплом (до ~1200 л.н.). Диатомовое сообщество периода с 1200 л.н. до нашего времени (Подзона 3b и Подзона 3a) существует в условиях увлажнения, судя по всему, очень схожих с таковыми на начальных этапах формирования отложения, поскольку ядро доминантов при движении от Подзоны 3b к Подзоне 3a сформировано теми же таксонами, что и в Зоне 1. На протяжении существования водоема, вероятно, защелачивался при контакте с осажденным вулканическим пеплом, а затем его воды вновь возвращались к более нейтральным и пониженным значениям pH. При этом массового развития таксонов из родов *Encyonema*, *Gomphonema* и *Nitzshia*, преимущественно предпочитающих щелочные условия (Robinson et al., 2010), не было зафиксировано, несмотря на их большое видовое разнообразие. Самые верхние слои отложений фиксируют современное диатомовое сообщество, схожее с таковым в современных щелочных мезотрофных водоемах на острове Уналашка.

4. Таксономический анализ диатомовых водорослей современных водоемов острова Уналашка

В результате исследования во всех 11 образцах вод пресных водоемов было обнаружено **308** таксонов диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов (из них 49 таксонов идентифицированы только до уровня рода). Таксоны принадлежат к **69** родам, **29** семействам, **15** порядкам и **3** классам (по Guiry, Guiry, 2023). Из них, к центрическим диатомовым водорослям относится 4 рода (*Aulacoseira*, *Discostella*, *Lindavia*, и *Stephadoscus*) с 17 видами; к бесшовным пеннатным – 38 видов и разновидностей, относящихся к 13 родам; к шовным пеннатным – 75 таксонов видового и внутривидового рангов, относящийся к 24 родам (рис. 4.2. Приложение 1).



Рисунок 4.1. Процентное соотношение морфологических групп диатомовых водорослей в пробах из современных водоемов о. Уналашка.

Анализ общего числа встреченных во всех пробах таксонов выявил, что роды *Eunotia*, *Pinnularia*, *Encyonema* и *Nitzschia* демонстрируют наибольшее видовое богатство. В роде *Eunotia* отмечено 24 вида, в роде *Pinnularia* – 23, в родах *Encyonema* и *Nitzschia* – по 14 видов. Таким образом, современная диатомовая флора водоемов о. Уналашка представлена эвнотиоидными, навикулоидными и гомфоцимбеллоидными диатомовыми водорослями, характеризующими воды как холодные, олиготрофно-мезотрофные с пониженными показателями pH.

В материале из водоема №2 (табл. 2.5) нами были выявлены и описаны как новые для науки два вида из рода *Meridion*. Подробное описание этих таксонов приведено в главе 3, разделе 9.2. На момент написания данной работы, согласно данным базы *AlgaeBase* (Guiry, Guiry, 2023), таксономически принятыми в составе рода *Meridion* являются 11 таксонов, из которых два описаны из Северной Америки (*M. alansmithii* и *M. hohii*), два вида описаны в рамках данной работы (*M. humerosum* и *M. tenuipes*) из материала с острова Уналашка. Из 11 таксонов 10 достоверно отмечены на территории Северной Америки (Guiry, Guiry, 2023), а *Meridion circulare* отмечен как на территории материковой Аляски (Foged, 1981), так и на острове Адак (Hein, 1990). Таким образом, ревизия ранних находок рода *Meridion*, с учетом всех современных таксономических изменений, сможет расширить имеющиеся представления о разнообразии рода и, вероятно, обнаружить новые таксоны в рамках рода *Meridion*.

Совокупность черт, характерных для региона Алеутских островов, может объяснять большое число таксонов-эндемиков, характерных для северо-запада Северной Америки и Алеутских островов в целом. Эти же особенности объясняют сходство флоры островов с арктической и европейскими альпийскими флорами. К таким чертам можно отнести: удаленность региона от крупных населенных пунктов, его относительно нетронутый ландшафт и незагрязненные воды; вулканизм и особенности качества воды, связанные с вулканизмом; физическая связь между Северо-Западной и Северо-Восточной Азией и общая климатическая история в геологическом прошлом; северное положение региона и гористая ледниковая местность; и нынешний влажный, умеренный, морской климат региона (Bahls, 2011).

5. Общая оценка диатомовой флоры Командорско-Алеутских островов.

5.1. Таксономический анализ

В результате исследования 231 образцов, полученных при обработке материала торфяных отложений и проб современных водных объектов о. Уналашка, получен список из 604 идентифицированных таксонов диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов (из них 163 таксона идентифицированы только до уровня рода). Таксоны принадлежат к 101 роду, 39 семействам, 20 порядкам и 3 классам (по Giurgu, Giurgu, 2023) (Приложение 2, Рис.5). Наибольшее число видов и разновидностей относится к классу Bacillariophyceae (569), порядку Naviculales (248), семейству Pinnulariaceae (62). Среди морфологических групп, число таксонов диатомовых распределяется следующим образом: к амфороидным относится 6 таксонов, бесшовным – 61, гомфоцимбеллоидным – 92, эвнотиоидным – 37, каналшовным – 61, моношовным – 57, навикулоидным – 255, центрическим – 31. Таким образом, практически половина представленных таксонов относится к группе навикулоидных диатомовых (43%) (Рис.5.1). Амфороидные диатомовые представлены преимущественно родом *Amphora* (5 таксонов), бесшовные представлены в основном четырьмя родами (*Fragilaria*, *Pseudostaurosira*, *Staurosira*, *Staurosirella*), среди гомфоцимбеллоидных наибольшее видовое богатство демонстрируют роды *Gomphonema* и *Encyonema* (30 и 27 таксонов соответственно), эвнотиоидные диатомовые представлены исключительно родом *Eunotia*. Половина каналшовных диатомовых представлена родом *Nitzschia* (29 таксонов). Среди моношовных наибольшее видовое богатство демонстрируют роды *Cocconeis* (16 таксонов) и *Psammothidium* (10 таксонов). Группа навикулоидных диатомовых является самой многочисленной по числу входящих в нее родов (39), а самыми многочисленными по числу видов являются род *Pinnularia* (60 таксонов) и род *Navicula* (31

таксон). Центрические диатомовые представлены 31 таксоном, половина из которых относится к роду *Aulacoseira*.

Оценивая ископаемую голоценовую и современную диатомовую флору Алеутских островов, можно отметить, что наибольшее число видов и разновидностей отмечены в родах *Pinnularia* (60 таксонов), *Eunotia* (37), *Navicula* (31), *Gomphonema* (30), *Nitzschia* (29), *Encyonema* (27) и *Caloneis* (23).



Рис. 5.1. Процентное соотношение морфологических групп в изученных таксонах.

Таблица 5.1. Таксономическая характеристика диатомовой флоры Алеутских островов¹ (по Guiry, Guiry, 2023).

Класс	Порядок	Семейства
Bacillariophyceae (569)	Achnanthes	Achnanthes (5)

	Achnanthidiaceae (36)
	Cocconeidaceae (16)
Bacillariales	Bacillariaceae (37)
Bacillariophyta ordo incertae sedis	Bacillariophyta familia incertae sedis (1)
Cymbellales	Anomoeoneidaceae (3) Cymbellaceae (30) Gomphonemataceae (62)
Eunotiales	Eunotiaceae (37)
Fragilariales	Fragilariaceae (17) Staurosiraceae (18)
Licmophorales	Ulnariaceae (5)
Mastogloiales	Mastogloiaceae (4)
Naviculales	Amphipleuraceae (13) Berkeleyaceae (1) Brachysiraceae (12) Cavinulaceae (9) Cosmioneidaceae (5) Diadesmidaceae (17) Diploneidaceae (12) Naviculaceae (64) Naviculales incertae sedis (18) Neidiaceae (11) Pinnulariaceae (62)

		Sellaphoraceae (9) Stauroneidaceae (15)
	Rhabdonematales	Grammatophoraceae (2) Tabellariaceae (9)
	Rhopalodiales	Rhopalodiaceae (9)
	Surirellales	Surirellaceae (15)
Coscinodiscophyceae (21)	Arachnoidiscales	Arachnoidiscaceae (1)
	Aulacoseirales	Aulacoseiraceae (15)
	Coscinodiscales	Hemidiscaceae (1) Coscinodiscaceae (2)
	Melosirales	Melosiraceae (1)
	Paraliales	Radialiplicataceae (1)
Mediophyceae (15)	Hemiaulales	Hemiaulaceae (1)
	Stephanodiscales	Stephanodiscaceae (9)
	Thalassiophysales	Catenulaceae (5)

¹Число в скобках указывает на число таксонов.

Меру сходства видового состава диатомовых водорослей на разных островах оценивали с использованием индекса Сьёренсена. Результаты её оценки приведены в таблице 5.2.

Общими для всех четырех изученных отложений являются всего два таксона: *Chamaepinnularia krookiformis* (Krammer) Lange-Bertalot, Krammer et *Stauroforma exiguiiformis* (Lange-Bertalot) R.J.Flower, V.J. Jones et Round. Они также отмечены и в

современных водных объектах о. Уналашка, причем *S. exiguiformis* встречена в 8 из 11 пробах.

Наибольшее сходство выявлено у диатомовых из торфяного отложения на острове Адак (торфяник 6/97) и торфяного отложения на острове Уналашка (торфяник Илиулиук), а также для голоценовой и современной диатомовой флоры на острове Уналашка. Значение индекса Съеренсена в обоих случаях равно 0,18. Наименьшие значения индекса получены для пар о. Адак – о. Карлайл, о.Уналашка (Илиулиук) – о. Карлайл и о. Уналашка, современные – о. Карлайл. Значение индекса для них составляет 0,04, 0,05 и 0,05 соответственно. Все полученные значения говорят о значительном различии всех исследованных сообществ между собой.

Наибольшее разнообразие диатомовых водорослей выявлено на острове Уналашка, что объясняется как тем, что нами с этого острова обследовано несколько современных водоемов, так и тем, что остров (как и все острова группы Лисьих) в плейстоцене входил в состав Берингийской суши и был прямо соединен с континентом (Combe et al., 2021).

Таблица 5.2. Мера сходства видового состава диатомовых водорослей из материалов с разных островов. Зеленым цветом отмечены наибольшие полученные значения индекса Съеренсена, красным – наименьшие.

	о.Шемья, МакДоналд Поинт	о. Адак,	о. Карлайл, CR-03	о. Уналашка, Илиулиук	о. Уналашка, современные
о.Шемья, МакДоналд Поинт	1	0	0	0	0
о. Адак,	0,13	1	0	0	0
о. Карлайл, CR-03	0,13	0,04	1	0	0
о. Уналашка, Илиулиук	0,12	0,18	0,05	1	0

о. Уналашка, современные	0,08	0,14	0,05	0,18	1
-----------------------------	------	------	------	-------------	---

5.2. Эколого-географический анализ

Данные об экологических предпочтениях таксонов, а также их географической распространенности, приводятся по: Van Dam, 1994; Barinova et al., 2000; Bahls, 2013; Bahls et al., 2018; Spalding et al., 2021; Guiry, Guiry, 2023.

Подавляющее большинство таксонов, обнаруженных в пробах материала торфяных отложений и пробах из современных водоемов на острове Уналашка, являются космополитными по своему распространению. Из 188 таксонов, для которых доступна информация о распространенности, 111 являются космополитными (59%). Доля бореальных видов составляет 16,5%, на долю арктических и аркто-альпийских приходится суммарно 13,9%.

Подробная информация о географическом распространении диатомовых водорослей, найденных на конкретных островах, приведена на рис. 5.2.

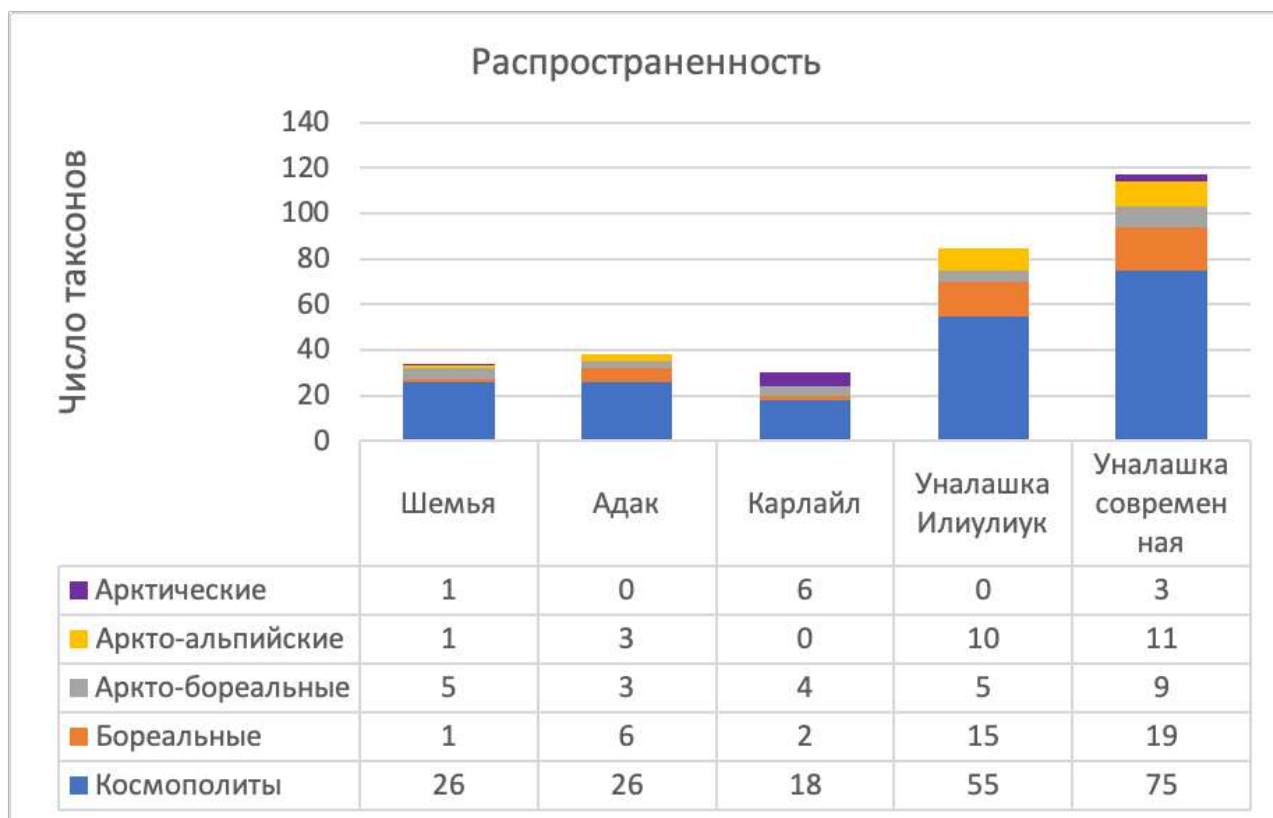


Рисунок 5.2. Данные о географическом распространении таксонов диатомовых водорослей, найденных в изученных материалах.

Из 600 таксонов, отмеченных в торфяных отложениях и современных водоемах острова Уналашка, 104 отмечены на материковой Аляске (Patrick, Freese 1961) и/или Алеутских островах (Hein, 1990), 52 отмечены на о. Беринга (Potapova, 2014), 85 отмечены разными авторами и на территории Аляски, и на о. Беринга (рис. 5.3). Стоит отметить, что 10 таксонов, обнаруженных в торфяном отложении Илиулиук и современных водоемах острова Уналашка, были описаны на территории Северной Америки и до настоящего времени не были обнаружены за ее пределами (Bahls, 2013; Bahls et al., 2018; Bahls, Luna, 2018; Guiry, Guiry, 2023). Этими таксонами являются *Symbella blinnii* Bahls, *Eucocconeis americana* Enache et Potapova, *Gomphonema olivaceoides* var. *densestriatum* Foged, *Gomphonema pygmaeum* J.Kociolek et E.Stoermer, *Kurtkammeria weilandii* (Bahls) Bahls, *Lindavia tripartita* (H.Håkansson) T.Nakov et al., *Navicula* cf. *weberi* Bahls, *Navicula genovefae* Fusey, *Navicula schweigeri* Bahls, *Nitzschia fonticoloides* Sovereign. Большинство из этих таксонов были открыты и описаны или претерпели таксономические изменения за последние 10–15 лет.

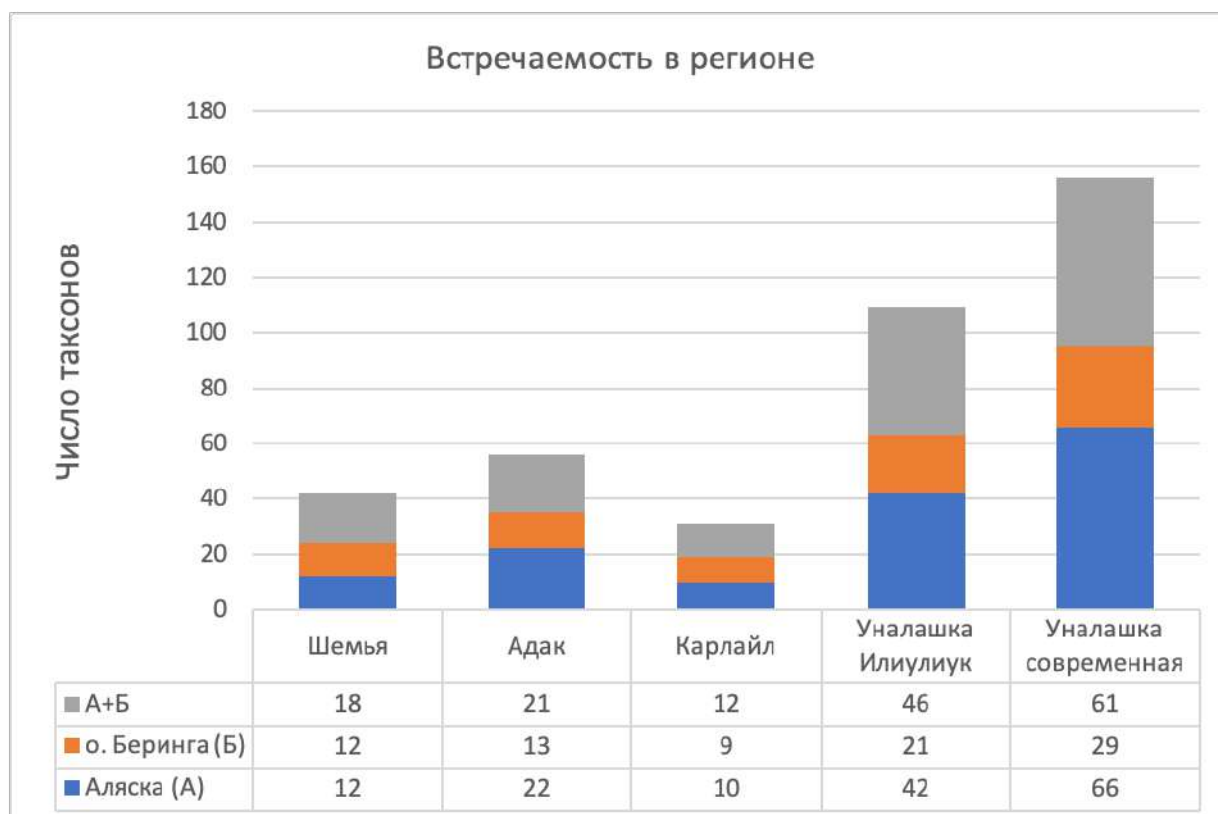


Рисунок 5.3. Встречаемость таксонов диатомовых водорослей, найденных в изученных материалах в пределах Алеутской островной дуги и материковой Аляски.

В биотопическом аспекте, из 305 таксонов, для которых известны их экологические характеристики, 234 являются бентосными организмами (77%), при этом из них 13 таксонов также являются аэрофилами, часто встречающимися и на влажных почвах. К обрастателям относятся 19 таксонов (6,2%). Планктонные формы насчитывают 27 таксонов, преимущественно это представители класса *Coscinodiscophyceae*. Среди тихопланктонных форм выявлено 12 таксонов, из которых восемь являются представителями порядка *Fragilariales* (рис. 5.4).

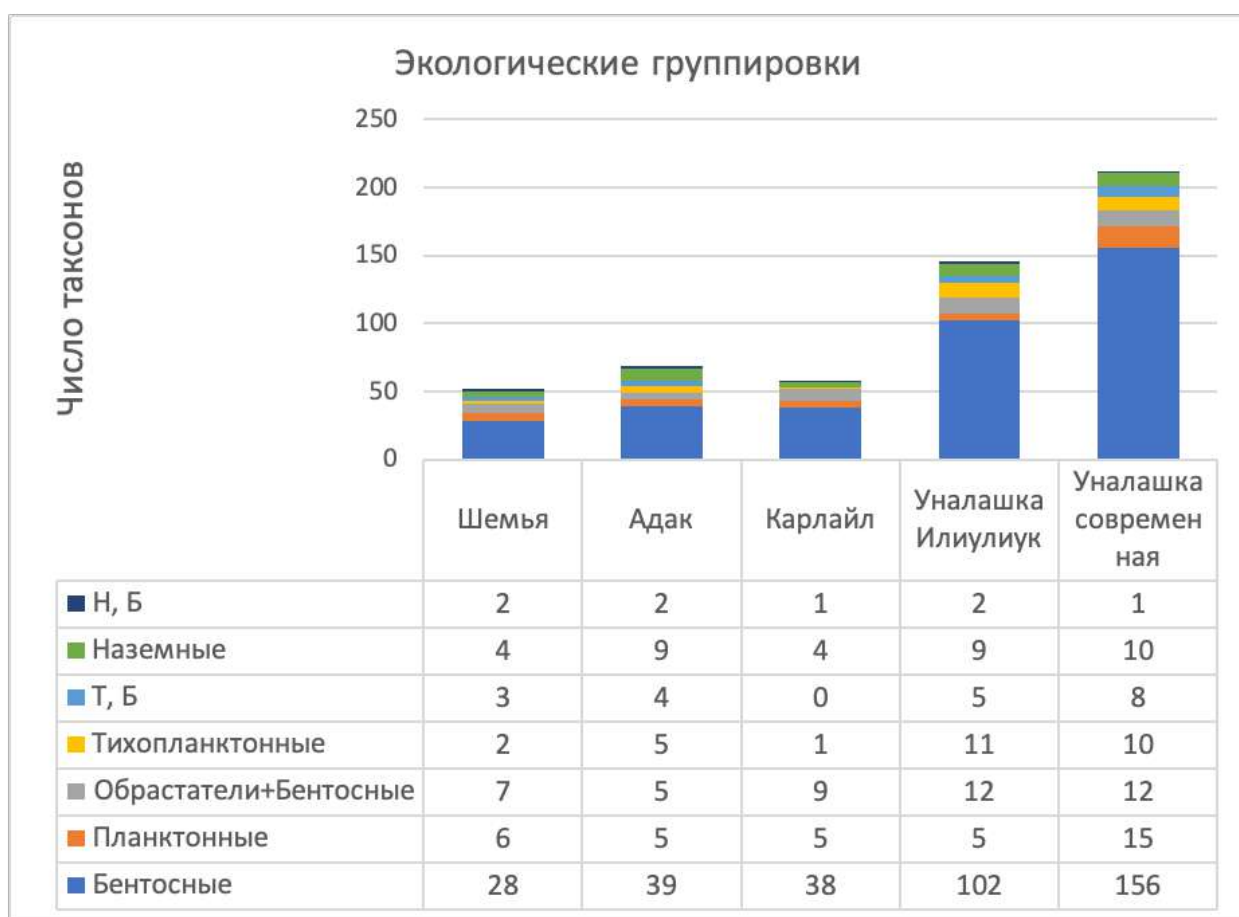


Рисунок 5.4. Распределение таксонов диатомовых водорослей, найденных в изученных материалах, по экологическим группировкам. Н – наземные, Б – бентосные, Т – тихопланктонные.

По отношению к содержанию растворенных солей в воде, из 395 таксонов обитателями исключительно пресных вод являются 276, что составляет 70% от общего числа таксонов, для которых эти данные известны (рис. 5.5). Обитателями солоноватых вод

являются шесть таксонов, при этом пресноводно-солонатоводными являются 85 таксонов. 11 из идентифицированных таксонов являются исключительно морскими. Обитателями солонатовых вод, выдерживающих высокие уровни засоления морской водой, являются 12 таксонов. К эвригалинным видам относятся три таксона из числа идентифицированных.

Наибольшее число солонатоводных и морских таксонов, выдерживающих или постоянно обитающих в водах с высоким содержанием соли, выявлено в материале с острова Карлайл (рис. 5.5). Это связано с расположением торфяного отложения вблизи моря (рис. 2.4.), на протяжении всего времени существования, подвергавшегося воздействию заплесков морской воды.

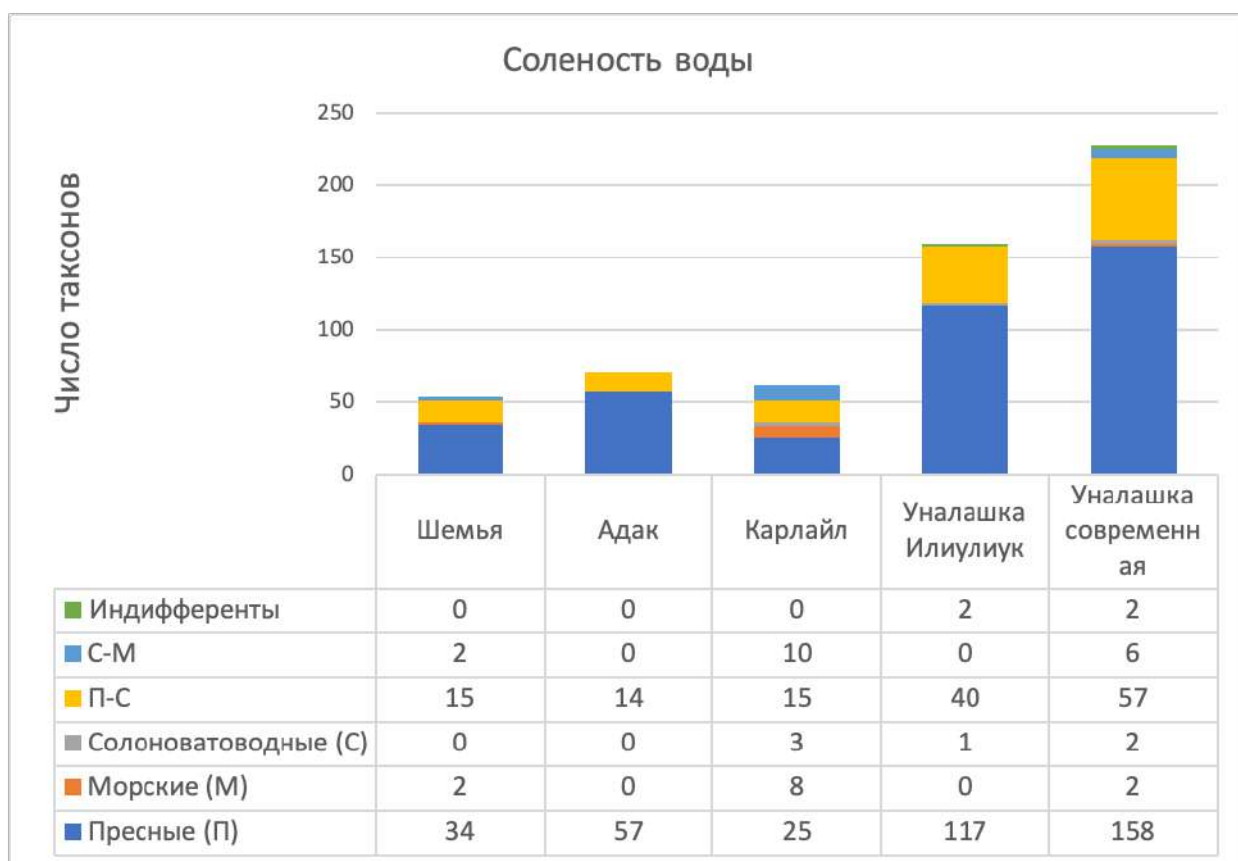


Рисунок 5.5. Распределение таксонов диатомовых водорослей, найденных в изученных материалах, по группам по отношению к солености вод.

По отношению к уровню трофности вод, из 220 таксонов для которых известны данные, 108 таксонов являются олиготрофами (49%), мезотрофами являются 24 таксона, обитателями эвтрофных и гиперэвтрофных вод являются 30 таксонов. 22 таксона являются

индифферентами по отношению к трофности воды и способны обитать в водах с разным уровнем растворенных органических веществ (рис. 5.6).

Среди торфяных отложений, наибольшее в процентном соотношении число таксонов-индикаторов содержания высокого уровня органического вещества в среде – мезотрофных, эвтрофных и гиперэвтрофных – отмечено в материале с острова Карлайл. Наибольшее в процентном соотношении число олиготрофных видов отмечено в материалах с островов Адак и Шемья (рис. 5.6). Наибольшее число индикаторов мезо- и эвтрофного состояния отмечено в современной диатомовой флоре острова Уналашка, что связано с прямым современным антропогенным воздействием.

По отношению к показателю рН среды, из 241 таксона 69 являются ацидофилами или ацидобионтами, 84 предпочитают значения рН около 7 (циркумнейтральные), 89 являются алкалибионтами или алкалифилами, пять индифферентны по отношению к показателю рН (рис.5.7).

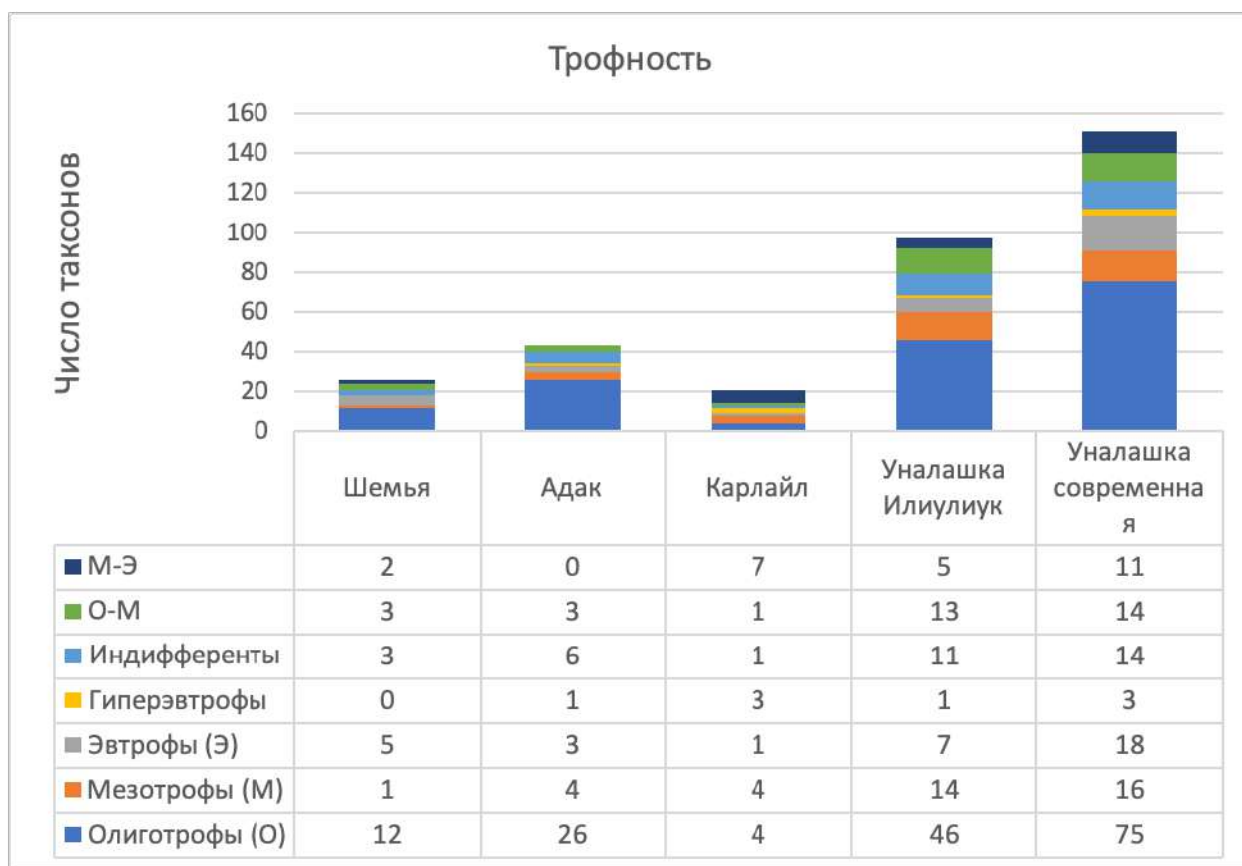


Рисунок 5.6. Распределение таксонов диатомовых водорослей, найденных в изученных материалах, по группам по отношению к трофности вод.

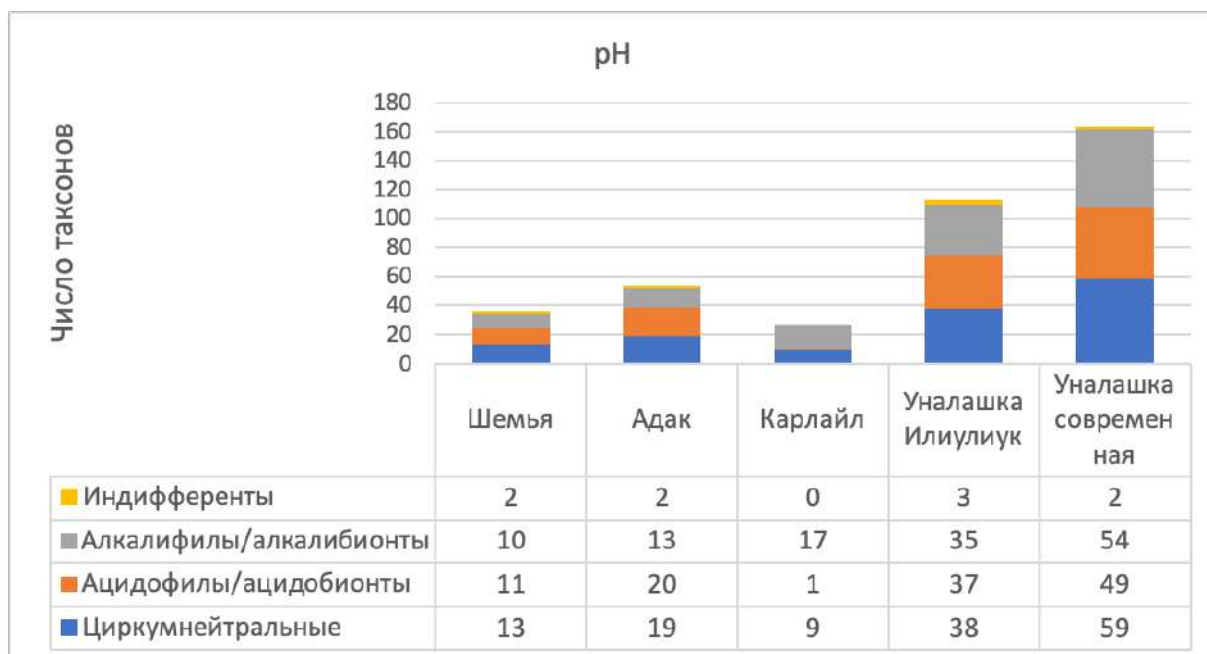


Рисунок 5.7. Распределение таксонов диатомовых водорослей, найденных в изученных материалах, по группам по отношению к рН среды.

В процентном соотношении, наибольшая доля алкалифилов и алкалибионтов обнаружена в материале с острова Карлайл, а наименьшая – в материале с острова Адак.

Таким образом, современная и ископаемая диатомовая флора Алеутских островов представлена преимущественно пресноводными бентосными таксонами, космополитными по своему распространению, предпочитающими олиготрофные воды. При этом доли видов, предпочитающих пониженные и повышенные значения рН, приблизительно равны и составляют 35% и 37% от общего числа обнаруженных видов соответственно.

В процентном соотношении наибольшая доля таксонов, предпочитающих щелочные воды, с умеренным и высоким уровнем содержания растворенных органических веществ, обнаружена в материале торфяного отложения CR-03 с острова Карлайл, что позволяет судить о хорошо проявленном воздействии на торфяник (а в прошлом и водоем) таких факторов, как море и присутствие птичьих колоний. При этом закономерно отмечено практически полное отсутствие ацидофильных видов.

6. Воздействие факторов на створки диатомовых водорослей в отложениях и их сохранность

Диатомовый анализ является одним из основных методов палеолимнологии, используемым для реконструкции изменений окружающей среды в прошлом, однако,

осадочные отложения панцирей диатомовых водорослей не всегда отражают особенности именно того сообщества живых организмов, в котором они были сформированы (Mikkelsen, 1977; Shemesh et al., 1989). Преобразование диатомовых сообществ в окаменелости представляет собой сложный комплекс специфических тафономических процессов, которые происходят как в толще воды, так и в отложениях, вызывая перемешивание, растворение и разрушение панцирей (Flower, Ryves, 2009). Танатоценоз образуется, прежде всего, в зависимости от типа биоценоза, то есть зависит от видового состава и количественного распределения диатомовых водорослей в водоеме. Последующие изменения зависят от различной сохранности створок разных видов, их растворимости за время прохождения толщи воды (первичное растворение) и затем в осадках (вторичное растворение). Выборочная растворимость панцирей диатомей приводит к формированию в осадках своеобразных комплексов, отличающихся не только отсутствием некоторых видов рецентного сообщества, но и относительным увеличением в танатоценозах количества тех видов, которые лучше всего сохраняются. Таким образом, высокая частота встречаемости вида в осадках далеко не всегда соответствует его высокой прижизненной численности, она зависит от лучшей или худшей сохранности панциря (Давыдова, 1985).

Панцирь диатомовых водорослей состоит из двух створок, неодинаковых по размеру (эпитеки и гипотеки), каждая из которых имеет поясковые ободки. Соединяясь вместе, поясковые ободки обеих створок формируют поясок. Структура створок и пояска диатомовых водорослей образована биогенным кремнеземом ($bSiO_2$), таким образом, одним из факторов, лимитирующих развитие диатомей, является содержание кремниевой кислоты в воде ($Si(OH)_4$).

Биогенный кремнезем освобождается в результате отмирания органического материала, оседающего на дно водоема (Round et al., 1990). Известно, что в водоемах кремний присутствует в виде соединений кремниевой кислоты в разных состояниях. К истинно растворимым соединениям кремния относятся ортокремниевая (H_4SiO_4) и метакремниевая (H_2SiO_3) кислота, а также поликремниевая кислота переменного состава $mSiO_2 \cdot nH_2O$. При $pH=7$ в воде ортокремниевая кислота присутствует на 99% в виде недиссоциированных молекул; при pH от 8 до 11 в воде могут содержаться ионы метакремниевой кислоты $HSiO_3^-$ (Клячко, Апельцин, 1971).

Большая часть предложенных моделей, описывающих процесс формирования створок у диатомовых, предполагает формирование органической матрицы из фибрилл и микротрубочек, на которой происходит отложение кремнезема. И. Сампер и И. Крёгер (Sumper, Kröger, 2004) предложили модель, утверждающую, что отложение кремнезема

происходит во внутриклеточных структурах, называемых кремний-депонирующие везикулы (*silica deposition vesicles*, SDVs), при этом в клетку кремний попадает за счет работы специфических транспортных белков (*silicic acid transporter protein*, SIT). Везикулы увеличиваются в размере во время деления клетки, и, как только завершается формирование элемента панциря (створки или копулы), сливаются с клеточной мембраной, депонируя кремнезем на ее наружную поверхность. Точный состав содержимого кремний-депонирующих везикул до сих пор до конца не изучен, в частности, не определено точно, в форме какого соединения кремний представлен в составе везикул. При высоких концентрациях кремний способен формировать трехмерный гель (Pier, 1979). Некоторые авторы предполагают, что в везикулах кремнезем может быть связан с органическим содержимым (Sullivan, 1986), или находиться в состоянии геля (Grachev et al., 2008).

Известно, что у пениатных диатомей формирование створки начинается с создания плотного кремнеземного валика в области будущего осевого ребра (стернума или рафостернума). У центрических диатомей формирование панциря происходит в несколько этапов. При этом у них также имеется более плотная кремнеземная зона (аннулюс), от которой идет дальнейшее формирование структуры панциря, причем, створка может формироваться как центростремительно, так и центробежно (Round et al., 1990). При растворении панцирей диатомовых именно инициальные зоны формирования створок, как наиболее плотные, сохраняются лучше (Sumper, Kröger, 2004).

В водной среде, створки диатомовых водорослей устойчивы к растворению (Lewin, 1961). Подобная устойчивость обусловлена двумя причинами. Первая из них связана с формированием внутри створки органических структур и органического слоя снаружи створки (Kotzsch et al., 2015; Tesson, Hildebrand, 2013). Этот органический слой может принимать участие в защите панцирей от растворения, связывая катионы металлов в комплексы, и, таким образом, уменьшая вымывание кремния с поверхности створок (Lewin, 1961; Brzezinski et al., 2003). Вторая причина устойчивости створок диатомовых к растворению связана с присутствием в среде катионов магния, железа и алюминия. Показано, что гидратированные ионы Al^{3+} реагируют со свободными гидроксигруппами на поверхности кремнезема, также препятствуя растворению панцирей (Lewin, 1961; Round et al., 1990).

Немаловажным фактором, от которого зависит степень растворения панциря, является его морфология: особенности строения панциря играют роль в выборочной сохранности определенных видов (Hurd et al., 1981; Barker, 1992).

Впервые в отечественной литературе растворение створок тонкопанцирных диатомей в процессе осаждения в водной толще и в поверхностном слое осадков было описано в работе И. Гильзена (1905). Избирательное растворение панцирей диатомовых, в частности, видов с малым содержанием кремния в панцире, признается главным фактором, влияющим на состав диатомовых комплексов морских донных отложений (Johnson, 1974; Burckle, 1984; Shemesh et al., 1989; Pichon et al., 1992).

Многочисленные опыты по наблюдению за растворением панцирей диатомей показывают, что лучшей сохранностью обладают те виды, панцирь которых содержит большее количество кремнезема. Содержание кремнезема в клетках, как правило, колеблется от 10% до 80%, а его количество и, следовательно, толщина стенок панциря, зависят от количества кремния, растворенного в водоеме. Было показано, что резкие колебания содержания кремнезема в клетках *Navicula pelliculosa* зависят от концентрации кремниевой кислоты в питательной среде: толщина стенок панциря колебалась от 0,02 до 0,06 мкм (Lewin, 1957). У ряда пресноводных пениатных диатомей толщина стенок равна 0,08-0,15 мкм (Einsele, Grimm, 1938). Виды большинства центральных диатомовых водорослей отличаются толстостенными панцирями. Таким образом, толщина стенок панциря варьирует в очень широких пределах: у тонкостенных форм она составляет десятые и сотые доли микрометра у толстостенных форм достигает 1–3 мкм. Кроме того, толщина стенок створок панциря у пениатных диатомей неодинакова: наибольшая – в области шва, наименьшая – у краев створок (Lewin, 1957). Помимо этого, шовные и бесшовные створки таксонов со створками разной морфологии (например, виды родов *Achnanthes*, *Cocconeis*) имеют разную тенденцию к растворению (Ryves et al., 2001).

Кроме особенностей строения клеток и физических факторов среды, на сохранность панцирей диатомей влияют внешние химические факторы. В частности, во многих работах показано, что в сильнощелочных условиях (при pH среды выше 9) панцири значительно сильнее подвержены растворению по сравнению со слабощелочными, нейтральными и кислыми условиями (Hurd, Theyer, 1977; Barker et al., 1994; McMinn, 1995). Например, П. Баркер с соавт. (Barker et al., 1994) показали, что сильнее панцири диатомей растворялись в щелочных водах с высоким содержанием одновалентных катионов (таких как Li^+ , K^+ , Na^+); наименьшая растворимость наблюдалась в кислых водах с содержанием двухвалентных катионов (таких как Mg^{2+} и Ca^{2+}). Показано, что наилучшую степень сохранности обеспечивают холодные мягкие воды в озерах, типичных для бореальных широт (Cameron, 1995), а наименьшую – воды теплые щелочных или соленых озер низких широт (Barker, 1992; Ryves, 1994). Результаты ряда исследования установили, что

растворение диатомей увеличивается с увеличением солености в ряде природных систем с преобладанием различных солей и в широком градиенте солености, включая малосоленые Mg-Ca бикарбонатные гренландские озера (Ryves et al., 2006), Na-K-Mg сульфатно-хлоридные испанские соленые озера (Reed, 1998b) и датские солоноватые прибрежные системы (Na-Cl; Ryves et al., 2004).

Таким образом, на растворимость панцирей диатомей и сохранность их в отложениях влияют как внешние условия среды (биологические, физические и химические факторы), так и особенности строения самих панцирей.

В контексте проведения палеорекоkonструкций, важным является понимание полноты сохранности тафоценозов с точки зрения растворения ключевых видов-индикаторов из числа диатомовых, а также степень искажения экологических и климатических реконструкций (Maskau et al., 2003, 2005). Изучение переноса изучавшем перенос планктонных диатомей через толщу воды в заливе Омура на западе Японии (Kato et al. (2003), выявило сохранность только около 3% створок, в то время как в Атлантическом океане только около 1% створок попадают в осадочные отложения (Treppe et al., 1996). В двух последних исследованиях также отмечается разница в растворении створок разных таксонов, причем легкорастворимые виды створок подвергаются значительно большему воздействию. Эти наблюдения особенно важны в палеоклиматическом контексте, поскольку позволяют предположить, что в реконструкциях будет наблюдаться дисбаланс (Battarbee et al., 2005). Для учета поправки на растворение створок диатомовых и получения скорректированных результатов, для некоторых регионов Северной Америки рассчитан индекс растворения створок (*diatom dissolution index*) (Ryves et al., 2006, 2009), однако в рамках данной работы мы не можем предположить применимость данных индексов к нашим данным, поскольку для начала необходимо выявить ключевые факторы воздействия на сообщества диатомовых водорослей Алеутских островов в голоцене. Однако, если предположить отсутствие сильного влияния вулканизма, антропогенного фактора и наличия птичьих колоний, то мы можем предполагать относительно хорошую сохранность створок, характерную для болот и мягких холодных вод бореальных широт.

Полученные нами при помощи сканирующей электронной микроскопии фотографии створок диатомовых водорослей позволяют сделать некоторые наблюдения о сохранности их створок в изученных материалах.

В торфе с острова Шемья обнаружены виды, обладающие разной степенью сохранности панциря, в связи с чем, идентификация их до видового уровня вызывает

проблемы. С одной стороны, выявлены виды с более тонкими створками: створки этих видов преимущественно подвергаются растворению, однако, все еще подлежат идентификации до рода (например, *Cavinula* (рис. 6.1.а), *Stauroforma*).

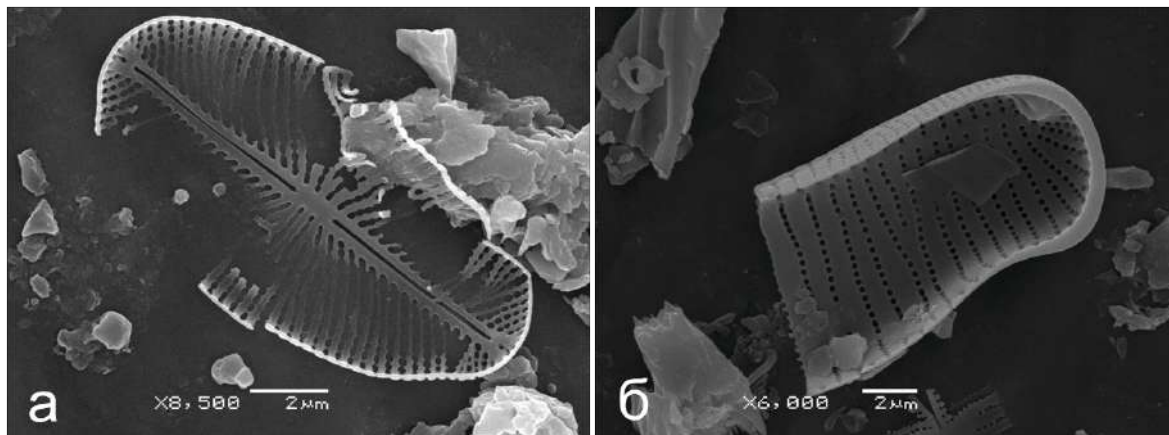


Рисунок 6.1. а) Сильно растворенная створка *Cavinula cocconeiformes* f. *elliptica*
б) Обломок створки *Eunotia* sp. (о. Шемья)

С другой стороны, нами отмечены виды, имеющие более грубые створки, которые, очевидно, претерпевали механическое воздействие среды: эти виды представлены обломками, что также затрудняет их определение до видового уровня (например, многие виды рода *Eunotia* и *Pinnilaria*) (рис. 6.1.б).

Наилучшей сохранностью, согласно нашим наблюдениям, обладают представители центрических диатомовых водорослей (рис. 6.2). По-видимому, это может быть объяснено, во-первых, значительно большим содержанием кремнезема в створках (по сравнению с видами пеннатных диатомей); во-вторых, их аутоэкологией: являясь планктонными формами, они принимают меньшее участие в придонных тафономических процессах.

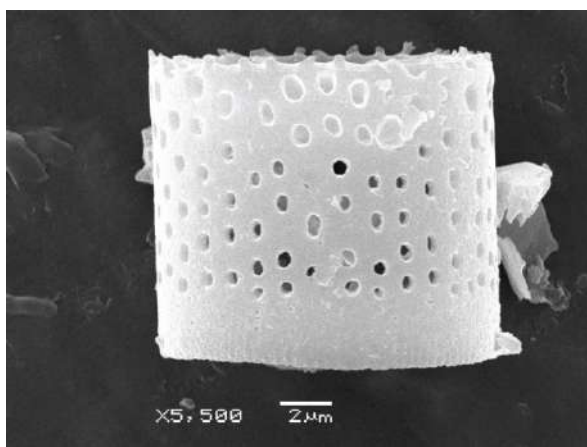


Рисунок 6.2. Створка *Aulacoseira crassipunctata* хорошей сохранности, остров Шемья.

Что касается сохранности диатомовых из торфяного отложения с о-ва Карлайл, то мы не наблюдали в нашем материале растворенных створок. В целом, для отложения с о-ва Карлайл, можно отметить относительно лучшую (по сравнению с о. Шемья) сохранность створок как центрических, так и пеннатных диатомей (рис. 6.3).

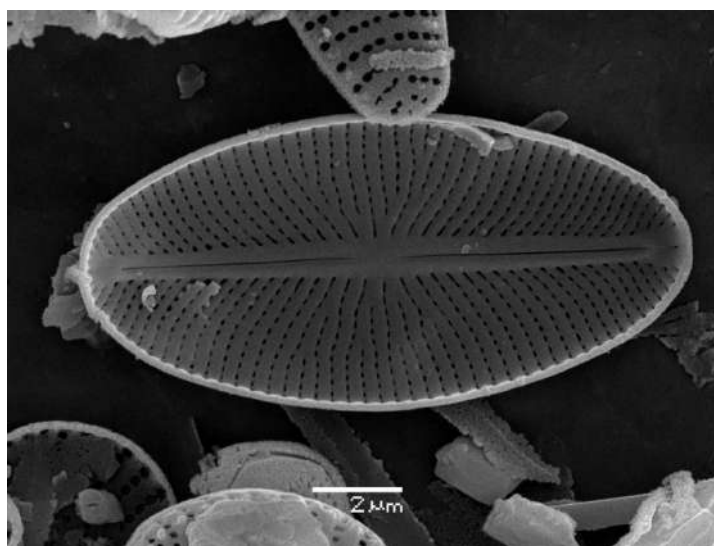


Рисунок 6.3. Створка *Cavinula cocconeiformes* f. *elliptica* хорошей сохранности, остров Карлайл.

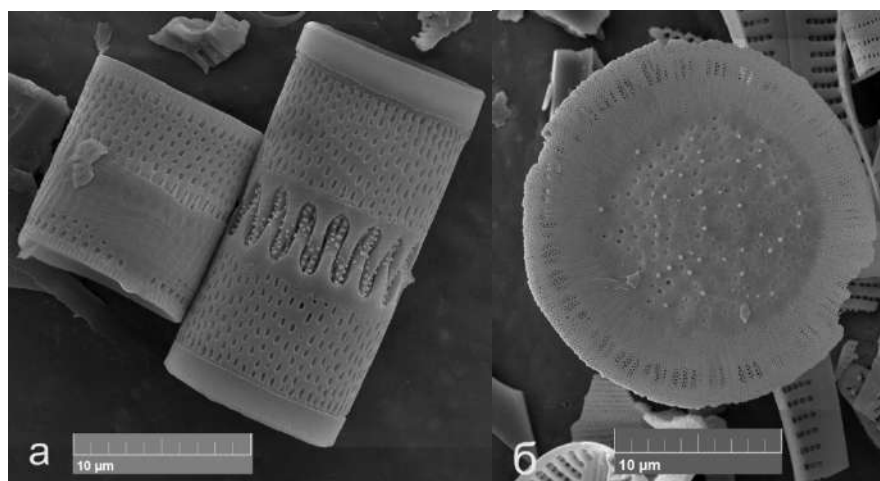


Рисунок 6.4. а) Хорошо сохранившиеся створки представителя рода *Aulacoseira*; б) створка тонкопанцирной центрической *Lindavia radiosa* с отколотыми краями (о. Уналашка).

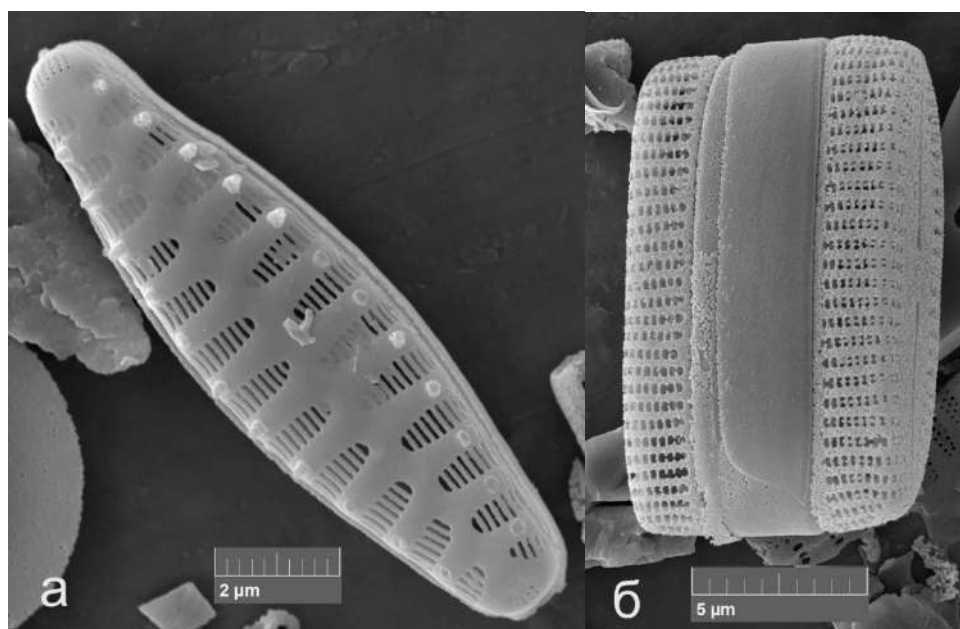


Рисунок 6.5. а) створка мелкой пеннатной диатомовой прекрасной сохранности; б) створка мелкой пеннатной диатомовой с признаками начала растворения структур (о. Уналашка).

Хорошо силифицированные центрические формы в материале с острова Уналашка (рис. 6.4.а) также имеют хорошую сохранность, демонстрирующую отсутствие химического и механического воздействия. При этом края слабо силифицированных створок откалываются (6.4.б), но не демонстрируют следов растворения, сохраняя все тонкие наружные и внутренние структуры. И крупные, и мелкие створки пеннатных

диатомовых, отмеченные в материале, как правило имели отличную сохранность (рис. 6.5.а), однако редко встречались и обломки, и створки с признаками начала растворения (рис. 6.5.б).

Материал с острова Адак, помимо относительно малого числа встреченных створок, отличается большим количеством обломанных и треснувших створок пеннатных диатомовых (рис. 6.6.), однако центрические диатомеи также, как и в материале с других островов, демонстрируют отличную сохранность.

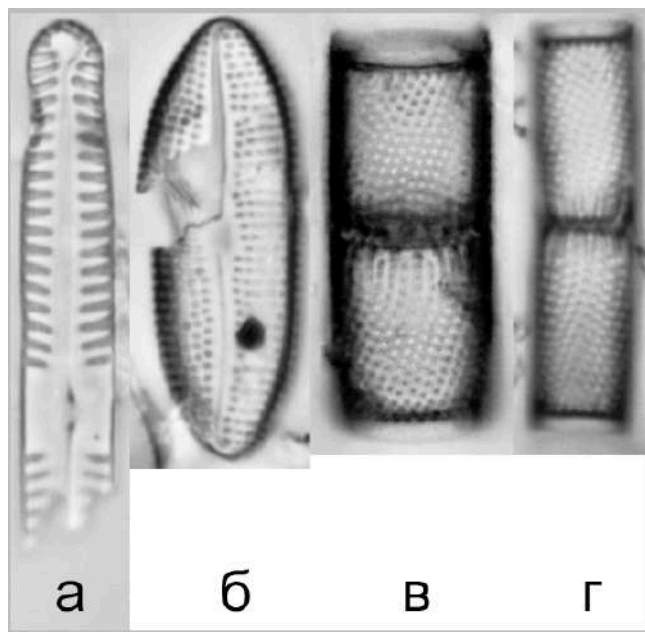


Рисунок 6.6. а, б) обломанные створки пеннатных диатомей из рода *Pinnularia* и *Boreozonacola*; в, г) створки центрических представителей рода *Aulacoseira* хорошей сохранности (о. Адак)

Интересным фактом является тот факт, что мы наблюдали растворение панцирей диатомовых водорослей, которые развивались в водоеме с пониженными значениями рН (рис. 5.7), тогда как по литературным данным, наоборот, панцири диатомей растворяются, при повышенных значениях рН (Hurd, Theyer, 1977; Barker et al., 1994; McMinn, 1995 и др.) и в более теплых условиях (Ryves et al., 2006).

На основании полученных нами данных, мы не можем сделать заключений о связи степени сохранности с каким-то конкретным фактором окружающей среды. Вероятно, при проведении диатомового анализа нужно учитывать комплексное воздействие таких факторов, как показатель кислотности вод, общий уровень минерализации и прохождение в прошлом различных геологических процессов. В целом, можно заключить, что створки диатомовых водорослей из исследованного торфяного отложения с о. Шемья обладают

относительно плохой сохранностью, что во многих случаях затрудняет их точную идентификацию; в то время как створки диатомовых в исследованных материалах с островов Адак, Карлайл и Уналашка имеют значительно лучшую сохранность (что является одной из причин обнаружения бóльшего числа таксонов в материале с этих островов), даже несмотря на факты осаждения вулканических пеплов и воздействия птичьих колоний, зафиксированных в истории развития отложений.

7. Анализ глобальных изменений климата в регионе на основании динамики численности индикаторных таксонов

Проведенный диатомовый анализ, подкрепленный результатами статистического анализа с применением метода главных компонент, демонстрирует, что как минимум на два водоема из четырех в голоцене в большей степени оказывали влияние локальные факторы. Так, на диатомовое сообщество водоема на острове Шемья сильное влияние оказали наносы песка, приведшие к полному пересыханию первоначального водоема и смене диатомового сообщества, фактически, на старом месте после засыпания старого возник уже другой, новый водоем (рис. 3.1.2). Водоем на острове Карлайл также претерпевал неоднократное засыпание вулканическим материалом (Okuno et al., 2017; Kuzmicheva et al., 2019), однако к полному пересыханию водоема и смене диатомового сообщества это, согласно полученным нами данным, не приводило (рис.3.2.2). История развития водоема на островах Адак и Уналашка во многом совпадает с историей водоема на острова Шемья, за исключением практически полной смены диатомового сообщества на последнем. При этом водоем на о. Шемья сохранял свою олиготрофность и пониженные значения рН на протяжении всего времени существования, а для водоема с о. Уналашка отмечено смещение условий от олиготрофных к мезотрофным и колебания рН в узких пределах.

Водоемы, которые располагались на месте торфяных отложений на островах Адак и Уналашка, не претерпевали воздействия со стороны моря, поскольку оба торфяных отложения были в течение всего голоцена удалены от береговой линии. Их диатомовые сообщества, по всей видимости, отражают те условия среды, которые присущи водным экосистемам территорий, располагающихся в глубине островов. В пользу этого говорит и наибольший среди островов коэффициент их видового сходства. Изучение первых 40 см колонки с острова Адак, отсутствующих в нашем распоряжении, с высокой долей вероятности может привести к обнаружению в современной диатомовой флоре тех же таксонов, что и на острове Уналашка. Водоем на острове Карлайл отличает комплекс солоноватоводных (*Cosmioneis* spp., *Diademsis* spp.) и алкалифильных (*Navicula* spp.,

Nitzschia spp.) видов, который входит в состав ядра диатомового сообщества, что говорит о проявленном влиянии со стороны морских водных масс.

Мы проанализировали изменение численности некоторых индикаторных таксонов в колонках всех четырех отложений (рис. 7). Скоррелированная по времени динамика численности позволила установить некоторые закономерности, отражающие характер климатических изменений на отдельных островах и разных частях гряды. Для анализа были отобраны таксоны, отражающие общую трофность воды (*Pinnularia* spp., *Stauroforma exiguiformis*, *Cyclotella kingstonii*), соленость (*Diploneis pseudovalis*), температуру (*Pinnularia* spp., *Diadismis mochalovae*), глубину (*Aulacoseira* spp., *Cyclotella kingstonii*, *Diadismis mochalovae*, *Humodophila laevisissima*), увлажнение (*Pinnularia* spp.) и значение pH (*Eunotia curtagrunowii*, *Pinnularia obscura*, *Pinnularia sinistra*, *Stauroforma exiguiformis*), чьих створок было найдено суммарно для всех островов не менее 100.

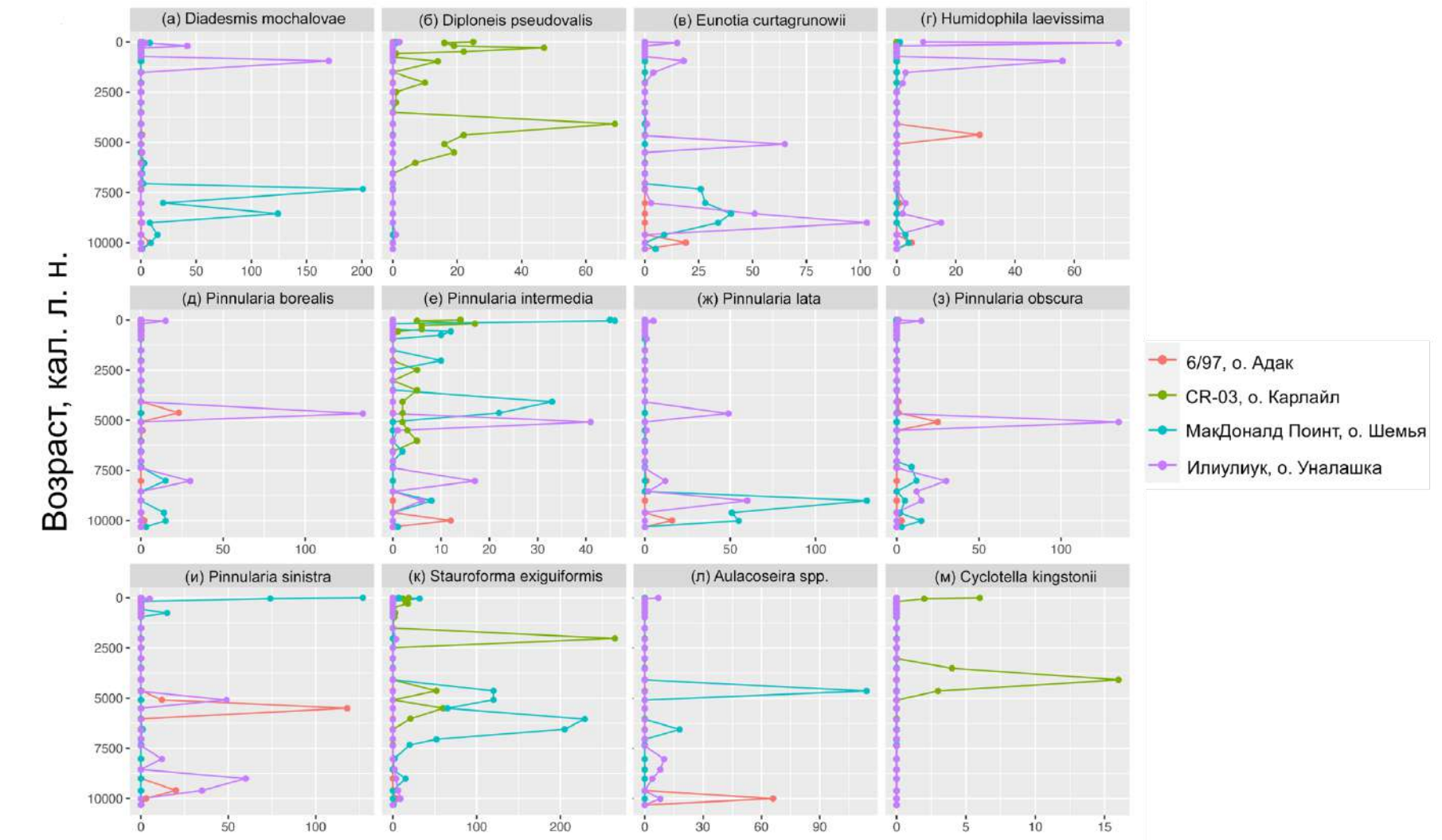


Рисунок 7. Динамика численности избранных индикаторных таксонов во всех изученных колонках торфяных отложений, скоррелированная во времени.

В качестве видов-индикаторов глубины водоема были выбраны представители рода *Aulacoseira* (рис. 7. л) и *Cyclotella* cf. *kingstonii* (рис. 7. м), последняя была отмечена среди центрических планктонных диатомовых только в материале с острова Карлайл. На острове Шемья род *Aulacoseira* представлен видами *A. canadensis* и *A. crassipunctata*. Несмотря на то, что *A. canadensis* является вымершим видом, существовавшим в миоцене, и вымывается в водоемы при эрозии диатомитов, а *A. crassipunctata* обитает в современных водоемах западной части Северной Америки, оба вида предпочитают слегка подкисленные холодные воды с низкой электропроводностью и высоким содержанием растворенного органического углерода (Bahls et al., 2009). На острове Адак род представлен видами *A. ambigua* и *A. subarctica*. *A. subarctica* появляется в водоемах северных и умеренных широт в ответ на начало органического загрязнения, однако потом, при дальнейшем загрязнении исчезает (Gibson et al., 2010). *A. ambigua* обитает в разнообразных по условиям водоемах и водотоках. На острове Уналашка среди представителей рода доминантом как в ископаемом, так и в современном материале, является *A. alpigena*, предпочитающая холодные олиготрофные воды (Potarova, 2009). Вид *Cyclotella kingstonii*, описанный Лореном Бальсом в 2009 из озера Фонтана (Fontana Lake), Северная Каролина, США предпочитает слегка загрязненные органикой воды (Lowe, 2015).

На всех четырех островах центрические диатомовые в массе отмечены в период времени до 4500 л.н. При этом их пик на острове Адак наблюдается в период 10000–9500 л.н., на острове Шемья численность планктонных форм постепенно увеличивалась с 7500 до 4500 л.н. (время засыпания первоначального водоема), на острове Уналашка центрические диатомовые отмечены только в начале (10000–7500 л.н.) и в конце (100 л.н. – наше время) существования водоема. На острове Адак исчезновение центрических планктонных форм происходит значительно раньше – около 10000 л.н., при этом слоев вулканического пепла, предшествующего ему, не выявлено. Помимо роста численности планктонных форм, на острове Шемья отмечен значительный рост численности *Stauroforma exiguiformis* – вида-ацидофила, предпочитающего холодные воды и индикатора наличия зоны макрофитов (рис. 7. к). Его численность демонстрирует динамику, схожую с динамикой планктонных видов рода *Aulacoseira*, постепенно увеличиваясь к 5500 л.н., а затем вполнину уменьшаясь к 4500 л.н. Помимо *S. exiguiformis*, индикатором макрофитов и наличия хорошо аэрируемых участков является *Diadismis mochalovae* (рис. 7. а), пик численности которого совпадает со *S. exiguiformis*.

Таким образом можно предположить наиболее влажные условия и большее количество осадков на островах Адак и Уналашка и Шемья с самого начала голоцена до

4500 л.н. на острове Шемья и Уналашка. Постепенное уменьшение глубины водоемов и увеличение зоны макрофитов и рост численности подтверждающих это эпифитных таксонов свидетельствуют в пользу такой возможной смены климата. При этом в последние 2000 лет водоем на острове Уналашка являл собой болото с характерным набором ацидофильных и аэрофильных видов: *Eunotia* spp. (рис. 7. в), *Diadesmis mochalovae*, *Humidophila laevis* (рис. 7. г), что свидетельствует о локально более влажных условиях. Данные споро-пыльцевого анализа подтверждают данный факт (Смышляева, 2022), однако такое локальное увлажнение, по всей видимости, является отражением удержания воды слоями вулканического пепла.

Наиболее теплый период на всех островах гряды находит свое отражение в наибольшем видовом разнообразии и численности видов в период 9000–4500 л.н. (*Encyonema* spp., *Gomphonema* spp., *Navicula* spp., *Nitzschia* spp.). Более холодные условия в районе гряды до 4500 л.н. подтверждает и динамика холодолюбивых таксонов из рода *Pinnularia*. Выбранный нами комплекс холодолюбивых и ацидофильных видов – *P. borealis* (рис. 5.1.д), *P. intermedia* (рис. 8.е), *P. lata* (рис. 5.1.ж), *P. obscura* (рис. 7.з) и *P. sinistra* (рис. 7.и) – можно разделить на две группы. В первую группу входят типичные обитатели почв и моховых подушек *P. borealis*, *P. intermedia* и *P. obscura* (Van de Vijver et al, 2004; Van Kerckvoorde et al., 2010). *P. lata* и *P. sinistra*, входящие во вторую группу, обитают в холодных олиготрофных водах (Krammer, 2000). Динамика численности первой группы на трех островах (Адак, Шемья и Уналашка) совпадает (10000–6500 л. н.), совпадают и максимумы численности для *P. borealis* и *P. obscura* на островах Адак и Уналашка в период 5000–4500 л. н. Пики численности второй группы совпадают для острова Адак и Уналашка в периоды 10000–8000 и 5000–4500 л.н. Примечательно, что численность видов с наименьшим температурным оптимумом (*P. borealis*, *P. lata* и *P. obscura*) максимальна на острове Шемья до 7500 л.н., а на островах Адак и Уналашка в период 5000–4500 л.н., причем в небольших количествах створки присутствуют в самых верхних слоях отложения с острова Уналашка. Данный факт позволяет предположить сохранение более холодных условий в центральной и восточной частях гряды. Холодный период неогляциала (~3000 л.н.) находит отражение в видовом составе диатомовых водорослей на всех островах и выражается в сохранении относительно высокой численности створок холодолюбивых таксонов.

Колебания уровня моря влияли на изменение диатомового сообщества на островах Карлайл и Шемья, водоемы на которых располагались в непосредственной близости к берегу. Водоем на острове Карлайл постоянно испытывал воздействие соленых водных

масс, попадающих, вероятно, с заплесками волн. Среди всех изученных материалов, материал с острова Карлайл содержит наибольшую долю солоноватоводных, морских и алкалофильных таксонов. Помимо этого, о постоянном засолении воды свидетельствует относительно высокая численность створок солоноватоводных *Diploneis pseudovalis* (рис. 7.6) и *Cosmioneis pusilla* практически во всех слоях отложения, что позволяет говорить о постоянных заплесках, а не заносе солоноватоводных видов птицам, обустроивавшими колонии у водоема (Kuzmicheva et al., 2019). При этом пики численности *D. pseudovalis* совпадают с пиками численности *C. kingstonii*, что свидетельствует о глубоководности водоема. Створки данных таксонов имеют минимальную численность или вовсе отсутствуют в период времени с 2500 до 1500 л.н., при этом максимальных значений достигает индикатор привноса в среду органики и наличия макрофитов *S. exiguiformis*. В этот же период времени максимальных значений достигает концентрация тяжелого изотопа азота (рис. 3.2.3), свидетельствующего о воздействии птичьих колоний на водоем (Kuzmicheva et al., 2019). Затем концентрация азота значительно снижается. Отмечено, что 2000 и 1050 л.н. на водоем повлияло осаждение вулканического пепла, приведшее, согласно нашим данным, к частичному обелению водоема и сокращению численности гнездящихся птиц (Kuzmicheva et al., 2019). Сообщество диатомовых водорослей последнего тысячелетия отражает холодные (комплекс холодолюбивых *Pinnularia* spp.) и относительно сухие условия (*Humidophila gallica*, *Pseudofallacia losevae*), при сохранении влияния морских водных масс и засоления (*Diploneis interrupta*, *Diploneis pseudovalis*, *Cosmioneis pusilla*). На всем протяжении существования водоем на острове Карлайл оставался щелочным, солоноватоводным (*Diploneis* spp., *Cosmioneis* spp.) и имел высокий уровень содержания растворенных органических веществ (*C. kingstonii*, *S. exiguiformis*).

История водоема на острове Шемья также включает в себя эпизоды присутствия гнездящихся колоний птиц, отражение находят и колебания уровня моря. При этом, на всем протяжении своего существования водоем остается пресноводным и олиготрофным с кислыми водами, даже несмотря на итоговое полное обмеление и формирование нового сообщества. Это позволяет предположить, что изученный материал отобран в периферической, а не центральной части некогда существовавшего водоема.

Важным является и тот факт, что резкий рост численности створок диатомовых водорослей *Stauroforma exiguiformis* и *Staurosira venter* в отложении и на острове Карлайл, и на острове Шемья, отражают начало внесения азота в среду через гуано гнездящихся птиц. Об этом говорит факт того, что пики численности створок вышеупомянутых видов приходятся на начало увеличения содержания тяжелого изотопа азота в отложениях (рис.

3.1.3, рис. 3.2.3). Данные виды являются индикаторами наличия зоны макрофитов и роста уровня трофности вод, при этом они не выдерживают высоких уровней загрязнения вод (Peeters, Ector, 2017; Hofmann et al., 2018). Это позволило нам с экологической точки зрения проинтерпретировать главные компоненты, связанные с содержанием азота. Помимо этого, именно на начальных этапах внесения азота диатомовые сообщества демонстрируют наивысшее разнообразие, индекс Шеннона имеет максимальные значения именно в эти периоды времени на обоих островах. Таким образом, увеличение численности видов-индикаторов можно рассматривать как предиктивный сигнал к поступлению азота в среду.

Интересным является пик численности видов из рода *Diploneis* (*D. ovalis*, *D. krammeri*) в период времени с ~3000–2000 л.н. (рис. 3.1.2). Эти таксоны предпочитают чистые холодные воды с низкой электропроводностью. Начало накопления слоев песка в отложении началось около 4500 л. н., приводя к постепенному обмелению водоема. Известно, что уровень моря на острове Шемья отступал 2880 и 1800 л.н., что соответствовало периоду более сухих условий в регионе (Savinetsky et al., 2004), однако это отступление способствовало прекращению накопления песка, увеличению глубины водоема (*Diploneis* spp.) и развитию обширной зоны макрофитов (*Diadasmus mochalovae*, *Chamaepinnularia* spp., *Stauroforma exiguiformis*, *Staurosira* spp.). Максимум содержания азота в среде приходится на 4000 л.н., что свидетельствует о воздействии птичьих колоний на водоем (рис. 3.1.3). Дальнейшее отступление моря, по всей видимости, повлекло за собой перемещение птичьих колоний в новые местообитания, расположенные ближе к новой береговой линии, позволяя водоему частично восстановить глубину, избегая дальнейшего зарастания макрофитами вследствие сокращения доступного азота в среде. Помимо этого, птицы являлись добычей алеутов, промышлявших на острове Шемья, однако данные изучения относительного обилия птичьих костей на островах Шемья и Амичитка демонстрируют, что несмотря на исторические изменения численности птиц, они не были связаны с истреблением путем охоты и являются отражением изменения экологических параметров, влияющих на распределение пищи (Causey et al., 2005).

8. Описание новых таксонов диатомовых водорослей, обнаруженных в регионе исследования.

В данном разделе приводятся описание и диагнозы для трех таксонов, обнаруженных при изучении материалов голоценовых торфяных отложений и современных проб из водных объектов на о. Уналашка и признанных новыми в силу уникального сочетания морфологических признаков. Морфологическая терминология,

использованная при описании таксонов, согласуется с Ross et al. (1979) и Gogorev et al. (2018). Описания всех трех таксонов опубликованы (Neptyukhina et al., 2018; Neptyukhina, Chudaev, 2023).

8.1. Остров Шемья, торфяное отложение МакДоналд Поинт

При анализе материала торфяного отложения МакДоналд Поинт с о. Шемья, нами был обнаружен таксон из рода *Pinnularia* Ehrenb., который имел комбинацию морфологических признаков, не совпадающую с таковой у известных представителей рода. Наличие уникального сочетания линейных по очертанию створок, широкой фасции и относительно грубых штрихов позволили признать данный таксон новым для науки. Примечательно, что створки данного вида обнаружены нами только в ископаемом материале, на глубинах 215–270 см от уровня земли, что, согласно построенной модели роста торфяного отложения и радиоуглеродным датировкам, соответствует возрасту 3300–4800 л.н. (Смышляева, 2022).

***Pinnularia arkadii* Neptyukhina, Chudaev et Gololobova, 2018**

[Рис 8.1]

Створки линейные, с параллельными краями и широко закругленными концами. Створки длиной 45,8–66,0 мкм, (в среднем 54,3 мкм), шириной 11,2–13,2 мкм (в среднем 12,1 мкм) (n=14 створок). Осевое поле узкое, 1/7–1/5 ширины створки, слабо расширяется к центральному полю. Центральное поле образует у шва широкую фасцию, иногда слегка асимметричную, ромбовидную. Шов узкобоковой. Наружные проксимальные центральные узелки мелкие, но отчетливые, каплевидные, загнутые в сторону первичной стороны створки. Наружные терминальные шовные щели изогнуты в сторону вторичной стороны створки, серповидные. Внутренний проксимальный шов заканчивается односторонним изгибом, с интермиссией. Внутренние дистальные окончания шва представляют собой слабо развитые хеликтоглоссы. Плотность штрихов 5,6–6,6 в 10 мкм (в среднем 6,0 мкм, n=14 створок). Штрихи расходятся в середине створки, параллельны или слегка сходятся вблизи полюсов. Центральный узел присутствует, но слабо развит внутри и не закрывает проксимальные концы шва. Бороздки не пересекаются продольными полосами. Ободки имеют один ряд перфораций.

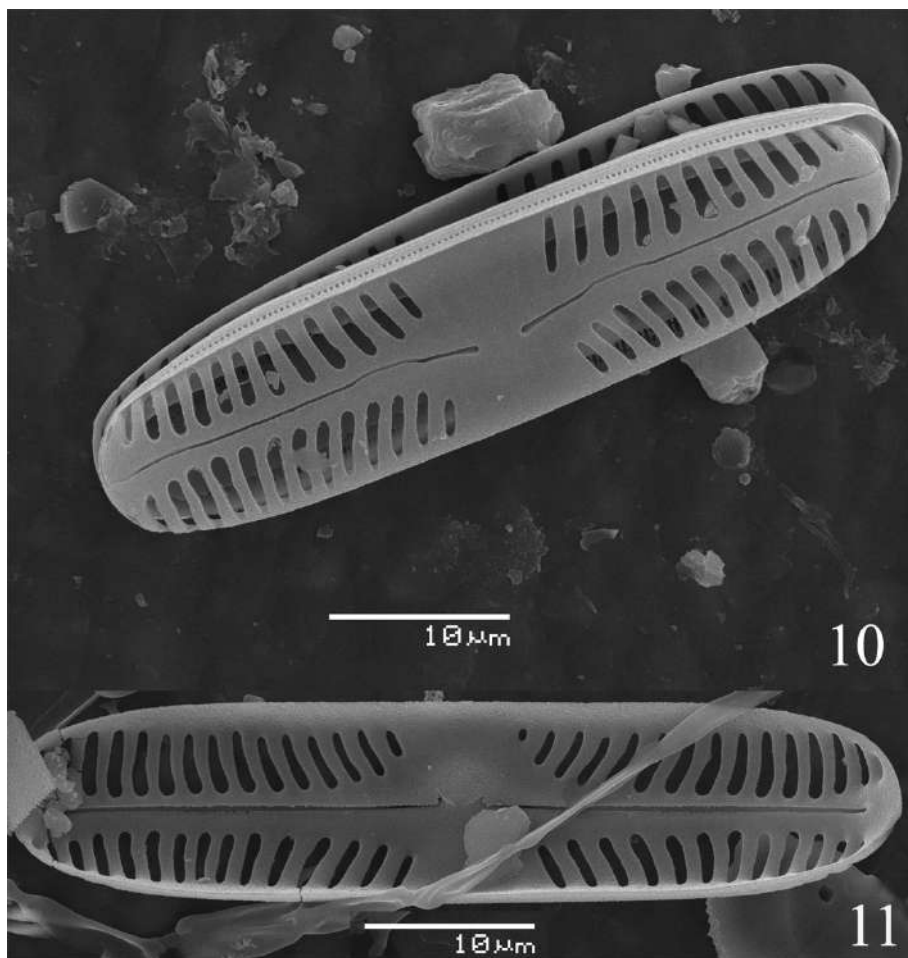
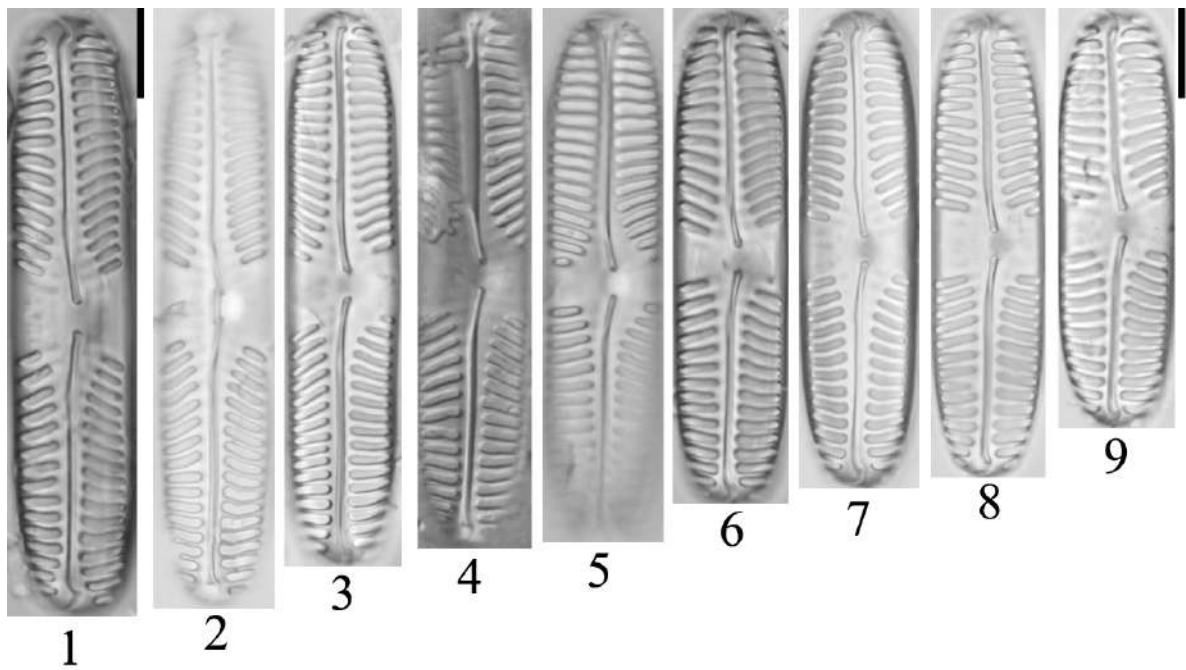


Рис.8.1. *Pinnularia arkadii* Neprlyukhina, Chudaev et Gololobova, 2018. 1–9 – внешний вид створок, световая микроскопия с использованием дифференциального интерференционного контраста (ДИК). 10 – внешний вид панциря, сканирующая электронная микроскопия, 11 – вид створки изнутри. Масштабный отрезок для 1–9 = 10 мкм.

Типовой материал. о. Шемья, Аляска, торфяное отложение МакДоналд Поинт (52°42'30.37" с.ш., 174°09'03.76" в.д.), Сборщики: А. Савинецкий, Н. Киселева, Б. Хасанов. Голотип: препарат № 640s1 (Рис.8.1, створка под номером 3) в Коллекции диатомовых водорослей кафедры микологии и альгологии МГУ им. Ломоносова, Москва, Россия.

Распространение. В настоящее время вид *P. arkadii* известен только из своего типового местообитания. Створки вида были найдены в образцах № 630–641 (Коллекция диатомовых водорослей кафедры микологии и альгологии), что соответствует материалу из торфяного отложения с глубин 215–270 см от уровня земли. Наибольшее количество створок найдено в образце № 640 (260–265 см, 4060 ± 80 л.н., IEMAЕ-1262).

Сопутствующие виды. В материале, где отмечены створки *P. arkadii*, также присутствуют створки *P. inconstans* A. Mayer, *P. intermedia* (Lagerstedt) Cleve, *P. islandica* Østrup (доминирующий вид), *P. renata* Krammer.

Этимология. Вид назван в честь нашего коллеги и друга, д.б.н. Аркадия Борисовича Савинецкого.

Дифференциальный диагноз. Для точного подтверждения уникальности комбинации морфологических признаков *Pinnularia arkadii*, было проведено сравнение с близкими по морфологии таксонами рода *Pinnularia*. *P. kulikovskiyana* Gogorev (= *P. franconica* (Krammer) Kulikovskiy, Lange-Bert. et Metzeltin, nom. illeg.), *P. rabenhorstii* (Grunow) Krammer var. *subantarctica* Van de Vijver et Le CoHu и *P. idsbensis* Pavlov et Levkov отличаются от *P. arkadii* преимущественно отсутствием фасции и более грубыми штрихами. *P. linearidivergens* Kulikovskiy, Lange-Bert. et Metzeltin отличается от *P. arkadii* штыкообразными терминальными щелями шва, утоньшенной к краям створок фасцией и заметно большей частотой штрихов. *P. brebissonii* (Kütz.) Rabenh. обладает более выраженными расходящимися штрихами возле центра створки, и сходящимися штрихами возле верхушек створки. Кроме того, частота штрихов у *P. brebissonii* выше и концы створок менее закругленные. *P. eifelana* Krammer и *P. inconstans* A. Mayer имеют более широкое осевое поле, резко сужающееся к концам створки, более узкую фасцию и менее грубые штрихи. *P. aestuarii* Cleve отличается полусложным швом, более узкой фасцией, практически параллельными штрихами и большими по размеру створками. *P. tolottiana* Lange-Bert. et Metzeltin имеет слегка триундулирующие края створки и субпараллельные, более частые штрихи. *P. laperousei* Van de Vijver et Beyens отличается от *P. arkadii* слегка оттянутыми концами створок и большим числом штрихов в 10 мкм. Морфологические характеристики *P. arkadii* и вышеупомянутых сходных таксонов приведены в таблице 8.1.

Таблица 8.1. Сравнение *Pinnularia arkadii* и морфологически сходных таксонов¹

Таксон	Очертания створки	Концы створки	Длина створки (мкм)	Ширина створки (мкм)	Штрихов в 10 мкм	Фасция	Источник
<i>P. arkadii</i>	линейные	скругленные	46-66,1	10-12,7	6-8	присутствует	
<i>P. franconica</i>	линейные	широко оттянутые	45-67	12-13,5	4-5	отсутствует	Krammer, 2000*
<i>P. rabenhorstii</i> var. <i>subantarctica</i>	линейные	скругленные	40-58	12-14	5-6	отсутствует	Van de Vijver et al, 2002
<i>P. linearidivergens</i>	линейные	широко скругленные	50-80	12-16	10-11	присутствует	Krammer, 2000**
<i>P. brebissonii</i>	линейно-эллиптические	широко скругленные	15-87	5,6-12	9-13	присутствует	Krammer, 2000
<i>P. eifelana</i>	линейные	клиновидно закругленные	38-75	8-11	7-10	присутствует	Krammer, 2000
<i>P. inconstans</i>	линейные	клинообразно скругленные	40-80	10,2-14,5	7-9	присутствует	Krammer, 2000
<i>P. laperousei</i>	линейные, слегка выпуклые края	слегка оттянутые, тупо закругленные	44-55	8-10	10-11	присутствует	Van de Vijver et al, 2002
<i>P. aestuarii</i>	линейные	broadly cuneiform rounded	66-120	14-16	6-8	присутствует	Krammer, 2000
<i>P. tolottiana</i>	слегка волнистые	широко скругленные	33-52	7,5-10	10-11	присутствует	Lange-Bertalot et al, 2003
<i>P. idsbensis</i>	линейные	широко скругленные	33,0–71,5	11,0–14,0	4-6	отсутствует	Pavlov, Levkov, 2013

¹Средние значения приведены в скобках (n = 14 створок); * — стандартная ошибка, ** — приводится автором *P. rabenhorstii* var. *franconica* Krammer, *** — приводится автором как *P. divergens* W. Sm. var. *linearis* Østrup

8.2. Остров Уналашка, диатомовая флора современных водных объектов

При изучении проб воды, отобранных из разных водных объектах на острове Уналашка, нами были обнаружены створки двух представителей рода *Meridion* C. Agardh, признанные нами новыми для науки (Neplyukhina, Chudaev, 2023). На момент написания данной работы, согласно базе данных AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2023), признаны валидными девять видов, пять разновидностей и два формы, принадлежащие роду *Meridion*. Примечательно, что за последние десять лет, в отличие от других родов пресноводных диатомовых водорослей, в роде *Meridion* было описано всего несколько новых видов: *M. infirmatum* E.Reichardt (2018: 95) и *M. elongatum* E.Reichardt (2020: 169) были описаны Эрвином Рейхардтом в пробах из Германии, а *M. hohii* K.M.Rhode (2001: 182) и *M. alansmithii* L.A.Brant (2003: 412) описаны из Северной Америки (Rhode et al. 2001, Brant 2003). Таким образом, наши данные демонстрируют, что степень эндемизма представителей рода *Meridion* в Северной Америке и, в частности, на Алеутских островах, может быть выше, чем ранее предполагалось.

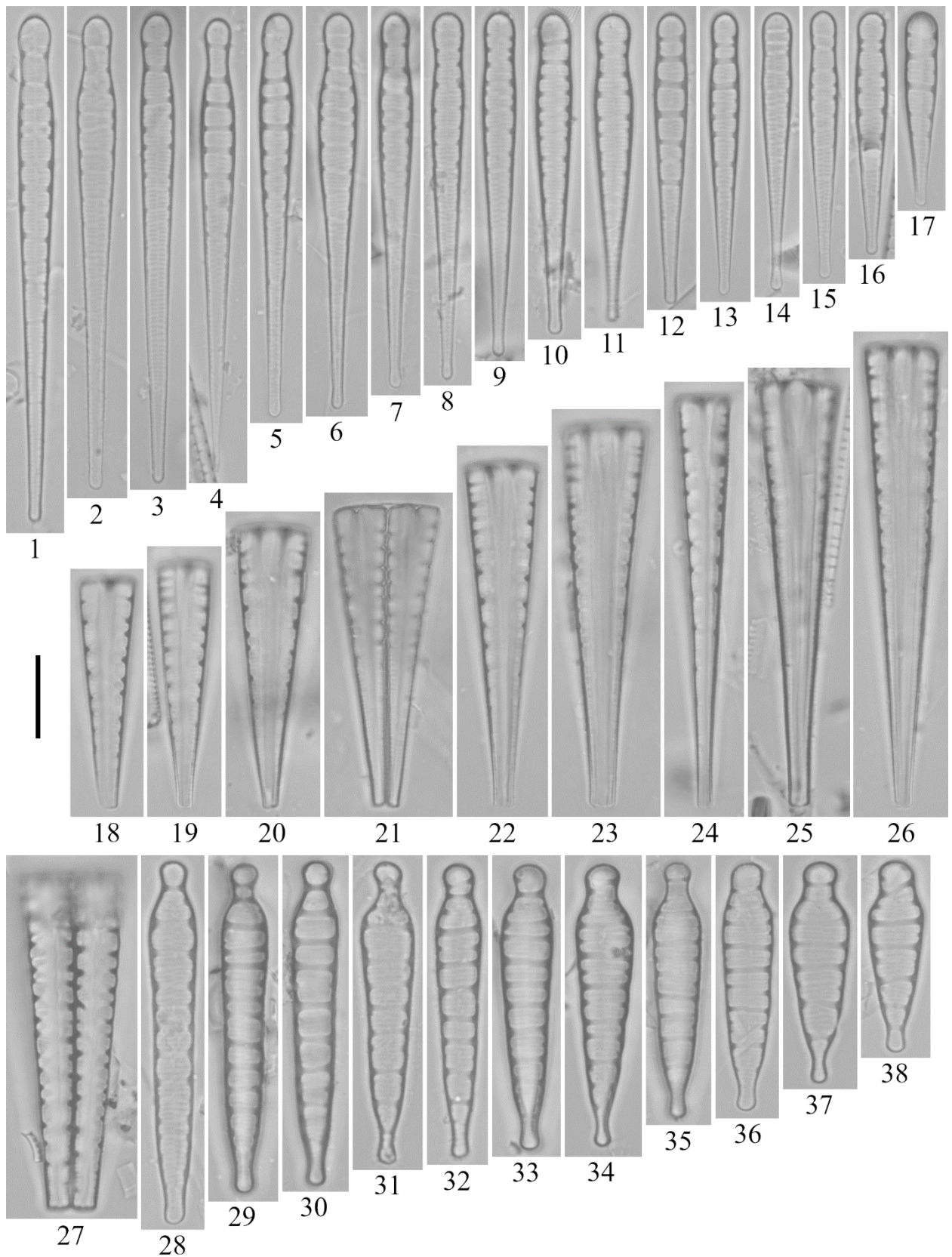


Рисунок 8.2. 1–26. *Meridion tenuipes* Neplyukhina et Chudaev, 2023, внешний вид створок, СМ. 1–17 – вид со створки, 18–26 – вид с пояска. 27–38. *Meridion humerosim* Neplyukhina et Chudaev, 2023, внешний вид створок, СМ. 27 – вид с пояска. 28–38 – вид со створки. Масштабный отрезок = 10 мкм.

Meridion tenuipes Neptyukhina et Chudaev, 2023

[Рисунок 8.2, 1-26]

Внешний вид, световая микроскопия (СМ): створки узко, в основном одиночные (спаренные клетки наблюдали изредка и принимали за фрагменты колоний или клетки после деления). Створки гетерополярные, узкобулавовидные, длина 22,5–64,0 мкм, ширина 3,3–4,7 мкм (n=38). Головной конец головчатый (у мелких створок в конце размерного ряда при делении без сужения). Базальный конец постепенно суживающийся в очень тонкий полуголовчатый конец. Стернум очень тонкий, нитчатый. Штрихи параллельные, расположены неравномерно из-за наличия трансапикальных ребер, лишенных орнаментации. Плотность штрихов 15,7–21,4 в 10 мкм. Ареолы не различимы в СМ. Трансапикальные ребра с обеих сторон стернума в основном срастаются в центре, образуя сложные ребра, идущие поперечно или косо от загиба до загиба створки. Ребра отсутствуют в нижней трети створки. Плотность ребер 3,1–5,2 в 10 мкм. Одна римопортула расположена близко к краю головного конца, прилегает к стернуму. **Внешняя поверхность створки, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ):** поверхность створки плоская. Штрихи образованы круглыми ареолами, закрытыми внешне. Плотность ареол 57–71 в 10 мкм. Окклюзии ареол в очень неглубоких углублениях. Апикальное поровое поле, состоящее из более мелких незакупоренных пор, присутствует на базальном конце. Отверстие римопортулы щелевидное, ориентировано трансапикально, прилежит к стернуму, оканчивается полосой в непосредственной близости от головного конца. Небольшие конические шипики неправильного размера расположены на вирге (1–2 на виргу) на стыке лицевой части створки с загибом. На краю загиба имеются небольшие бляшки. **Внутренняя поверхность створки (СЭМ):** штрихи состоят из круглых незакрытых ареол. Трансапикальные ребра располагаются на верхних двух третях створки, ребра приподняты над внутренней поверхностью створки, увеличиваются по высоте и ширине к загибу. Щель римопортулы ориентирована трансапикально, расположена между отчетливыми губами. **Структура поясного ободка (СЭМ):** поясной ободок состоит из 4–5 открытых полос, ширина которых уменьшается к пристворочному краю. Наружные части с одним рядом равномерно расположенных перфораций, примыкающих к внутренней части. Дополнительные нерегулярные ряды присутствуют на головной части вальвокопулы и более широких пристворочных ободках, исчезая ближе к базальному концу. Вальвокопула с небольшой, но отчетливой перегородкой на головном конце. Перфорации ободков закрыты снаружи.

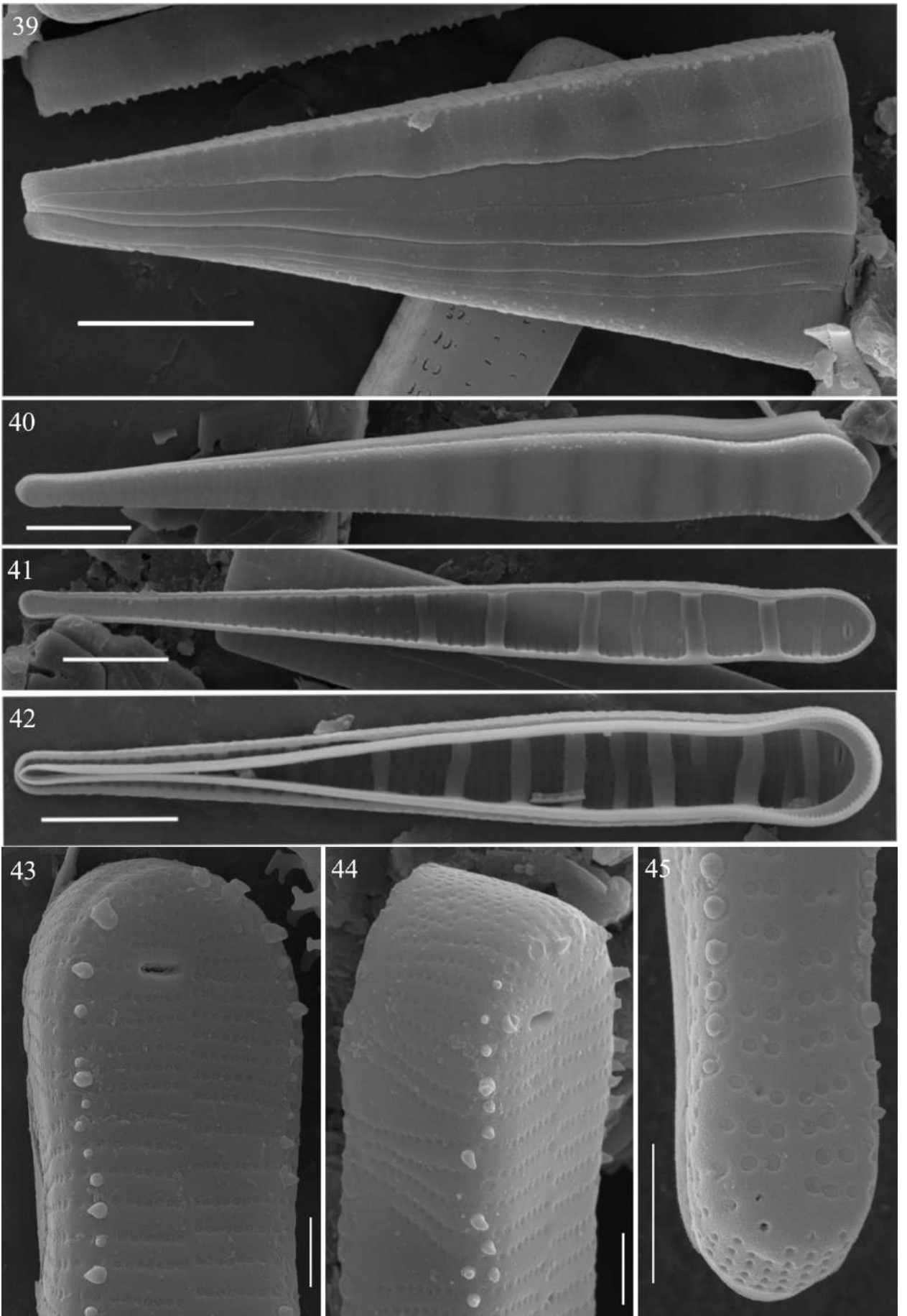


Рисунок 8.3. *Meridion tenuipes*, СЭМ, типовой материал. 39. Вид створки с пояска. 40. Внешняя поверхность створки. 41. Внутренняя поверхность створки. 42. Внутренняя поверхность створки и вальвокопула. 43-44. Внешняя поверхность головного конца. 45. Внешняя поверхность базального конца. Масштабный отрезок = 5 мкм (39-42), 1 мкм = (43-45)

Типовой материал. о. Уналашка, Аляска, лужа ряжом с Pyramid Creek Road (53°50'03.3" с.ш., 166°33'11.1" в.д.), донные осадки. Сборщик: А. Савинецкий, 06.06.2018. Голотип: MW-D! препарат № 1099s1, изотип: LEA0002281 (Рис.9.3, 40).

Распространение. В настоящее время известен только из типового локалитета – небольшого пресноводного стоячего водоема.

Сопутствующие виды. *Aulacoseira* spp. (19%), *Odontidium mesodon* (Kützing 1844: 47) Kützing (1849: 12) (12.5%), *Tabellaria flocculosa* (Roth 1797: 192) Kützing (1844: 127) (10.5%), *Eunotia* spp. (5%), *Diatoma tenuis* C.Agardh (1812: 15) (4.5%), *Staurosira venter* (Ehrenberg 1854: 13) Cleve et J.D.Möller (1879: no. 242) (4.5%), *Achnantheidium* spp. (4%), *Rossethidium nodosum* (Cleve 1900: 13) Aboal (2003: 178) (4%) и представители других родов (меньше, чем по 4% каждый).

Этимология. Видовой эпитет отражает морфологические особенности строения створок – очень узкий оттянутый базальный конец (footpole) (от лат. *tenuis* – узкий, *pes* – нога).

Диагностические признаки и характеристики *M. tenuipes*, в сравнении с другими гетерополярными видами рода, приведены в таблице 8.2 и таблице 8.3.

***Meridion humerosum* Nepluykhina et Chudaev, 2023**

[Рис. 8.2, 27-38]

Внешний вид (СМ): Створки при виде с пояска узкоклиновидные с отчетливо ступенчатым головным концом (наблюдали только спаренные клетки, которые могут быть результатом предшествующего деления клеток, а также фрагментами колоний). Створки гетерополярные, узкоклиновидные, длина 19,0–43,5 мкм, ширина 5,4–7,1 мкм (n=18). Головной конец от головчатого до оттянутого, четко отделен от остальной части створки отчетливыми плечами. Базальный конец вытянутый, головчатый. Стернум очень тонкий, нитевидный. Штрихи параллельные, расположены неравномерно из-за наличия трансапикальных ребер, лишенных орнаментации. Плотность штрихов 15,9–22,0 в 10 мкм.

Ареолы не различимы в СМ. Трансапикальные ребра с обеих сторон стернума в основном срастаются в центре, образуя сложные ребра, идущие поперечно или косо от загиба до загиба створки. Ребра располагаются по всей длине створки. Плотность ребер 3,1–

5,1 на 10 мкм. Римопортула одна, удалена от головного конца, расположена под «шейкой» головного конца и примыкает к стернуму. **Внешний вид створки, СЭМ:** поверхность створки плоская. Штрихи состоят из круглых ареол, закрытых снаружи. Плотность ареол 52–61 в 10 мкм. Окклюзии ареол расположены в неглубоких углублениях. Апикальные поровые поля, состоящие из более мелких незакупоренных пор, присутствуют на головном конце, и вероятно, на загибе базального пояса, однако последний факт не установлен из-за отсутствия подтверждающих его фотографий. Отверстие римопортулы щелевидное, расположено трансапикально, прилежит к стернуму и смещено от головного конца. Шипики полностью отсутствуют. **Внутренняя поверхность створки, СЭМ:** штрихи состоят из круглых незакрытых ареол, похожих на точечные отверстия. Трансапикальные ребра проходят по всей длине створки, ребра приподняты над внутренней поверхностью створки. Щель римопортулы открывается трансапикально, расположена между двумя отчетливыми губами. **Структура пояса, СЭМ:** с внутренней поверхности был изучен только фрагмент вальвокопулы. Он несет ряд равномерно расположенных перфораций. Доказательств присутствия перегородки на головном конце нет.

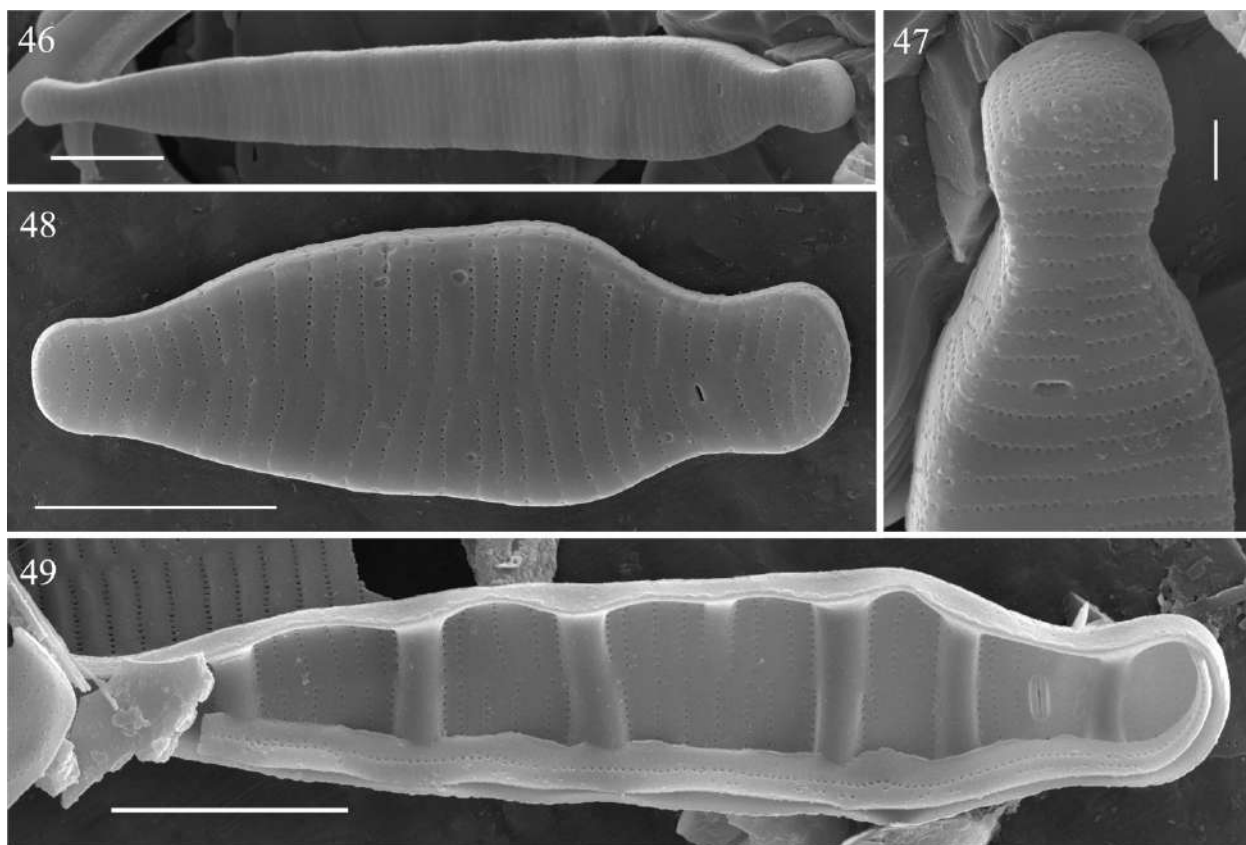


Рисунок 9.4. *Meridion humerosum*, СЭМ, типовой материал. 46, 48. Внешний вид створки. 47. Внешний вид головного конца. 49. Внутренняя поверхность створки. Масштабный отрезок = 5 мкм (46, 48, 49), 1 мкм (47).

Типовой материал. о. Уналашка, Аляска, лужа рядом с Pyramid Creek Road (53°50'03.3" с.ш., 166°33'11.1" в.д.), донные осадки. Сборщик: А. Савинецкий, 06.06.2018. Голотип: MW-D! препарат № 1099s1, изотип: LEA0002282 (Рис.9.4, 48).

Распространение. В настоящее время известен только из типового локалитета – небольшого пресноводного стоячего водоема.

Сопутствующие виды. *Aulacoseira* spp. (19%), *Odontidium mesodon* (Kützing 1844: 47) Kützing (1849: 12) (12.5%), *Tabellaria flocculosa* (Roth 1797: 192) Kützing (1844: 127) (10.5%), *Eunotia* spp. (5%), *Diatoma tenuis* C.Agardh (1812: 15) (4.5%), *Staurosira venter* (Ehrenberg 1854: 13) Cleve et J.D.Möller (1879: no. 242) (4.5%), *Achnantheidium* spp. (4%), *Rossithidium nodosum* (Cleve 1900: 13) Aboal (2003: 178) (4%) и представители других родов (меньше, чем по 4% каждый).

Этимология. Видовой эпитет отражает морфологические особенности строения створок – наличие хорошо выраженных плеч, отделяющих головной конец от остальной створки (от лат. *humerus* – плечо).

Диагностические признаки и характеристики *M. humerosum*, в сравнении с другими гетерополярными видами рода, приведены в таблице 8.2. и таблице 8.3.

Таблица 8.2. Сравнение измерений новых видов рода *Meridion* с другими гетерополярными таксонами рода.

Таксон	Длина створки, мкм	Ширина створки, мкм	Число штрихов в 10 мкм	Число ребер в 10 мкм	Источник
<i>M. tenuipes</i> sp.nov.	22,5–64,0	3,3–4,7	15,9–22,0	3,1–5,2	
<i>M. humerosum</i> sp.nov.	19,0–43,5	5,4–7,1	15,9–22,0	3,1–5,1	
<i>M. alansmithii</i>	23–100	3,5–5,5	15–20	3–5	Brant, 2003
<i>M. circulare</i>	7–82	4–8*	12–16	2–5	Patrick et Reimer, 1966; Williams, 1985; Lange-Bertalot <i>et al.</i> , 2017
<i>M. constrictum</i>	12–80**	4–8***	10–16	2–6	Patrick et Reimer, 1966; Williams, 1985 (типовой)

					материал), Lange-Bertalot <i>et al.</i> , 2017
<i>M. elongatum</i>	15–78	3,2–4,8	8–18	нет данных	Reichardt, 2020
<i>M. hohii</i>	14–38	6–7,8	13–19	4–6	Rhode <i>et al.</i> , 2001
<i>M. infirmatum</i>	10,5–55	3,5–5,6	8–18	нет данных	Reichardt, 2018

*Диапазон 10–21, указанный в работе Д. М. Уильямса (Williams, 1985), скорее всего, неверен, так как не соответствует данным других авторов.

**Диапазон 4–6, указанный в работе Д. М. Уильямса (Williams, 1985), скорее всего, неверен, так как не соответствует данным других авторов.

***Диапазон 8–10, указанный в работе Д. М. Уильямса (Williams, 1985), скорее всего, неверен, так как не соответствует данным других авторов.

Таблица 8.3. Сравнение качественных характеристик новых видов рода *Meridion* с другими гетерополярными таксонами рода.

Таксон	Головной конец	Базальный конец	Ребра	Расположение римопортулы	Источник
<i>M. tenuipes</i> sp. nov.	Головчатый	Полуголовчатый, очень узкий	Присутствуют в верхних 2/3 створки	Близко к головному концу	
<i>M. humerosum</i> sp. nov.	Головчатый, с хорошо заметными "плечами"	Головчатый	Присутствуют по всей створке	Смещена от головного конца	
<i>M. alansmithii</i>	Округлый, до полуклиновидного	Полуголовчатый, очень узкий	Присутствуют, менее выражены или отсутствуют у базального конца	Смещена от головного конца	Brant, 2003

<i>M. circulare</i>	Широко округлый	Округлый, до полуголовчатого	Присутствуют по всей створке	Близко к головному концу	Patrick, Reimer, 1966; Williams, 1985; Rhode <i>et al.</i> , 2001 (типовой материал); Lange-Bertalot <i>et al.</i> , 2017
<i>M. constrictum</i>	Головчатый	Полуголовчатый	Присутствуют по всей створке	Близко к головному концу	Patrick, Reimer 1966, Williams 1985 (type material), Rhode <i>et al.</i> 2001 (type material), Lange-Bertalot <i>et al.</i> 2017
<i>M. elongatum</i>	От слегка до умеренно оттянутого (у мелких особей просто округлый)	Узкоокруглый	Присутствуют в верхней половине створки, слабо развиты	Близко к головному концу	Reichardt 2020
<i>M. hohii</i>	Оттянутый	Полуголовчатый	Присутствуют по всей створке	Смещена от головного конца	Rhode <i>et al.</i> 2001

<i>M. infirmatum</i>	Просто округлый	Узкоокруглый	Отсутствуют	Близко к головному концу	Reichardt 2018
----------------------	--------------------	--------------	-------------	--------------------------------	-------------------

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Четыре разных водных объекта, изученные нами посредством динамики численности их диатомовых сообществ в голоцене, имели разную историю своего существования, физические и гидрохимические показатели. Это позволяет получить наиболее полное представление о видовом составе диатомей, обитающих в разных условиях: кислых и щелочных водах, условиях олиготрофности и повышенного содержания азота, условиях обильной обводненности и осушения. "Внутренние" водоемы на островах Адак и Уналашка, располагающиеся в удалении от береговой линии, позволяют оценить общую динамику климата в районе Командорско-Алеутской гряды. Данные проведенного диатомового анализа свидетельствуют об уменьшении влажности в регионе и общем похолодании в центральной и восточной части гряды начиная с 4500 л.н., что согласуется с данными, полученными для региона ранее (Bailey et al., 2018, Смышляева, 2022). При этом, сказать точно, сохраняются ли сухие условия в период времени с 2500 л.н. до настоящего представляется затруднительным вследствие того, что на отложения и его сообщество влияли слои вулканического пепла, вызывая локальное осушение водоемов при частичном засыпании. Данные споро-пыльцевого анализа, полученные для отложения с острова Адак демонстрируют постепенное осушение, выраженное в смене тундровых сообществ на луговые с преобладанием злаков (Смышляева, 2022). Для отложения Илиулиук споро-пыльцевой анализ фиксирует более сухие условия около 5000 л.н., при этом с 2400 л.н. отмечаются относительно обводненные и заболоченные участки.

Диатомовые сообщества "прибрежных" водоемов на острове Шемья и Карлайл отражают воздействие моря на экосистемы этих водоемов и не позволяют сделать выводов относительно локальных климатических паттернов в регионе. В случае с водоемом на острове Шемья, опосредованно фиксирующем увеличение уровня моря и его регрессию, это выражено в нанесении слоев песка, начавшимся около 4500 л.н. (поднятие уровня моря) и смене диатомового сообщества. Регрессия моря, согласно нашим данным, началась около 3000 л.н., приводя к возможности увеличения глубины водоема и увеличению видового богатства сообщества. Параллельно мы фиксируем и влияние птиц, прибрежно гнездящихся на Алеутских островах (Savinetsky et al, 2004; Causey et al., 2005) и вносящих дополнительный азот в среду, и отступающих вслед за изменением береговой линии. Водоем на острове Карлайл испытывал перманентное влияние морских водных масс, поскольку был солоноватоводным на протяжении всего времени существования. Обилие видов-индикаторов высокого уровня трофности свидетельствует о прямом воздействии птичьих колоний. При этом водоем оставался достаточно глубоким на протяжении всего

времени существования и не пересыхал вследствие засыпания вулканическим пеплом, даже несмотря на большое число фиксируемых слоев пепла в материале.

Диатомовая флора региона представлена преимущественно космополитными видами, однако в голоцене отмечена значительная доля бореальных и аркто-альпийских таксонов. В общем смысле в голоцене на островах Адак, Уналашка и Шемья доминируют холодолюбивые, ацидофильные виды, предпочитающие олиготрофные воды с низкой электропроводностью. Голоценовая диатомовая флора острова Карлайл характеризуется доминированием солоноватоводных видов и видов-алкалифилов при полном отсутствии ацидофилов в числе доминантов. При этом для о. Карлайла также характерен комплекс холодолюбивых почвенных видов рода *Pinnularia*, отмеченный на других островах. Практически треть от всех обнаруженных на островах таксонов отмечена ранее разными авторами на территории материковой Аляски, острова Беринга и острова Адак. Некоторые из обнаруженных в современной флоре острова Уналашка диатомовые были описаны совсем недавно на территории Северной Америки, что может свидетельствовать о наличии вектора распространения "материк-острова" как минимум для некоторых таксонов. В рамках данной работы нами описаны три новых таксона: два современных представителя рода *Meridion* и голоценовый представитель рода *Pinnularia*. Род *Meridion* является высокоэндемичным на территории Северной Америки, а наши находки подтверждают этот факт и для региона Алеутских островов. При этом мы полагаем, что еще десяток неопределенных таксонов из родов *Encyonema*, *Gomphonema* и мелкие фрагилариоидные формы являются новыми для науки и требуют дальнейшего описания.

Приоритетным направлением в рамках расширения представлений о голоценовой и современной диатомовой флоре представляется изучение материала уже имеющихся торфяных отложений, отбор и изучение озерных донных отложений, а также сбор и изучение материала современных водных объектов на островах гряды. Расширение числа проведенных реконструкций с использованием диатомовых водорослей позволит строить более детальные и статистически обоснованные модели изменения климата. Помимо этого, важным направлением дальнейшей работы является публикация накопленного фотоматериала в рамках монографии, посвященной диатомовым водорослям Командорско-Алеутской гряды. Более детального изучения и, с большой долей вероятности, дальнейшего описания в качестве новых для науки таксонов требует определенное число неидентифицированных таксонов.

ВЫВОДЫ

1. По результатам исследования 231 образцов торфяных отложений и современных водных объектов на о. Уналашка получен список из 604 идентифицированных таксонов диатомовых водорослей видового и внутривидового рангов. Таксоны принадлежат к 101 роду, 39 семействам, 20 порядкам и 3 классам. Наибольшее число видов и разновидностей относятся к классу Bacillariophyceae, порядку Naviculales, семейству Pinnulariaceae.

2. Находки новых для науки таксонов из рода *Meridion* подтверждают высокую степень эндемизма североамериканской и алеутско-островной диатомовой флоры как минимум среди некоторых родов диатомовых водорослей.

3. Растворение панцирей диатомовых водорослей наблюдается в водоемах Алеутских островов с пониженными значениями рН.

4. Наибольшее видовое разнообразие диатомовых водорослей отмечено в голоценовой и современной флоре острова Уналашка, что, возможно, связано с его принадлежности к Берингской суши в раннем голоцене.

5. Голоценовая и современная диатомовая флора изученных островов содержит преимущественно космополитные и бореальные таксоны холодных и кислотных вод, является в большей степени космополитной и бореальной, характерные для олиготрофных болотных экосистем.

6. Положение торфяного отложения и существовавшего на его месте в голоцене водоема в большей степени определяло динамику диатомовых сообществ, чем региональные изменения климата.

7. Динамика диатомовых сообществ отложений, расположенных на берегу, отражает влияние локальных факторов, таких как изменение уровня моря, наличие птичьих колоний и охотничья деятельность человека.

8. Динамика диатомовых сообществ отложений, расположенных в глубине островов, отражает глобальные изменения в районе Командорско-Алеутской гряды и поддерживает предположение о наступлении периода более холодного и сухого климата начиная с 4500 л.н.

ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ИСТОЧНИКИ

1. Богданов К.Т. Структура, динамика и акустические характеристики вод проливов Командоро-Алеутской гряды / К. Т. Богданов, В. В. Мороз – Федеральное государственное унитарное предприятие «Издательство Дальнаука», 2002. – 138 с.
2. Булочникова А. С. Морфотектоника Алеутской островной дуги: дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.25 / А. С. Булочникова – М., 2013. – 186 с.
3. Бычков Ю.М. История геологического развития / Ю.М. Бычков, А.П. Васьковский, А.А. Николаев и др. // Геология СССР. – 1970. – Т. 30 – № 1. – С. 459-495.
4. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Том 10. Берингово море. Выпуск 1. Гидрометеорологические условия / под ред. Ф. С. Терзиева. – СПб: Гидрометеоздат, 1999. – 300 с.
5. Гильзен К.К. Исследование образцов грунта южной и средней частей Ладожского озера / К.К. Гильзен // Изв. Русск. геогр. о-ва. – 1905. – Т. 41. – С. 737-748.
6. Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли - индикаторы природных условий водоемов в голоцене / Н. Н. Давыдова // Санкт-Петербургская издательско-книготорговая фирма «Наука», 1985. – 244с.
7. Жузе А.П. Палеогеография водоемов на основе диатомового анализа / А.П. Жузе // Тр. Верхневолж. экспедиции. – 1939. – № 4. – С. 35-42.
8. Зубкова, З. Н. Алеутские острова / З. Н. Зубкова – М.: Географгиз, 1948. – 288 с.
9. Иванов А. Н. Болотные экосистемы Командорских островов / А. Н. Иванов, П. Д. Орлова // Тезисы докладов XV Международной научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – 2014. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – С. 266-270.
10. Клячко В.А. Очистка природных вод / В. А. Клячко, И. Э. Апельцин – М.: Стройиздат, 1971. – 579с.
11. Кожевников Ю. П. Берингия: история и эволюция / Ю. П. Кожевников, Н. К. Железнов-Чукотский // РАН. Дальневост. отд-ние. Тихоокеан. ин-т географии и др. – Москва: Наука, 1995. – 383 с.
12. Крестов П. В. Растительный покров Командорских островов / П. В. Крестов // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – № 11. – С. 1740-1762.
13. Кузьмин Я.В. Радиоуглеродный метод и его применение в современной науке / Я.В. Кузьмин //Вестник РАН. – 2011. – Т. 81. – № 2. – С. 127-133.

14. Маслов Б. С. Гидрология торфяных болот/ Б. С. Маслов — Томск: Издательство Томского государственного педагогического университета – 2008. — 424 с.
15. Неплюхина А.А. Диатомовые водоросли из торфяного отложения острова Шемья (Алеутские острова, США) / А.А. Неплюхина, Д.А. Чудаев, О.А. Крылович, М.А. Гололобова // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. — 2018. — Т. 73, № 2. — С. 93–98.
16. Порецкий В.С. Диатомовые Кольского полуострова в связи с микроскопическим составом Кольских диатомитов / В.С. Порецкий, А.П. Жузе, В.С. Шешукова // Тр. Геоморфологич. ин-та АН СССР. – 1934. – Т. 8. – С. 95-209.
17. Портенко Л. А. Берингийские связи между Евразией и Северной Америкой в представлении зоогеографов / Л. А. Портенко // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1970. – С. 530–536.
18. Прошкина-Лавренко А.И. (ред.). Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / А.И. Прошкина-Лавренко – Л.: Наука, 1974. – Т. 1. – 403 с.
19. Смышляева О. И. Динамика растительности островов Командорско-Алеутской гряды в голоцене: вулканическая деятельность, климатические, антропогенные и зоогенные факторы: Дис. ...канд. биол. наук. 1.5.15 // Смышляева О. И. – М., 2022. – 213 с.
20. Стрельникова Н.И. Диатомеи и силикофлагеллаты эоцена / В кн.: История микропланктона Норвежского моря (по материалам глубоководного бурения). – Л.: Наука, 1979. – 192 с.
21. Ульский А. Микроскопический анализ грунтов Ладожского озера / А. Ульский // Морской сборник. – 1864. – Т. 73. – № 8. – С. 115-126.
22. Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов / В. М. Шмидт // Ботанический журнал – 1975. – Т. 60. – № 9. – С. 1225-1237.
23. Эльяшев А. А. О простом способе приготовления высокопреломляющей среды для диатомового анализа // Труды НИИ геологии Арктики. – 1957. – Т. 4. – С. 74-75.
24. Alaska Volcano Observatory. [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://avo.alaska.edu>.
25. Aldenhoven J.T. Phylogeography of ninespine sticklebacks (*Pungitius pungitius*) in North America: glacial refugia and the origins of adaptive traits: PHYLOGEOGRAPHY

OF NINESPINE STICKLEBACKS / Aldenhoven J.T., Miller M.A., Corneli P.S., Shapiro M.D. // *Molecular Ecology* – 2010. – V. 19 – № 18 – P. 4061–4076.

26. Aleutian Islands. *The World Book Encyclopedia*. USA: Field Enterprises Educational Cooperation, 1976. – V. 11. – 324 p.

27. Anderson L. Regional atmospheric circulation change in the North Pacific during the Holocene inferred from lacustrine carbonate oxygen isotopes, Yukon Territory, Canada / Anderson L., Abbott M.B., Finney B.P., Burns S.J. // *Quaternary Research* – 2005. – V. 64 – № 1 – P. 21–35.

28. Bahls L. Atlas of diatoms (Bacillariophyta) from diverse habitats in remote regions of western Canada / Bahls L., Boynton B., Johnston B. // *PhytoKeys* – 2018. – V. 105. – P. 1–186.

29. Bahls L. *Aulacoseira canadensis* and *Aulacoseira crassipunctata* (Bacillariophyta) in North America / Bahls L., Potapova M., Fallu M.-A., Pienitz R. // *Nova Hedwigia* – 2009. – V. 135. – P. 167-184.

30. Bahls L. Diatoms from Wrangell-St. Elias National Park, Alaska, USA / Bahls L., Luna T. // *PhytoKeys* – 2018. – V. 113 – P. 33–57.

31. Bahls L. New diatoms (Bacillariophyta) from western North America / Bahls L. // *Phytotaxa* – 2013. – V. 82 – № 1 – P. 7–28.

32. Bahls L. Three New Species of *Navicula* (Bacillariophyta) from Oregon and Montana and a Review of Diatom Endemism in the Northwest / Bahls L.L. // *Northwest Science* – 2011. – V. 85. – № 4. – P. 517–526.

33. Bailey H.L. Holocene atmospheric circulation in the central North Pacific: A new terrestrial diatom and $\delta^{18}\text{O}$ dataset from the Aleutian Islands / Bailey H.L., Kaufman D.S., Sloane H.J., Hubbard A.L., Henderson A.C.G., Leng M.J., Meyer H., Welker J.M. // *Quaternary Science Reviews* – 2018. – V. 194. – P. 27–38.

34. Bank T. P. Biological succession in the Aleutians / T. P. Bank // *Pacific Science*. – 1953. – V. 7. – № 4. – P. 493-503.

35. Barclay D.J. Holocene glacier fluctuations in Alaska / Barclay D.J., Wiles G.C., Calkin P.E. // *Quaternary Science Reviews* – 2009. – V. 28. – № 21–22. – P. 2034–2048.

36. Barinova S.S. Bioindication of aquatic habitats with diatom algae in the Pamir Mountains, Tajikistan / Barinova S.S., Niyatbekov T. // *MOJ Ecology & Environmental Sciences* – 2018. – V. 3. – № 3.

37. Barinova S. S. Ecological and geographical data of algae-indicators/ S. S. Barinova, L. A. Medvedeva, O. V. Anissimova // *Algae as indicators of environmental assessment*. Inst. Nat. Cons., Moscow. – 2000. – P. 60-150.

38. Barker P. Differential diatom dissolution in Late Quaternary sediments from Lake Manyara, Tanzania: an experimental approach / Barker P. // *Journal of Paleolimnology* – 1992. – V. 7 – № 3.
39. Barker P. Experimental dissolution of diatom silica in concentrated salt solutions and implications for paleoenvironmental reconstruction / Barker P., Fontes J.-C., Gasse F. // *Limnology and Oceanography* – 1994. – V. 39. – № 1. – P. 99–110.
40. Battarbee R.W. A new method for the estimation of absolute microfossil numbers, with reference especially to diatoms / R.W. Battarbee // *Limnology and Oceanography*, 1973. – V. 18. – №4. – P. 647-653.
41. Battarbee R.W. Diatom analysis / R.W. Battarbee // *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology* / B.E. Berglund (ed.). – New York & London: Wiley, 1986. – P. 527-570.
42. Battarbee R.W. Diatom analysis and the acidification of lakes / R. W. Battarbee, B. A. Thrush, R. S. Clymo, E. D. Le Cren, P. Goldsmith, K. Mellanby, A. D. Bradshaw, P. F. Chester, Gwyneth D. Howells and A. Kerr // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* – 1984. – V. 305 – № 1124. – P. 451–477.
43. Battarbee R.W. Tracking environmental change using lake sediments / R.W. Battarbee, L. Carvalho, V.J. Jones, F.J. Flower, N.G. Cameron, H. Bennion, S. Juggins // *Diatom analysis*, – 2001.
44. Birks H. J. B. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions / H.J. Birks // *Statistical modelling of quaternary science data. Technical guide.* – 1995. – V. 5. – P. 161-254.
45. Birks H.H. Multi-proxy studies in palaeolimnology / Birks H.H., Birks H.J.B. // *Vegetation History and Archaeobotany* – 2006. – V. 15. – № 4. – P. 235–251.
46. Birks H.J. Diatoms and pH reconstruction / Birks H.J., Braak C.T., Line J.M., Stevenson A.C. // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* – 1990. – V. 327. – № 1240. – P. 263–278.
47. Black R. Influence of Holocene climatic changes on Aleut expansion into the Aleutian Islands, Alaska / Black R. // *Anthropological Papers of the University of Alaska* – 1977. – V. 18 – P. 31–42.
48. Black R.F. Geology and Ancient Aleuts, Amchitka and Umnak Islands, Aleutians / R.F. Black // *Arctic Anthropology* – 1974. – V. 11. – № 2. – P. 126–140.
49. Black R.F. Holocene sea-level changes in the Aleutian Islands: new data from Atka Island / R.F. Black, D. Colquhoun // *Journal of Global Change Data & Discovery* – 2018. – V. 2 – № 1. – P. 109–114.

50. Black R.F. Isostatic, tectonic, and eustatic movements of sea level in the Aleutian Islands, Alaska – *Earth Reology. Isostasy, and Eustasy* / R.F. Black, N.-A. Morner (ed.). Chichester, UK: Wiley, 1980. – 231-248 p.
51. Bolland R.F. Paleocological interpretation of the diatom succession in the recent sediments of Utah Lake, Utah: PhD Dissertation / R.F. Bolland. – Dept. of Biol., Univ. Utah, 1974. – 101 p.
52. Bracegirdle T.J. Back to the Future: Using Long-Term Observational and Paleo-Proxy Reconstructions to Improve Model Projections of Antarctic Climate / Bracegirdle T.J., Colleoni F., Abram N.J., Bertler N.A.N., Dixon D.A., England M., Favier V., Fogwill C.J., Fyfe J.C., Goodwin I., Goosse H., Hobbs W., Jones J.M., Keller E.D., Khan A.L., Phipps S.J., Raphael M.N., Russell J., Sime L., Thomas E.R., Van Den Broeke M.R., Wainer I. // *Geosciences* – 2019. – V. 9. – № 6. – P. 255.
53. Bradley R.S. *The Climate of the Last Millennium Global Change — The IGBP Series* / K.D. Alverson (ed.), T.F. Pedersen, R.S. Bradley. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2003. – 105-141 p.
54. Brant L.A. A NEW SPECIES OF MERIDION (BACILLARIOPHYCEAE) FROM WESTERN NORTH CAROLINA / Brant L.A. // *Southeastern Naturalist* – 2003. – V. 2. – № 3. – P. 409–418.
55. Broadman E. Multi-proxy evidence for millennial-scale changes in North Pacific Holocene hydroclimate from the Kenai Peninsula lowlands, south-central Alaska / Broadman E., Kaufman D.S., Henderson A.C.G., Berg E.E., Anderson R.S., Leng M.J., Stahnke S.A., Muñoz S.E. // *Quaternary Science Reviews* – 2020. – V. 241. – P. 106420.
56. Brubaker L.B. Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: new perspectives from mapped pollen data: Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs / Brubaker L.B., Anderson P.M., Edwards M.E., Lozhkin A.V. // *Journal of Biogeography* – 2005. – V. 32. – № 5. – P. 833–848.
57. Brzezinski M.A. The balance between silica production and silica dissolution in the sea: Insights from Monterey Bay, California, applied to the global data set / Brzezinski M.A., Jones J.L., Bidle K.D., Azam F. // *Limnology and Oceanography* – 2003. – V. 48. – № 5. – P. 1846–1854.
58. Burckle L.H. Diatom distribution and paleoceanographic reconstruction in the Southern Ocean — Present and last glacial maximum / Burckle L.H. // *Marine Micropaleontology* – 1984. – V. 9. – № 3. – P. 241–261.

59. Byers F. M. Geology of Umnak and Bogoslof Islands, Aleutian Islands, Alaska / F.M. Byers. – Washington: U.S. Geology Survey, 1959. – 108 p.
60. Byrd G. V. Vascular vegetation of Buldir Island, Aleutian Islands, Alaska, compared to another Aleutian Island / G. V. Byrd // *Arctic*. – 1984. – P. 37-48.
61. Caissie B.E. Last Glacial Maximum to Holocene Sea surface conditions at Umnak Plateau, Bering Sea, as inferred from diatom, alkenone, and stable isotope records: POSTGLACIAL BERING SEA PALEOCLIMATE / Caissie B.E., Brigham-Grette J., Lawrence K.T., Herbert T.D., Cook M.S. // *Paleoceanography* – 2010. – V. 25. – № 1.
62. Cameron N.G. The representation of diatom communities by fossil assemblages in a small acid lake / Cameron N.G. // *Journal of Paleolimnology* – 1995. – V. 14. – № 2. – P. 185–223.
63. Causey D. The palaeoenvironment of humans and marine birds of the Aleutian Islands: three millennia of change / Causey D., Corbett D.G., Lefevre C., West D.L., Savinetsky A.B., Kiseleva N.K., Khassanov B.F. // *Fisheries Oceanography* – 2005. – V. 14. – № 1. – P. 259–276.
64. Caut S. Seabird modulations of isotopic nitrogen on islands / S. Caut, E. Angulo, B. Pisanu, L. Ruffino, L. Faulquier, O. Lorvelec, J.-L. Chapuis, et al. // *PloS one*. – 2012. – V. 7. – № 6. – P. e39125.
65. City of Adak, Alaska. [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://www.adak-ak.gov/community/page/environmental-setting>.
66. Coats R.R. Geology of Buldir Island, Aleutian Islands, Alaska / R. R. Coats – U.S. Government Printing Office, 1953. – 478 p.
67. Combe F. J., Origins and diversity of the Bering Sea Island fauna: shifting linkages across the northern continents / F. J. Combe, D. S. Sikes, V. V. Tkach, A. G. Hope // *Biodiversity and Conservation*. – 2021. – V. 30. – P. 1205-1232.
68. Croll D. A. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra / D. A. Croll, J. L. Maron, J. A. Estes, E. M. Danner, G. V. Byrd // *Science*. – 2005. – V. 307. – № 5717. – P. 1959-1961.
69. Cvetkoska A. The biogeographic distribution of *Cavinula* (Bacillariophyceae) in North America with the descriptions of two new species / Cvetkoska A., Levkov Z., Hamilton P.B., Potapova M. // *Phytotaxa* – 2014. – V. 184. – № 4. – P. 181–207.
70. Davis R. First maritime cultures of the Aleutians / R. Davis, R. Knecht, J. Rogers // *The Oxford Handbook of the Prehistoric Arctic* / ed. by M. Friesen, O. Mason. New York: Oxford University Press. – 2016. – P. 279-302.
71. Davis R. S. Continuity and change in the eastern Aleutian archaeological

sequence / R. S. Davis, R. A. Knecht // *Human Biology*. – 2010. – V. 82. – № 5/6. – P. 507-524.

72. Diamond A. W. Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on Machias Seal Island / A. W. Diamond, C. M. Devlin // *Environmental monitoring and assessment*. – 2003. – V. 88. – № 1. – P. 153-181.

73. Douglas B.C. Sea level rise: History and consequences / Douglas B.C., Kearney M., Leatherman S. // *International Geophysics Series* – 2001. – V. 75.

74. Douglas B.C. The Puzzle of Global Sea-Level Rise / Douglas B.C., Peltier W.R. // *Physics Today* – 2002. – V. 55. – № 3. – P. 35–40.

75. Drewes H. Geology of Unalaska Island and Adjacent Insular Shelf, Aleutian Islands, Alaska / H. Drewes, H. A. Powers, H. H. Waldron, O. Gates, R. Q. Lewis, R. R. Coats, G. Survey (U.S.), G. D. Fraser, W. H. Nelson, G. L. Snyder, R. E. Wilcox, H. F. Barnett // – U.S. Government Printing Office, 1949.– 376 p.

76. Einsele W. Uber den Kieselsauregehalt planktischer Diatomeen und dessen Bedeutung fur einige Fragen ihrer Okologie / Einsele W., Grimm J. – 1938. – V. 32. – P. 545–590.

77. Ellis J. C. Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies / J. C. Ellis // *Plant Ecology*. – 2005. – V. 181. – № 2. – P. 227-241.

78. Fagherazzi S. The ecogeomorphology of tidal marshes. / S. Fagherazzi, M. Marani, L. K. Blum – American Geophysical Union, 2004.

79. Fazlutdinova A. Diatoms in Volcanic Soils of Mutnovsky and Gorely Volcanoes (Kamchatka Peninsula, Russia) / Fazlutdinova A., Gabidullin Y., Allaguvatova R., Gaysina L. // *Microorganisms* – 2021. – V. 9. – № 9. – P. 1851.

80. Feulner A.J. Geohydrology and water supply, Shemya Island, Alaska / A. J. Feulner, C. Zenone, K. M. Reed – U.S. Geological Survey, 1976.

81. Finney B.P. Impacts of Climatic Change and Fishing on Pacific Salmon Abundance Over the Past 300 Years / Finney B.P., Gregory-Eaves I., Sweetman J., Douglas M.S.V., Smol J.P. // *Science* – 2000. – V. 290 – № 5492 – P.795–799.

82. Flower R.J. Diatom preservation: differential preservation of sedimentary diatoms in two saline lakes / Flower R.J., Ryves D.B. // *ACTA BOT. CROAT.* – 2009.

83. Flower R.J. The distribution and classification of the problematic *Fragilaria* (*Virescens* v.) *exigua* Grun./*Fragilaria exiguiformis* (Grun.) Lange-Bertalot: a new species or a new genus? / R.J. Flower, V.J. Jones, F.E. Round // – 1996. – V. 11 – № 1 – P. 41–57.

84. Foets J. Autecology of terrestrial diatoms under anthropic disturbance and across

climate zones / Foets J., Stanek-Tarkowska J., Teuling A.J., Van De Vijver B., Wetzel C.E., Pfister L. // *Ecological Indicators* – 2021. – V. 122 – P.107248.

85. Foged N. Diatoms found in a bottom sediment sample from a small deep lake on the northern slope, Alaska / N. Foged // *Nova Hedwigia*. – 1971. – Vol. 21. – 114 p.

86. Foged N. Diatoms in Alaska / N. Foged // *Bibliotheca phycologica*. – 1981. – V. 53. – P. 1-318.

87. Gallant A.L. Ecoregions of Alaska / A.L. Gallant, E.F. Binnian, J.M. Omernik, M.B. Shasby – Denver: U.S. Geological Survey Professional Paper 1567, 1995. – p. 78.

88. Gibson C.E. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology / Gibson C.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. // *European Journal of Phycology* – 2003. – V. 38. – № 2. – P. 83–101.

89. Global Volcanism Program Report on Carlisle (United States) / Global Volcanism Program // *Scientific Event Alert Network Bulletin* – 1987. – V. 12. – № 11.

90. Gobin M. Small strain stiffness, microstructure and other characteristics of an allophanic volcanic ash / Gobin M., Yasufuku N., Liu G., Watanabe M., Ishikura R. // *Engineering Geology* – 2023. – V. 313 – P. 106967.

91. Gogorev R. M. Russian and English terminological glossary on morphology of diatoms / R. M. Gogorev, D. A. Chudaev, V. A. Stepanova, M. S. Kulikovskiy // *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. – 2018. – V. 52. – № 2. – P. 265-309.

92. Gorham E. Northern Peatlands: Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming / Gorham E. // *Ecological Applications* – 1991. – V. 1. – № 2. – P. 182–195.

93. Gottschalk S. Shifts in taxonomical and guild composition of littoral diatom assemblages along environmental gradients / Gottschalk S., Kahlert M. // *Hydrobiologia* – 2012. – V. 694. – № 1. – P. 41–56.

94. Grachev M.A. Silicon nanotechnologies of pigmented heterokonts / Grachev M.A., Annenkov V.V., Likhoshway Y.V. // *BioEssays* – 2008. – V. 30 – № 4. – P. 328–337.

95. Grimm E.C. Tilia (software): version 2.6.1. [Электронный ресурс] / E.C. Grimm // — Режим доступа: <https://www.tiliait.com/download/>

96. Grimm E.C. CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares / Grimm E.C. // *Computers & Geosciences* – 1987. – V. 13. – № 1. – P. 13–35.

97. Grimm N.B. The impacts of climate change on ecosystem structure and function /

Grimm N.B., Chapin III F.S., Bierwagen B., Gonzalez P., Groffman P.M., Luo Y., Melton F., Nadelhoffer K., Pairis A., Raymond P.A., Schimel J., Williamson C.E. // *Frontiers in Ecology and the Environment* – 2013. – V. 11. – № 9. – P. 474–482.

98. Harada N. Holocene Sea surface temperature and sea ice extent in the Okhotsk and Bering Seas / Harada N., Katsuki K., Nakagawa M., Matsumoto A., Seki O., Addison J.A., Finney B.P., Sato M. // *Progress in Oceanography* – 2014. – V. 126. – P. 242–253.

99. Harter D.E.V. Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands – Projections, implications and current knowledge / Harter D.E.V., Irl S.D.H., Seo B., Steinbauer M.J., Gillespie R., Triantis K.A., Fernández-Palacios J.-M., Beierkuhnlein C. // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* – 2015. – V. 17. – № 2. – P. 160–183.

100. Hasler J.W. Diatomaceous marl of Bonneville age / J.W. Hasler, A.L. Crawford // *Proceedings of Utah Academy of Science, Arts & Letters*. – 1938. – Vol. 15. – P. 25-26.

101. Hatfield V. L. Human resilience and resettlement among the Islands of Four Mountains, Aleutians, Alaska / V. L. Hatfield, K. Nicolaysen, D. L. West, O. A. Krylovich, K. M. Bruner, A. B. Savinetsky, D. D. Vasyukov, et al. // *Quaternary Research*. – 2019. – V. 91. – № 3. – P. 917-933.

102. Hein M.K. Flora of Adak Island, Alaska: Bacillariophyceae (Diatoms) / M. K. Hein – Stuttgart: Cramer in der Borntraeger-Verl.-Buchh, 1990. – 133 p.

103. Henman J. Inundation of freshwater peatlands by sea level rise: Uncertainty and potential carbon cycle feedbacks: CARBON EMISSIONS FROM SEA LEVEL RISE / Henman J., Poulter B. // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* – 2008. – V. 113 – № G1.

104. Hilliard D.K. Notes on the phytoplankton of Karluk Lake, Kodiak Island, Alaska / D.K. Hilliard // *Canadian Field-Naturalist*. – 1959. – Vol. 73. – P. 135-143.

105. Hoffecker J.F. Human ecology of Beringia / J. F. Hoffecker, S. A. Elias – New York: Columbia University Press, 2007. – 290 p.

106. Hofman G. Rote Liste und Gesamtartenliste der limnischen Kieselalgen (Bacillariophyta) Deutschlands / G. Hofman, H. Lange-Bertalot, M. Werum, R. Klee // *Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 7: Pflanzen*. – Landwirtschaftsverlag Münster: Naturschutz und Biologische Vielfalt, 2018. – P. 601-708.

107. Holbrook S. Structure and composition of the Aleutian Island arc and implications for continental crustal growth / Holbrook S., Lizarralde D., McGeary S., Bangs N., Diebold J. // *Geology* – 1999. – V. 27. – № 1. – P. 31–34.

108. Hopkins D.M. Sea Level History in Beringia During the Past 250,000 Years / Hopkins D.M. // *Quaternary Research* – 1973. – V. 3. – № 4. – P. 520–540.
109. Hopkins D.M. The Bering land bridge / D. M. Hopkins – Stanford, Calif: Stanford Univ. Pr, 1967. – p. 495.
110. Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories: a manual of the vascular plants / E. Hultén. – Stanford University Press, 1968. – 998 p.
111. Hurd D.C. Changes in the physical and chemical properties of biogenic silica from the central equatorial Pacific; Part III, Specific pore volume, mean pore size, and skeletal ultrastructure of acid-cleaned samples / Hurd D.C., Pankratz H.S., Asper V., Fugate J., Morrow H. // *American Journal of Science* – 1981. – V. 281 – № 7 – P. 833–895.
112. Hurd D.C. Changes in the physical and chemical properties of biogenic silica from the central equatorial Pacific; Part II, Refractive index, density, and water content of acid-cleaned samples / Hurd D.C., Theyer F. // *American Journal of Science* – 1977. – V. 277 – № 9 – P. 1168–1202.
113. Iler R.K. The chemistry of silica: solubility, polymerization, colloid and surface properties, and biochemistry / R. K. Iler – New York: Wiley, 1979. – 866c.
114. Jatkar S.A. Diatom floristics and succession in a peat bog near Lily lake, summit county, Utah / Jatkar S.A., Rushforth S.R., Brotherson J.D. // *The Great Basin Naturalist* – 1979. – V. 39. – № 1. – P. 15–43.
115. Jicha B.R. Revised age of Aleutian Island Arc formation implies high rate of magma production / Jicha B.R., Scholl D.W., Singer B.S., Yogodzinski G.M., Kay S.M. // *Geology* – 2006. – V. 34 – № 8 – C.661–664.
116. Johnson T.C. The dissolution of siliceous microfossils in surface sediments of the eastern tropical Pacific / Johnson T.C. // *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* – 1974. – V. 21 – № 10 – C.851–864.
117. Johnston D.M. Institute of Geological & Nuclear Sciences Science Report. – 1997. – V. 97. – №5. – p. 21.
118. Jordan, J. W. Late Quaternary sea level change in Southern Beringia: postglacial emergence of the Western Alaska Peninsula / J. W. Jordan // *Quaternary Science Reviews*. – 2001. – V. 20. – № 1-3. – P. 509-523
119. Jordan J. W. Late Quaternary sea level change in Southern Beringia: postglacial emergence of the Western Alaska Peninsula / J. W. Jordan // *Quaternary Science Reviews*. – 2001. – V. 20. – № 1-3. – P. 509-523
120. Juday C. Limnological studies of Karluk Lake, Alaska, 1926-1930. / Juday C.,

Rich W.H., Kemmerer G.I., Mann A. // *Bulletin of the Bureau of Fisheries* – 1931. – V. 12 – P. 407–436.

121. Juggins S. *Rioja: Analysis of Quaternary Science Data.: R Package Version 0.9-26* [Электронный ресурс] / S. Juggins // — Режим доступа: <https://cran.r-project.org/package=rioja>

122. Kato M. Planktonic diatoms from sediment traps in Omura Bay, western Japan with implications for ecological and taphonomic studies of coastal marine environments / Kato M., Tanimura Y., Matsuoka K., Fukusawa H. // *Quaternary International* – 2003. – V. 105. – № 1. – P. 25–31.

123. Kaufman D. A Community-Driven Framework for Climate Reconstructions / Kaufman D. // *Eos, Transactions American Geophysical Union* – 2014. – V. 95. – № 40. – P. 361–362.

124. Kaufman D.S. A multi-proxy record of the Last Glacial Maximum and last 14,500 years of paleoenvironmental change at Lone Spruce Pond, southwestern Alaska / Kaufman D.S., Axford Y., Anderson R.S., Lamoureux S.F., Schindler D.E., Walker I.R., Werner A. // *Journal of Paleolimnology* – 2012. – V. 48 – № 1 – P. 9–26.

125. Kaufman D.S. Holocene climate changes in eastern Beringia (NW North America) – A systematic review of multi-proxy evidence / Kaufman D.S., Axford Y.L., Henderson A.C.G., McKay N.P., Oswald W.W., Saenger C., Anderson R.S., Bailey H.L., Clegg B., Gajewski K., Hu F.S., Jones M.C., Massa C., Routson C.C., Werner A., Wooller M.J., Yu Z. // *Quaternary Science Reviews* – 2016. – V. 147 – P. 312-339.

126. Kelly, M.G. *The Trophic Diatom Index: A User's Manual* / M.G. Kelly, C. Adams, A.C. Graves – Bristol: Environmental Agency, 2001. – 135 p.

127. Kerckvoorde A.V. The Epiphytic Diatom Assemblages from Terrestrial Mosses in Zackenberg (Northeast Greenland) / Kerckvoorde A.V., Trappeniers K., Nijs I., Beyens L. // *Systematics and Geography of Plants* – 2000. – V. 70. – № 2. – P. 301.

128. Khojasteh D. Sea level rise impacts on estuarine dynamics: A review / Khojasteh D., Glamore W., Heimhuber V., Felder S. // *Science of The Total Environment* – 2021. – V. 780 – P. 146470.

129. Kotzsch A. Biochemical Composition and Assembly of Biosilica-associated Insoluble Organic Matrices from the Diatom *Thalassiosira pseudonana* / Kotzsch A., Pawolski D., Milentyev A., Shevchenko A., Scheffel A., Poulsen N., Shevchenko A., Kröger N. // *Journal of Biological Chemistry* – 2016. – V. 291. – № 10. – P. 4982–4997.

130. Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* and *Cymbelloopsis* / Krammer K. – 1997. – V. 37. – P. 1-469.

131. Krammer K. Naviculaceae / K. Rammer // *Bibliotheca diatomologica*. – 1985. – V. 9. – P. 1-230.
132. Krammer K. The genus pinnularia / K. Krammer // *Diatoms of Europe: diatoms of the European inland waters and comparable habitats*. – 2000. – V. 1. – P. 1-703.
133. Krawiec A.C.L. Holocene storminess inferred from sediments of two lakes on Adak Island, Alaska / Krawiec A.C.L., Kaufman D.S. // *Quaternary Research* – 2014. – V. 82 – № 1 – P. 73–84.
134. Kulikovskiy M.S. The species composition and distribution of diatom algae in sphagnum bogs in European Russia: The Polistovo-Lovatskii land tract / Kulikovskiy M.S. // *Inland Water Biology* – 2009. – V. 2. – № 2. – P. 135–143.
135. Kuzmicheva E.A. A 7300-yr-old environmental history of seabird, human, and volcano impacts on Carlisle Island (the Islands of Four Mountains, eastern Aleutians, Alaska) / Kuzmicheva E.A., Smyshlyaeva O.I., Vasyukov D.D., Khasanov B.F., Krylovich O.A., Okuno M., West D.L., Hatfield V.L., Savinetsky A.B. // *Quaternary Research* – 2019. – V. 91 – № 03. – P. 934–952.
136. Lange-Bertalot H. *Iconographia diatomologica: annotated diatom micrographs the freshwater flora of Cape Cod, Massachusetts, U.S.A* / H. Lange-Bertalot, M. B. Edlund, H. A. Shayler – Ruggell, 2019. – V. 1-23
137. Lefèvre C. 11 Birds in maritime hunter-gatherers subsistence / C. Lefèvre // *Birds in Archaeology: Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen (23.8-27.8. 2008)*, 2010. – V. 12. – P. 117.
138. Lefkowitz R.J. Identification of adenylate cyclase-coupled beta-adrenergic receptors with radiolabeled beta-adrenergic antagonists / Lefkowitz R.J. // *Biochemical Pharmacology* – 1975. – V. 24. – № 18. – P. 1651–1658.
139. Lewin J.C. Silicon metabolism in diatoms: IV. Growth and frustule formation in *Navigula pelliculosa* / Lewin J.C. // *Canadian Journal of Microbiology* – 1957. – V. 3. – № 3. – P. 427–433.
140. Lewin J.C. The dissolution of silica from diatom walls / Lewin J.C. // *Geochimica et Cosmochimica Acta* – 1961. – V. 21. – № 3–4. – P. 182–198.
141. Lewis F. W. On Some New and Singular Intermediate Forms of Diatomaceæ / F. W. Lewis // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* – 1863. – V. 15 – P. 336–346.
142. Libby W.F. Age Determination by Radiocarbon Content: World-Wide Assay of Natural Radiocarbon / Libby W.F., Anderson E.C., Arnold J.R. // *Science* – 1949. – V. 109 – № 2827. – P. 227–228.

143. Lowe C.W. Freshwater algae and diatoms / C.W. Lowe // Report Can. Arctic Expedition 1913-1918. – 1923. – Vol. 4. – P. 1A-53A.
144. Lowe R. *Cyclotella kingstonii*. [Электронный ресурс] / R. Lowe // — Режим доступа: https://diatoms.org/species/cyclotella_kingstonii.
145. Mackay A.W. 1000 years of climate variability in central Asia: assessing the evidence using Lake Baikal (Russia) diatom assemblages and the application of a diatom-inferred model of snow cover on the lake / Mackay A.W., Ryves D.B., Battarbee R.W., Flower R.J., Jewson D., Rioual P., Sturm M. // *Global and Planetary Change* – 2005. – V. 46. – № 1–4. – P. 281–297.
146. Manguin E. Contribution à la flore diatomique de l'Alaska: Lac Karluk, Espèces critiques ou nouvelles / E. Manguin // *Revue algologique*. – 1961. – Vol. 5. – P. 266-288.
147. Mann D.H. Holocene Geologic and Climatic History around the Gulf of Alaska / Mann D.H., Crowell A.L., Hamilton T.D., Finney B.P. // *Arctic Anthropology* – 1998. – V. 35 – № 1. – P. 112–131.
148. Maron J. L. An introduced predator alters Aleutian Island plant communities by thwarting nutrient subsidies / J. L. Maron, J. A. Estes, D. A. Croll, E. M. Danner, S. C. Elmendorf, S. L. Buckelew, // *Ecological Monographs*. – 2006. – V. 76. – № 1. – P. 3-24.
149. Martin J.H. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters / Martin J.H., Fitzwater S.E., Gordon R.M. // *Global Biogeochemical Cycles* – 1990. – V. 4 – № 1. – P. 5–12.
150. McLaughlin R.B. Fossil freshwater diatomaceous earth from Kenai Peninsula, Alaska / McLaughlin R.B., Stone J.L // *Microscopy*. – 1976. – Vol. 33. – P. 38-43.
151. McMinn A. Comparison of diatom preservation between oxic and anoxic basins in Ellis Fjord, Antarctica / McMinn A. // *Diatom Research* – 1995. – V. 10. – № 1. – P. 145–151.
152. Meritt M.L. The Environment of Amchitka Island, Alaska / M. L. Meritt – Virginia: Technical Information Center Energy Research and Development Administration, 1977. – 686 p.
153. Merritt M.L. The Environment of Amchitka Island, Alaska/ M. L. Merritt, R. G. Fuller – Energy Research and Development Administration, Technical Information Center, Washington, DC – 1977.
154. Meyer J.L. Impacts of climate change on aquatic ecosystem functioning and health / Meyer J.L., Sale M.J., Mulholland P.J., Poff N.L. // *Journal of the American Water Resources Association* – 1999. – V. 35 – № 6. – P. 1373–1386.
155. Mikkelsen N. Silica Dissolution and Overgrowth of Fossil Diatoms / Mikkelsen

N. // *Micropaleontology* – 1977. – V. 23 – № 2 – P. 223–226.

156. Miller T.P. Catalog of the historically active volcanoes of Alaska / T. P. Miller, R. G. McGimsey, D. H. Richter, J. R. Riehle, C. J. Nye, M. E. Yount, J. A. Dumoulin – U.S. Geological Survey, 1998. – p. 104.

157. Montoya J.P. Nitrogen stable isotopes in marine environments / J. P. Montoya // *Nitrogen in the marine environment*. – 2008. – V. 2. – P. 1277-1302.

158. Moore C.M. Processes and patterns of oceanic nutrient limitation / Moore C.M., Mills M.M., Arrigo K.R., Berman-Frank I., Bopp L., Boyd P.W., Galbraith E.D., Geider R.J., Guieu C., Jaccard S.L., Jickells T.D., La Roche J., Lenton T.M., Mahowald N.M., Marañón E., Marinov I., Moore J.K., Nakatsuka T., Oschlies A., Saito M.A., Thingstad T.F., Tsuda A., Ulloa O. // *Nature Geoscience* – 2013. – V. 6. – № 9. – P. 701–710.

159. Murie O.J. Divo: Fauna of the Aleutian Islands and Alaska Peninsula [Электронный ресурс] / Murie O.J. // *North American Fauna* — 1959. — p. 61-63. — Режим доступа: <http://pubs.er.usgs.gov/publication/naf61A>.

160. National Research Council Managing Coastal Erosion / National Research Council – Washington, DC: The National Academies Press, 1990.

161. Nelson A.R. Tsunami recurrence in the eastern Alaska-Aleutian arc: A Holocene stratigraphic record from Chirikof Island, Alaska / Nelson A.R., Briggs R.W., Dura T., Engelhart S.E., Gelfenbaum G., Bradley L.-A., Forman S.L., Vane C.H., Kelley K.A. // *Geosphere* – 2015. – V. 11. – № 4 – P. 1172–1203.

162. Neplyukhina A. Two new species of the diatom genus *Meridion* (Bacillariophyta, Tabellariaceae) from Aleutian Islands/ Neplyukhina A., Chudaev D // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 587. – no. 1. – P. 21-30.

163. Neplyukhina A.A. *Pinnularia arkadii* sp. nov., a new diatom (Naviculales, Bacillariophyceae) from Shemya Island, Alaska, USA. / A.A. Neplyukhina, D.A. Chudaev, M.A. Gololobova. // *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. — 2018. — Vol. 52, no. 1. — P. 83–89.

164. Neplyukhina A.A. The Holocene History of the Diatom Community in a Small Water Body on Shemya Island (Aleutian Arc, USA): The Influence of Global and Local Environmental Changes / Neplyukhina, A.A., Tchabovsky A.V., Gololobova M.A., Smyshlyaeva O.I., Krylovich O.A., Savinetsky A. B., Kotov A. A. // *Water*. – 2021. – V. 13, no. 21. – P. 3134.

165. Nicholls R.J. Adapting to sea-level rise: Relative sea-level trends to 2100 for the United States / Nicholls R.J., Leatherman S.P. // *Coastal Management* – 1996. – V. 24 – № 4. – P. 301–324.

166. Noga T. The Occurrence of Diatoms from Genus *Kobayasiella* in Southern Poland / T. Noga, A. Poradowska // *Journal of Ecological Engineering*. – 2022. – V. 23. – №. 4 – P. 197-200.
167. Noguchi M. Vegetation Changes around Haven Lake, Adak Island, Central Aleutians, Alaska, Determined from Pollen Analysis / M. Noguchi, T. Fujiki, M. Okuno, L. Gualtieri, V. Hatfield, B. Sarata, M. Torii, et al. // *Radiocarbon*. – 2018. – V. 60. – № 5. – P. 1483-1492.
168. Oksanen J. *Vegan: Community Ecology Package: R Package Version 2.5-7* [Электронный ресурс] / Murie O.J. //— Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
169. Okuno M. AMS radiocarbon dates on peat section related with tephra and archaeological sites in Carlisle Island, the Islands of Four Mountains, Alaska / M. Okuno, P. Izbekov, K. P. Nicolaysen, E. Sato, T. Nakamura, A. B. Savinetsky, D. D. Vasyukov, et al. // *Radiocarbon*. – 2017. – V. 59. – № 6. – P. 1771-1778.
170. Otero X. L. Seabird colonies as important global drivers in the nitrogen and phosphorus cycles / X. L. Otero, D. La Peña-Lastra, A. Pérez-Alberti, T. O. Ferreira, M. A. Huerta-Diaz // *Nature communications*. – 2018. – V. 9. – № 1. – P. 1-8.
171. Overland J.E. *Decadal Variability of the Aleutian Low* University of Hawaii at Manoa, 1998. – p. 15.
172. Overview of environmental and hydrogeologic conditions at Dutch Harbor, Alaska: US Geological Survey; Earth Science Information Center, Open-File Reports Section / K. J. Lemke, A. M. Vanderpool. – 1995. – № 95-411.
173. Palagushkina O. Diatom records and tephra mineralogy in pingo deposits of Seward Peninsula, Alaska / Palagushkina O., Wetterich S., Biskaborn B.K., Nazarova L., Schirrmeister L., Lenz J., Schwamborn G., Grosse G. // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* – 2017. – V. 479 – P. 1–15.
174. Patrick R. Diatoms (Bacillariophyceae) from Northern Alaska / Patrick R., Leonard R. Freese // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* – 1960. – V. 112. – P. 129–293.
175. Patrick R. Some Diatoms of Great Salt Lake / Patrick R. // *Bulletin of the Torrey Botanical Club* – 1936. – V. 63 – № 3 – P. 157–166.
176. Patrick R. The Diatoms of Linsley Pond, Connecticut / Patrick R. // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* – 1943. – V. 95. – P. 53–110.
177. Pedersen M.W. Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor / M. W. Pedersen, A. Ruter, C. Schweger, H. Friebe, R. A. Staff, K. K. Kjeldsen,

M. L. Mendoza // *Nature*. – 2016. – V. 537. – № 7618. – P. 45-49.

178. Peeters V. Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon. / V. Peeters – Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Bourgogne-Franche-Comté, 2017. – p. 309.

179. Persico L. Geomorphic processes influence human settlement on two islands in the Islands of Four Mountains, Alaska / L. Persico, H. Lanman, L. Loopesko, K. Bruner, K. Nicolaysen // *Quaternary Research*. – 2019. – V. 91. – № 3. – P. 953-971

180. Peteet D.M. Holocene Vegetation, Climate, and Carbon History on Western Kodiak Island, Alaska / Peteet D.M., Nichols J.E., Mann D.H. // *Frontiers in Earth Science* – 2019. – V. 7 – C.61.

181. Pichon J.-J. Quantification of the Biogenic Silica Dissolution in Southern Ocean Sediments / Pichon J.-J., Bareille G., Labracherie M., Labeyrie L.D., Baudrimont A., Turon J.-L. // *Quaternary Research* – 1992. – V. 37 – № 3 – P. 361–378.

182. Pickart R.S. Seasonal Evolution of Aleutian Low Pressure Systems: Implications for the North Pacific Subpolar Circulation* / Pickart R.S., Macdonald A.M., Moore G.W.K., Renfrew I.A., Walsh J.E., Kessler W.S. // *Journal of Physical Oceanography* – 2009. – V. 39. – № 6. – P. 1317–1339.

183. Pickart R.S. Upwelling on the continental slope of the Alaskan Beaufort Sea: Storms, ice, and oceanographic response / Pickart R.S., Moore G.W.K., Torres D.J., Fratantoni P.S., Goldsmith R.A., Yang J. // *Journal of Geophysical Research* – 2009. – V. 114. – P. C00A13.

184. Poff N.L. The Natural Flow Regime / Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegard K.L., Richter B.D., Sparks R.E., Stromberg J.C. // *BioScience* – 1997. – V. 47. – № 11. – C.769–784.

185. Potapova M. *Aulacoseira alpigena* [Электронный ресурс] / M. Potapova // *Diatoms of North America* — 2009. — Режим доступа: https://diatoms.org/species/aulacoseira_alpigena

186. Potapova M. Diatoms of Bering Island, Kamchatka, Russia / Potapova M. // *Nova Hedwigia* – 2014. – V. 143. – P. 63–102.

187. Potapova, M. Morphological and ecological variation within the *Achnantheidium minutissimum* (Bacillariophyceae) species complex / M. Potapova, P. B. Hamilton // *Journal of phycology*. – 2007. – V. 43. – №. 3. – P. 561-575.

188. Pruett C.L. Biological Impacts of Climatic Change on a Beringian Endemic: Cryptic Refugia in the Establishment and Differentiation of the Rock Sandpiper (*Calidris Ptilocnemis*) / Pruett C.L., Winker K. // *Climatic Change* – 2005. – V. 68. – № 1–2. – P.

219–240.

189. Pruett C.L. Evidence for cryptic northern refugia among high- and temperate-latitude species in Beringia: A response to Stewart and Dalén (2008) / Pruett C.L., Winker K. // *Climatic Change* – 2008. – V. 86. – № 1–2. – P. 23–27.

190. R Core Team. The R Project for Statistical Computing [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://www.R-project.org/>.

191. Rampone J. Diatoms as indicators of climate change on St. Lawrence Island, Alaska: Thesis: Bachelor of Science / J. Rampone. – Queen’s Univ., Canada. – 2015. – 41 p.

192. Reed J.M. Diatom preservation in the recent sediment record of Spanish saline lakes: implications for palaeoclimate study / Reed J.M. // *Journal of Paleolimnology* – 1998. – V. 19. – P. 129-137.

193. Reimer C.W. Some aspects of the diatom flora of Cabin Creek raised bog, Randolph County, Indiana / C.W. Reimer // *Proceedings of Indiana Academy of Science* – 1961. – Vol. 71. – P. 305-319.

194. Resh V.H. The Role of Disturbance in Stream Ecology / Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz M.E., Li H.W., Minshall G.W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace J.B., Wissmar R.C. // *Journal of the North American Benthological Society* – 1988. – V. 7. – № 4. – P. 433–455.

195. Rodionov S.N. Spatial and temporal variability of the Aleutian climate / Rodionov S.N., Overland J.E., Bond N.A. // *Fisheries Oceanography* – 2005. – V. 14. – P. 3–21.

196. Rodionov S.N. The Aleutian Low, storm tracks, and winter climate variability in the Bering Sea / Rodionov S.N., Bond N.A., Overland J.E. // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* – 2007. – V. 54. – № 23–26. – P. 2560–2577.

197. Ross R. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell / R. Ross, E. J. Cox, N. I. Karayeva, D. G. Mann, T. B. Paddock, R. Simonsen, P. A. Sims // *Nova Hedwigia*. – 1979. – V. 64. – P. 513-533

198. Round F.E. The Diatoms: biology & morphology of the genera / F. E. Round, R. M. Crawford, D. G. Mann – Cambridge [England] ; New York: Cambridge University Press, 1990.– 747 p.

199. Rydin H. The biology of peatlands / H. Rydin, J. K. Jeglum, K. D. Bennett. – 2nd edition – Oxford university press, 2013. – 382 p

200. Ryves D.B. Diatom Dissolution in Saline Lake Sediments An Experimental Study in the Great Plains of North America / D. B. Ryves – University College London (United Kingdom): University of London, 1995.

201. Ryves D.B. Physical and chemical predictors of diatom dissolution in freshwater and saline lake sediments in North America and West Greenland / Ryves D.B., Battarbee R.W., Juggins S., Fritz S.C., Anderson N.J. // *Limnology and Oceanography* – 2006. – V. 51. – № 3. – P. 1355–1368.
202. Ryves D.B. Reconstructing the salinity and environment of the Limfjord and Vejlerne Nature Reserve, Denmark, using a diatom model for brackish lakes and fjords / Ryves D.B., Clarke A.L., Appleby P.G., Amsinck S.L., Jeppesen E., Landkildehus F., Anderson N.J. // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* – 2004. – V. 61. – № 10. – P. 1988–2006.
203. Ryves D.B. The dilemma of disappearing diatoms: Incorporating diatom dissolution data into palaeoenvironmental modelling and reconstruction / Ryves D.B., Battarbee R.W., Fritz S.C. // *Quaternary Science Reviews* – 2009. – V. 28. – № 1–2. – P. 120–136.
204. Sadee C. Divo: Tools for Analysis of Diversity and Similarity in Biological Systems [Электронный ресурс] / Sadee C., Pietrzak M., Seweryn M., Wang C., Rempala G. // — Режим доступа: <https://cran.r-project.org/web/packages/divo/index.html>
205. Saunders A. Papers from the Harriman Alaska expedition. XXV. The Algae / Saunders A. – 1901. – P. 391–486.
206. Savinetsky, A. B. Paleoenvironment—Holocene deposits from Shemya Island / A. B. Savinetsky, D. L. Kiseleva, B. F. Khasanov, C. Lefevre, D. Corbett // *The People at the end of the world: The Western Aleutian Project and Archaeology of Shemya Island* / ed. by D. Corbett, D. West, C. Lefèvre. – Anchorage: Aurora, 2010. – P. 71-82.
207. Savinetsky A.B. Nitrogen Isotope Composition of Peat Samples as a Proxy for Determining Human Colonization of Islands / Arkady B. Savinetsky, Bulat F. Khasanov, Dixie L. West, Nina K. Kiseleva, Olga A. Krylovich // *Arctic Anthropology* – 2014. – V. 51 – № 1 – P.78–85.
208. Schaefer J. Historically active volcanoes of the Aleutian Arc / Schaefer J.R., Nye C.J. – 2002. – 1: 3 000 000; Fairbanks: Alaska Division of Geological and Geophysical Surveys.
209. Schaumburg J. Instruction protocol for the ecological assessment of running waters for implementation of the EC Water Framework Directive: Macrophytes and Phytobenthos / Schaumburg J., Schranz C., Stelzer D., Hofmann G., Gutowski A., Foerster J. // München: Bavarian Environment Agency, 2006. – V. 120.
210. Schuerch M. Future response of global coastal wetlands to sea-level rise / Schuerch M., Spencer T., Temmerman S., Kirwan M.L., Wolff C., Lincke D., McOwen

C.J., Pickering M.D., Reef R., Vafeidis A.T., Hinkel J., Nicholls R.J., Brown S. // *Nature* – 2018. – V. 561. – № 7722. – P. 231–234.

211. Setty M.G.A.P. Paleontology and paleoecology of diatoms of Lake Bonneville, Utah / M.G.A.P. Setty // *Utah: University of Utah*, 1963. – 238 p.

212. Shannon C.E. A mathematical theory of communication / C. E. Shannon // *The Bell System Technical Journal* – 1948. – V. 27. – № 3. – P. 379–423.

213. Sharp R.P. Note on the Geology of Agattu, an Aleutian Island / Sharp R.P. // *The Journal of Geology* – 1946. – V. 5.4 – № 3. – P. 193–199.

214. Shemesh A. Dissolution and Preservation of Antarctic Diatoms and the Effect on Sediment Thanatocoenoses / Shemesh A., Burckle L.H., Froelich P.N. // *Quaternary Research* – 1989. – V. 31. – № 2. – P. 288–308.

215. Shoji S. Chemical and mineralogical studies on volcanic ashes I. Chemical composition of volcanic ashes and their classification / Shoji S., Kodayashi S., Yamada I., Masui J. // *Soil Science and Plant Nutrition* – 1975. – V. 21 – № 4 – C.311–318.

216. Siringan F.P. Increase in Dissolved Silica of Rivers Due to a Volcanic Eruption in an Estuarine Bay (Sorsogon Bay, Philippines) / Siringan F.P., Racasa E.D.R., David C.P.C., Saban R.C. // *Estuaries and Coasts* – 2018. – V. 41. – № 8. – P. 2277–2288.

217. Skrzypek, G. Stable isotope composition of plants and peat from Arctic mire and geothermal area in Iceland / G. Skrzypek, D. Paul, B. Wojtun // *Polish Polar Research*. – 2008. – V. 29. – № 4. – P. 365-376.

218. Skuja H. Some algae and other protists / H. Skuja // *Vegetation of Amchitka Island, Aleutian Islands, Alaska* / Geological Survey professional paper. US Gov. Print. Office, Washington, DC, 1969. P. 50–55.

219. Smith V.R. Climatic change and its ecological implications at a subantarctic island / Smith V.R., Steenkamp M. // *Oecologia* – 1990. – V. 85. – № 1. – P. 14–24.

220. Smithsonian Institution Bulletin of the Global Volcanism Network. – 1997. – V.22 – №5. – P. 2-4

221. Smithsonian Institution Bulletin of the Global Volcanism Network. – 2000. – V.25 – №6. – P. 7-10

222. Smol J.P. The diatoms: applications for the environmental and earth sciences / J.P. Smol, E.F. Stoermer. (ed.) – New York: Cambridge University Press, – 2010. P. 667.

223. Smyshlyaeva O.I. Ornithogenic vegetation: How significant has the seabird influence been on the Aleutian Island vegetation during the Holocene? / Smyshlyaeva O.I., Severova E.E., Krylovich O.A., Kuzmicheva E.A., Savinetsky A.B., Dixie W., Hatfield V. // *Ecology and Evolution* – 2021. – V. 11. – № 20. – P. 14088–14100.

224. Smyshlyaeva O.I. The Near Islands (the Aleutian Arc): History of Vegetation in the Holocene / Smyshlyaeva O.I., Severova E.E., Khasanov B.F., Krylovich O.A., Kuzmicheva E.A., Savinetsky A.B. // *Biology Bulletin* – 2021. – V. 48. – № 4. – P. 440–449.
225. Souffreau C. Tolerance of benthic diatoms from temperate aquatic and terrestrial habitats to experimental desiccation and temperature stress / Souffreau C., Vanormelingen P., Verleyen E., Sabbe K., Vyverman W. // *Phycologia* – 2010. – V. 49. – № 4. – P. 309–324.
226. Spaulding, S. A. et al. Diatoms.org: supporting taxonomists, connecting communities/ S. A. Spaulding, M. G Potapova, I.W. Bishop, S.S. Lee, T. S. Gasperak, E. Jovanoska et al.//*Diatom Research*. – 2021. – V. 36. – №. 4. – P. 291-304.
227. Springer, A. M. Hot oceanography: planktivorous seabirds reveal ecosystem responses to warming of the Bering Sea / A. M. Springer, G. V. Byrd, S. J. Iverson, // *Marine Ecology Progress Series*. – 2007. – V. 352. – P. 289-297.
228. Stewart C. Contamination of water supplies by volcanic ashfall: A literature review and simple impact modelling / Stewart C., Johnston D.M., Leonard G.S., Horwell C.J., Thordarson T., Cronin S.J. // *Journal of Volcanology and Geothermal Research* – 2006. – V. 158. – № 3–4. – P. 296–306.
229. Sugimoto S. Decadal and Interdecadal Variations of the Aleutian Low Activity and Their Relation to Upper Oceanic Variations over the North Pacific / Sugimoto S., Hanawa K. // *Journal of the Meteorological Society of Japan* – 2009. – V. 87. – № 4. – P. 601–614.
230. Sullivan C. Silicification by diatoms in “Silicon biochemistry” (Ciba Foundation Symposium 121) / C. Sullivan // *Wiley Interscience, Unichester*. – 1986. – P. 59-89.
231. Sumper M. Silica formation in diatoms: the function of long-chain polyamines and silaffins / Sumper M., Kröger N. // *J. Mat. Chem.* – 2004. – Vol. 14. – № 14. – P. 2059-2065.
232. Sweet W.V. From the extreme to the mean: Acceleration and tipping points of coastal inundation from sea level rise / Sweet W.V., Park J. // *Earth’s Future* – 2014. – V. 2. – № 12. – P. 579–600.
233. Talbot S.S. Post-eruption Legacy Effects and Their Implications for Long-Term Recovery of the Vegetation on Kasatochi Island, Alaska / Talbot S.S., Talbot S.L., Walker L.R. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* – 2010. – V. 42. – № 3. – P. 285–296.
234. Talbot S.S. Vegetation of eastern Unalaska Island, Aleutian Islands, Alaska /S. S. Talbot, W. B. Schofield, S. L. Talbot, F. J. Daniëls // *Botany*. – 2010. – V. 88. – № 4. – P.

366-388.

235. Taylor H.E. Chemical composition of Mount St. Helens volcanic ash / Taylor H.E., Lichte F.E. // *Geophysical Research Letters* – 1980. – V. 7. – № 11. – P. 949–952.

236. Tesson B. Characterization and Localization of Insoluble Organic Matrices Associated with Diatom Cell Walls: Insight into Their Roles during Cell Wall Formation / Tesson B., Hildebrand M. // *PLoS ONE* – 2013. – V. 8. – № 4. – P. 61675.

237. Thorson R. M. Glacial Geology of the Aleutian Islands / R. M. Thorson, T. D. Hamilton // *Glaciation in Alaska, the Geologic Record, Alaska Geological Society* / ed. by T. D. Hamilton, K. M. Reed, R. M. Thorson. – Anchorage: Alaska Geological Society, 1986. – P. 171-191.

238. TIBCO Software Inc. TIBCO Statistica, v. 12.5.192.7. [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://www.tibco.com/products/tibco-statistica>.

239. Trenberth K.E. Decadal atmosphere-ocean variations in the Pacific / Trenberth K.E., Hurrell J.W. // *Climate Dynamics* – 1994. – V. 9. – № 6. – P.303-319.

240. Treppke U.F. Vertical fluxes of diatoms and silicoflagellates in the eastern equatorial Atlantic, and their contribution to the sedimentary record / Treppke U.F., Lange C.B., Wefer G. // *Marine Micropaleontology* – 1996. – V. 28 – № 1 – P. 73-96.

241. Vaillencourt D. A. Five-thousand years of hydroclimate variability on Adak Island, Alaska inferred from δD of n-alkanoic acids: PhD dissertation / David A. Vaillencourt. – Northern Arizona University, 2013. – p. 93.

242. Vaillencourt D. Hydrogen Isotopes of N-Alkanoic Acids from Lake Sediments Reveal Strong Amount-Effect Influence over the Past 5,000 Years, Adak Island, Alaska / Vaillencourt D., Kaufman D.S., D'Andrea W.J., Anderson R.S. – 2012. – V. 2012. – P. PP43B-2027.

243. Van Dam, H. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands / H. Van Dam, A. Mertens, J. Sinkeldam // *Netherland J. Aquatic Ecol.* – 1994. – Vol. 28. – P. 117-133.

244. Van De Vijver B. Moss-inhabiting diatom communities from Heard Island, sub-Antarctic / Van De Vijver B., Beyens L., Vincke S., Gremmen N.J.M. // *Polar Biology* – 2004. – V. 27 – № 9 – P. 532–543.

245. Van der Plicht, J. Recent developments in calibration for archaeological and environmental samples / J. Van der Plicht, C. B. Ramsey, T. J. Heaton, E. M. Scott, S. Talamo // *Radiocarbon.* – 2020. – V. 62. – № 4. – P. 1095-1117.

246. Varkouhi S. The relation between temperature and silica benthic exchange rates and implications for near-seabed formation of diagenetic opal / Varkouhi S., Wells J. //

Results in Geophysical Sciences – 2020. – V. 1–4. – P. 100002.

247. Vasyukov, D. D. Ancient canids of the Aleutian Islands (new archaeological discoveries from the Islands of Four Mountains) / D. D. Vasyukov, O. A. Krylovich, D. L. West, V. Hatfield, A. B. Savinetsky // *Quaternary Research*. – 2019. – V. 91. – № 3. – P. 1028-1044.

248. Vergara-Jara M.J. A mosaic of phytoplankton responses across Patagonia, the southeast Pacific and the southwest Atlantic to ash deposition and trace metal release from the Calbuco volcanic eruption in 2015 / Vergara-Jara M.J., Hopwood M.J., Browning T.J., Rapp I., Torres R., Reid B., Achterberg E.P., Iriarte J.L. // *Ocean Science* – 2021. – V. 17. – № 2. – P. 561–578.

249. Vincent W. F. Climate impacts on Arctic lake ecosystems. / Vincent W. F., Laurion I., Pienitz R., Walter Anthony K. M // *Climatic change and global warming of inland waters: Impacts and mitigation for ecosystems and societies*, 2013. – №. 2011. – P. 27.

250. Waythomas C.F. Geology and Late Quaternary Eruptive History of Kanaga Volcano, a Calc-Alkaline Stratovolcano in the Western Aleutian Islands, Alaska / Waythomas C.F., Miller T.P., Nye C.J., 2003. – P. 181–197.

251. Waythomas C.F. Surficial geologic map of northern Adak Island, Alaska.: US Geological Survey Report; Earth Science Information Center, Open-File Reports / C.F. Waythomas. – 1995. – № 95-128.

252. Weaver J.R. Fossil diatoms from Lakeville Bog, Indiana / Weaver J.R. // *Butler University Botanical Studies* – 1948. – V. 8. – № 9/17. – P. 126-138.

253. Weisse J.F. Diatomaceen des Ladoga-sees / J.F. Weisse // *Bull. Acad. Sci. St. Pétersb.* – 1865. – Vol. 8. – 4 p.

254. West D. Refining the Paleo-Aleut to Neo-Aleut transition using a new ΔR for the eastern Aleutian Islands, Alaska / D. West, B. Khasanov, O. Krylovich, V. Hatfield, V. Khasanov, D. Vasyukov, A. Savinetsky // *Quaternary Research*. – 2019. – V. 91. – № 3. – P. 972-982.

255. Westbrook R.E. Evidence for a glacial refugium in south-central Beringia using modern analogs: a 152.2 kyr palynological record from IODP Expedition 323 sediment / Westbrook R.E. – 2014.

256. Western Regional Climate Center (1981-2016) [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://wrcc.dri.edu/cgi-bin/cliMAIN.pl?ak2587>.

257. Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis / H. Wickham – Cham: Springer International Publishing, 2016.

258. Wilcox R.E. Some effects of recent volcanic ash falls, with especial reference to Alaska / R. E. Wilcox – 1959.
259. Wilson T.M. Volcanic ash impacts on critical infrastructure / Wilson T.M., Stewart C., Sword-Daniels V., Leonard G.S., Johnston D.M., Cole J.W., Wardman J., Wilson G., Barnard S.T. // *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* – 2012. – V. 45–46. – P. 5-23.
260. Witham C.S. Volcanic ash-leachates: a review and recommendations for sampling methods / Witham C.S., Oppenheimer C., Horwell C.J. // *Journal of Volcanology and Geothermal Research* – 2005. – V. 141. – № 3–4. – P. 299-326.
261. Wolinski L. The susceptibility of cladocerans in North Andean Patagonian lakes to volcanic ashes / Wolinski L., Laspoumaderes C., Bastidas Navarro M., Modenutti B., Balseiro E. // *Freshwater Biology* – 2013. – V. 58. – № 9. – P. 1878-1888.
262. Woodroffe C.D. *Coasts: form, process, and evolution* / C. D. Woodroffe – New York: Cambridge University Press, 2002. – p. 62.
263. Zwolicki, A. Differential responses of Arctic vegetation to nutrient enrichment by plankton-and fish-eating colonial seabirds in Spitsbergen / A. Zwolicki, K. Zmudczyńska-Skarbek, K. Matuła, B. Wojtuń, L. Stempniewicz // *Frontiers in plant science*. – 2016. – V. 7. – P. 1959

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Список таксонов, обнаруженных в изученном материале, с указанием их индикаторной значимости и данных о распространенности в регионе.

Данные об экологии видов приводятся по Van Dam, 1994; Varinova et al., 2000, Kulikovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Spalding et al., 2021; Guiry & Guiry, 2023. Данные о встречаемости в регионе приводятся по Hein, 1990; Potapova, 2014, Guiry & Guiry, 2023.

Информация о встрече в изучаемом материале (*блок ячеек, окрашенный синим*): Ш – о. Шемья, А – о. Адак, К – о. Карлайл, У – о. Уналашка, УС – о. Уналашка, современные водоемы. Информация об экологических предпочтениях таксонов (*блок ячеек, окрашенный зеленым*): Р – распространенность (К – космополит, А – арктический, Б – бореальный, А-А – аркто-альпийский, А-Б – аркто-бореальный); Э – экологическая группировка (Б – бентосный, П – планктонный, Т – тихопланктонный, О – обрастатель, Н – наземный); С – соленость среды (П – пресноводный, С – солоноватоводный; М – морской); рН – рН среды (Ц – циркумнейтральный; Ац – ацидобионт/ацидофил; Алк – алкалибионт/алкалофил); Т – трофность (О – олиготроф, М – мезотроф, Э – эвтроф, ГЭ – гиперэвтроф). Информация о встрече таксона ранее в регионе исследования (*ячейка, окрашенная красным*): ВР – встреча в регионе (Б – отмечен на о. Беринга, А – отмечен на территории Аляски, Ам – отмечен на территории Северной Америки).

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Achnanthes coarctata</i> (Brébisson ex W.Smith) Grunow				+		К	Б	П	Ц	О-М	

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Achnanthes parvula</i> Kützing			+			К	Б	С	Алк	Э	
<i>Achnanthes pseudogroenlandica</i> Hendeby			+					М-С			
<i>Achnanthes</i> sp.1			+								
<i>Achnanthes</i> sp.2			+								
<i>Achnanthidium kranzii</i> (Lange-Bertalot) Round & Bukhtiyarova					+		Б	П	6, 15, Ац	О	Б
<i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki		+		+	+	К			6,85-8,1	О- М-Э	А
<i>Achnanthidium rosenstockii</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot				+	+		Б	П	Алк	О-М	
<i>Achnanthidium</i> sp.					+						
<i>Actinocyclus</i> sp.		+									
<i>Adlafia bryophila</i> (J.B.Petersen) Lange-Bertalot			+		+	К		П	6,4	М	А, Б
<i>Adlafia minuscula</i> (Grunow) Lange-Bertalot					+	К		П	6	О	Б
<i>Adlafia suchlandtii</i> (Hustedt) Monnier & Ector				+							
<i>Amphora copulata</i> (Kützing) Schoeman & R.E.M.Archibald				+	+	К	Б	П-С	Алк	О	А
<i>Amphora inariensis</i> Krammer				+	+	К	Б	П-С	8,3	О	А
<i>Amphora indistincta</i> Levkov					+			П			
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing					+	К	Б	П-С	Алк	Э	А
<i>Amphora</i> sp.	+										

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	ВР
<i>Aneumastus tusculus</i> (Ehrenberg) D.G.Mann & A.J.Stickle					+	К	Б	П	6,8-8,2	О	А, Б
<i>Arachnoidiscus</i> cf. <i>japonicus</i> Shadboldt ex Pritchard			+			А	П	М			
<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grunow) Krammer				+	+	К	П	П	Ац	О	А
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen		+			+	К	П	П-С	Алк	Э	А, Б
<i>Aulacoseira canadensis</i> (Hustedt) Simonsen	+						П	П			
<i>Aulacoseira</i> cf. <i>perglabra</i> (Østrup) E.Y.Haworth					+		П	П			А
<i>Aulacoseira crassipunctata</i> Krammer	+						П	П			Б
<i>Aulacoseira crenulata</i> (Ehrenberg) Thwaites					+		П	П	Ц	О	
<i>Aulacoseira islandica</i> (O.Müller) Simonsen		+				К	П	П	Ц	О- М-Э	А
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg) Simonsen	+				+	К	П	П	Ц	О-М	А, Б
<i>Aulacoseira nivalis</i> (W.Smith) J.English & Potapova					+		П	П			Б
<i>Aulacoseira nivaloides</i> (K.E.Camburn) J.English & M.Potapova					+		Т	П	Ц	О	Б
<i>Aulacoseira</i> sp.1					+		П				
<i>Aulacoseira</i> sp.2					+		П				
<i>Aulacoseira subarctica</i> (O.Müller) E.Y.Haworth		+			+	К	П	П	Ац	О-М	А, Б

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Aulacoseira tenella</i> (Nygaard) Simonsen				+	+		П	П			
<i>Aulacoseira valida</i> (Grunow) Krammer				+			П	П			
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trentepohl ex Roth) Grunow			+					С-М	Алк		
<i>Boreozonacola hustedtii</i> Lange-Bertalot, Kulikovskiy & Witkowski		+		+		Б	Б	П	6-7,8	О	А
<i>Boreozonacola olympica</i> (Sovereign) Lange-Bertalot, Kulikovskiy & Witkowski		+		+	+	Б	Б	П	Ц	О	А
<i>Brachysira arctoborealis</i> A.P.Wolfe & H.J.Kling				+		А- Б	Б	П	Ац	О	
<i>Brachysira brebissonii</i> R.Ross				+	+	К	Б	П	4,7-5,8	О	А, Б
<i>Brachysira cf. microcephala</i> (Grunow) Compère morphotype 2					+						
<i>Brachysira microcephala</i> (Grunow) Compère					+	К	Б	П	Ац	О	А, Б
<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bertalot				+			Б	П			
<i>Brachysira ocalanensis</i> H.A.Shayler & P.A.Siver				+	+	Б	Б	П	4,8-7,2	О	
<i>Brachysira procera</i> Lange-Bertalot & Gerd Moser					+		Б	П			
<i>Brachysira</i> sp.1				+							
<i>Brachysira</i> sp.2					+						
<i>Brachysira</i> sp.3					+						

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Brachysira styriaca</i> (Grunow) R.Ross					+	А- А	Б	П	7,2-7,4	О	А
<i>Brachysira zellensis</i> (Grunow) Round & D.G.Mann				+		Б	Б	П	Алк, 9,5	О	А
<i>Caloneis alpestris</i> (Grunow) Cleve					+	А- А	Б	П-С	Алк	М	А
<i>Caloneis bacillum</i> (Grunow) Cleve				+		К	Б	П-С- М	Алк	М	А, Б
<i>Caloneis clevei</i> (Lagerstedt) Cleve				+			Б	П			А
<i>Caloneis fasciata</i> (Lagerstedt) Cleve					+						
<i>Caloneis hyalina</i> Hustedt				+		К					Б
<i>Caloneis silicula</i> (Ehrenberg) Cleve					+	К	Б	П-С	Алк	М-Э	А, Б
<i>Caloneis</i> sp. 3					+						
<i>Caloneis</i> sp. 4					+						
<i>Caloneis</i> sp. 5					+						
<i>Caloneis</i> sp. 6					+						
<i>Caloneis</i> sp. 8					+						
<i>Caloneis</i> sp.1	+										
<i>Caloneis</i> sp.10			+								

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	BP
<i>Caloneis</i> sp.11				+							
<i>Caloneis</i> sp.12	+										
<i>Caloneis</i> sp.13			+								
<i>Caloneis</i> sp.14				+							
<i>Caloneis</i> sp.15				+							
<i>Caloneis</i> sp.2				+							
<i>Caloneis</i> sp.8			+								
<i>Caloneis</i> sp.9			+								
<i>Caloneis tenuis</i> (W.Gregory) Krammer				+		К		П-С	Ц	М	А
<i>Caloneis undosa</i> Krammer	+			+		К			Ац	О	А, Б
<i>Cavinula cocconeiformis</i> f. <i>elliptica</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	+		+	+							
<i>Cavinula cocconeiformis</i> (W.Gregory ex Greville) D.G.Mann & A.J.Stickle	+				+	К		П	Ц	М	А, Б
<i>Cavinula davisiae</i> Bahls	+	+		+	+			П	Ац	О	А
<i>Cavinula jaernefeltii</i> (Hustedt) D.G.Mann & A.J.Stickle		+		+	+	А- А			Ац	М	А, Б
<i>Cavinula lapidosa</i> (Krasske) Lange-Bertalot				+		А- А		П	Ац	О	

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hustedt) D.G.Mann & Stickle	+				+	К		П-С	Алк	М-Э	А, Б
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hustedt) D.G.Mann & Stickle morphotype 2					+						
<i>Cavinula variostriata</i> (Krasske) D.G.Mann & A.J.Stickle					+	К	Б	П	Ац	О	А, Б
<i>Cavinula vincentii</i> Antoniadès & P.B.Hamilton		+		+	+		Б	П	8,3		
<i>Chamaepinnularia</i> cf. <i>circumborealis</i> Lange-Bertalot			+			Б		П		О	Б
<i>Chamaepinnularia gandrupii</i> (J.B.Petersen) Lange-Bertalot & Krammer			+	+						О	
<i>Chamaepinnularia hassiaca</i> (Krasske) Cantonati & Lange-Bertalot		+		+	+	А- А	Н	П	Ац	О	А
<i>Chamaepinnularia krookiformis</i> (Krammer) Lange-Bertalot & Krammer	+	+	+	+	+		Н	П	Ц		А
<i>Chamaepinnularia krookii</i> (Grunow) Lange-Bertalot & Krammer	+		+				Н	П	Ц		Б
<i>Chamaepinnularia mediocris</i> (Krasske) Lange-Bertalot		+		+	+		Н	П	Ац	О	Б
<i>Chamaepinnularia muscicola</i> (J.B.Petersen) Kulikovskiy, Lange-Bertalot & A.Witowski					+		Н	П	Ац	О	
<i>Chamaepinnularia soehrensii</i> (Krasske) Lange-Bertalot & Krammer		+				К	Н	П	Ац	О	А, Б
<i>Chamaepinnularia</i> sp. 1				+							
<i>Chamaepinnularia</i> sp. 2				+							
<i>Chamaepinnularia</i> sp. 3					+						

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Cocconeis antiqua</i> Tempère & Brun			+			А	О	П-С			
<i>Cocconeis californica</i> Grunow	+		+					П-С			
<i>Cocconeis costata</i> var. <i>hexagona</i> Grunow			+					М			
<i>Cocconeis</i> cf. <i>islandica</i> Ehrenberg			+								
<i>Cocconeis costata</i> W.Gregory	+					К		М			
<i>Cocconeis fasciolata</i> (Ehrenberg) N.E.Brown			+					М			
<i>Cocconeis islandica</i> Ehrenberg	+			+							
<i>Cocconeis klamathensis</i> Sovereign		+						П			
<i>Cocconeis lineata</i> Ehrenberg		+		+	+	К	Б, О	П			
<i>Cocconeis neothumensis</i> Krammer				+		К	Б, О	П-М			А
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	+		+	+	+		Б, О	П-С	Алк	Э	
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenberg) Cleve					+	К	Б, О	П-С	Алк	Э	А
<i>Cocconeis pseudolineata</i> (Geitler) Lange-Bertalot				+	+		Б, О	П			
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg	+		+			К	Б, О	М			А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i> (Grunow) Cleve			+				Б, О		Алк		
<i>Cocconeis thumensis</i> A.Mayer					+		Б, О				
<i>Coscinodiscus</i> sp.1	+										
<i>Coscinodiscus</i> sp.2			+								
<i>Cosmioneis pusilla</i> (W.Smith) D.G.Mann & A.J.Stickle			+			К		П-М			А, Б
<i>Cosmioneis</i> sp.1			+								
<i>Cosmioneis</i> sp.2			+								
<i>Cosmioneis</i> sp.3			+								
<i>Cosmioneis</i> sp.4			+								
<i>Cymbella blinnii</i> Bahls					+	А	Б	П		О	Ам
<i>Cymbella mexicana</i> (Ehrenberg) Cleve	+							П	6,8-8,1		А
<i>Cymbella neocistula</i> Krammer				+	+		О	П			А, Б
<i>Cymbella neocistula</i> var. <i>islandica</i> Krammer					+						
<i>Cymbella neoleptoceros</i> Krammer				+							
<i>Cymbella proxima</i> Reimer					+	Б		П		М	Б

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Cymbella</i> sp. 2				+							
<i>Cymbella</i> sp. 3				+							
<i>Cymbella</i> sp. 4					+						
<i>Cymbella</i> sp.1				+							
<i>Cymbopleura anglica</i> (Lagerstedt) Krammer				+		А- А	Б	П	Алк	О	
<i>Cymbopleura elliptica</i> Krammer				+			Б	П	Ц	О	
<i>Cymbopleura metzeltinii</i> Krammer				+	+		Б	П	Ц	О	
<i>Cymbopleura naviculiformis</i> (Auerswald ex Heiberg) Krammer					+	К	Б	П	Алк	О	А
<i>Cymbopleura</i> sp. 2				+							
<i>Cymbopleura</i> sp.1	+										
<i>Cymbopleura subrostrata</i> (Cleve) Krammer					+	А- А	Б	П	Ц	О	А
<i>Cymbopleura tynnii</i> (Krammer) Krammer					+		Б	П		О	
<i>Decussiphycus placenta</i> (Ehrenberg) Guiry & Gandhi		+		+				П-С	Алк		
<i>Delicatophycus delicatulus</i> (Kützing) M.J.Wynne					+	К		П	Алк	О	А
<i>Denticula kuetzingii</i> Grunow				+				П			А
<i>Diadesmis mochalovae</i> M.Potapova	+	+		+	+			П	Ц	О	Б
<i>Diadesmis</i> sp.	+										

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Diatoma moniliformis</i> (Kützing) D.M.Williams					+	К					А, Б
<i>Diatoma tenuis</i> C.Agardh					+	К	Б	С-П	7,8, Алк	М-Э	А, Б
<i>Diatomella balfouriana</i> Greville		+		+		К	Б		6,15		А, Б
<i>Diploneis calcilacustris</i> Lange-Bertalot & Fuhrmann				+			Б	П			А
<i>Diploneis dimorpha</i> Hustedt					+			М			
<i>Diploneis elliptica</i> (Kützing) Cleve					+				Алк		
<i>Diploneis finnica</i> (Ehrenberg) Cleve				+	+	К		П-С	Алк		А
<i>Diploneis interrupta</i> (Kützing) Cleve	+		+		+	К		С-М	Алк		А
<i>Diploneis krammeri</i> Lange-Bertalot & E.Reichardt	+			+	+						
<i>Diploneis oculata</i> (Brébisson) Cleve					+	К	Б, О	П-С	8,3, Алк	О-М	А
<i>Diploneis ovalis</i> (Hilse) Cleve	+			+		К		П-С	Ац-Алк	О-М	А, Б
<i>Diploneis petersenii</i> Hustedt				+			Б, О	П-С	Ц	М	А
<i>Diploneis pseudovalis</i> Hustedt	+		+	+	+	К					А, Б
<i>Diploneis smithii</i> (Brébisson) Cleve s.l.					+	К		П-С	Алк		А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	BP
<i>Diploneis texana</i> Lange-Bertalot & Fuhrmann				+			Б, О	П			
<i>Discostella lacus-karluki</i> (Manguin ex Kociolek & Reviers) Potapova, Aycok & Bogan					+	А- Б	П	П		О	А
<i>Discostella pseudostelligera</i> (Hustedt) Houk & Klee					+	К	П	П		М	А, Б
<i>Ellerbeckia sol</i> (Ehrenberg) R.M.Crawford & P.A.Sims			+				П	П			
<i>Encyonema</i> aff. <i>rostratum</i>					+		Б	П			Б
<i>Encyonema brevicapitatum</i> Krammer					+	Б		П			
<i>Encyonema</i> cf. <i>subelginense</i> Krammer					+	Б		П			
<i>Encyonema gaeumannii</i> (F.Meister) Krammer				+	+	Б		П	Ац	О	Б
<i>Encyonema hebridicum</i> Grunow ex Cleve					+	К	Б	П	Ац	О	А, Б
<i>Encyonema lunatum</i> (W.Smith) Van Heurck				+			Б	П	Ц	О	
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse) D.G.Mann	+				+	К	Б	П-С	Ц		Б
<i>Encyonema montanum</i> Bahls					+				8,7		
<i>Encyonema neogracile</i> Krammer				+		К	О, Б	П	Ц	О	А, Б
<i>Encyonema obscuriforme</i> Krammer				+				П			
<i>Encyonema pergracile</i> Krammer				+	+	Б		П			

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	ВР
<i>Encyonema procerum</i> Krammer					+	Б		П			
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch) D.G.Mann	+	+		+	+	К	Б	П	6,4-7,4		А, Б
<i>Encyonema</i> sp. 3		+									
<i>Encyonema</i> sp. 4		+									
<i>Encyonema</i> sp. 5				+							
<i>Encyonema</i> sp. 6		+									
<i>Encyonema</i> sp. 7				+							
<i>Encyonema</i> sp. 8				+							
<i>Encyonema</i> sp. 9				+							
<i>Encyonema</i> sp.1	+										
<i>Encyonema</i> sp.10					+						
<i>Encyonema</i> sp.11					+						
<i>Encyonema</i> sp.12					+						
<i>Encyonema</i> sp.2				+							
<i>Encyonema ventricosum</i> (C. Agardh) Grunow (cf. <i>semicircularis</i> ?)		+									
<i>Encyonema yellowstonianum</i> Krammer				+	+	Б	Б				
<i>Encyonopsis cesatiformis</i> Krammer				+		А- А					

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Encyonopsis cesatii</i> (Rabenhorst) Krammer					+	К	Б	П	Ц	О	А
<i>Encyonopsis montana</i> Bahls					+				Алк, 7 - 8,7		А
<i>Encyonopsis</i> sp.	+										
<i>Encyonopsis subminuta</i> Krammer & E.Reichardt				+				П			А
<i>Eolimna minima</i> (Grunow) Lange-Bertalot				+		К		П			
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson				+		К	Б, О	П-С	Алк	М-Э	А, Б
<i>Epithemia adnata</i> var. minor (Peragallo & Héribaud) R.M.Patrick					+	К		П-С	Алк	М-Э	
<i>Epithemia amphicephala</i> (Østrup) Kobayasi & Kobayashi		+									
<i>Epithemia proboscidea</i> Kützing					+						
<i>Epithemia sorex</i> Kützing	+			+	+	К	Б, О	П-С	Алк	Э	А, Б
<i>Epithemia</i> sp.				+							
<i>Epithemia turgida</i> (Ehrenberg) Kützing		+			+	К	Б, О	П-С	Алк	М	А, Б
<i>Eucoconeis alpestris</i> (Brun) Lange-Bertalot		+			+		Б	П			А
<i>Eucoconeis americana</i> Enache & Potapova					+				Ац, 5-6,3		Ам
<i>Eucoconeis laevis</i> (Østrup) Lange-Bertalot				+	+	К	Б	П	Ц	О	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Eucocconeis</i> sp.					+						
<i>Eunotia arcus</i> Ehrenberg					+	К	Б	П	Ц	О-М	А
<i>Eunotia bidens</i> Ehrenberg	+			+			Б	П	Ац	О-М	А, Б
<i>Eunotia bigibba</i> Kützing		+				К		П			А
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt					+			П-С	ИЦд	О- М-Э	Б
<i>Eunotia boreotenuis</i> Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot					+	Б					
<i>Eunotia curtagrunowii</i> Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot	+	+		+		А- А	Б	П	Ац		
<i>Eunotia diadema</i> Ehrenberg	+			+	+		Б	П	Ац	О	А, Б
<i>Eunotia fallax</i> A.Cleve				+		К	Б	П	Ац	О	Б
<i>Eunotia flexuosa</i> (Brébisson ex Kützing) Kützing					+		Б	П	Ац	О-М	А
<i>Eunotia fureyae</i> Lange-Bertalot					+		Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia genuflexa</i> Nörpel-Schempp					+		Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia juettnerae</i> Lange-Bertalot					+		Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia meisteri</i> Hustedt					+		Б	П	Ац	О	А
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	+	+		+	+	К	Б	П	Ац	О	А, Б

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Eunotia muscicola</i> var. <i>inermis</i> (A.Cleve) Kharitonov					+		Б	П	Ац	О	Б
<i>Eunotia neofallax</i> Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot					+		Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia nymanniana</i> Grunow		+			+			П	Ац	О	А
<i>Eunotia paludosa</i> Grunow		+			+		Б	П	Ац	О	Б
<i>Eunotia perpussila</i> Grunow					+						
<i>Eunotia praerupta</i> Ehrenberg				+		К	Б	П	Ац, 5,8	О-М	А, Б
<i>Eunotia pseudogroenlandica</i> Lange-Bertalot & Tagliaventi		+		+	+			П	Ац	О	
<i>Eunotia pseudopectinalis</i> Hustedt				+		Б	Б	П	Ац	О-М	А
<i>Eunotia rhomboidea</i> Hustedt					+	К	Б	П	Ац	О	А,Б
<i>Eunotia rhynchocephala</i> Hustedt					+	А- А	Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia satelles</i> (Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot) Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot					+		Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia</i> sp. 1	+										
<i>Eunotia</i> sp. 2				+							
<i>Eunotia</i> sp. 3				+							
<i>Eunotia</i> sp. 4				+							
<i>Eunotia</i> sp.5					+						

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	BP
<i>Eunotia</i> sp.6					+						
<i>Eunotia</i> sp.7					+						
<i>Eunotia</i> sp.8					+						
<i>Eunotia</i> sp.9					+						
<i>Eunotia superbidens</i> Lange-Bertalot				+			Б	П	Ац	О	
<i>Eunotia tetraodon</i> Ehrenberg	+						Б	П	Ац	О	А
<i>Eunotia valida</i> Hustedt				+			Б	П	Ац	О	А
<i>Fallacia vitrea</i> (Østrup) D.G.Mann		+		+		К	Б	П	Ац	О	А
<i>Fistulifera</i> sp.			+								
<i>Fragilaria cf. tenera</i> (W.Smith) Lange-Bertalot				+			Т	П	Ац	О-М	А
<i>Fragilaria henryi</i> Lange-Bertalot			+	+				С-П	Алк		
<i>Fragilaria mazamaensis</i> (Sovereign) Lange-Bertalot					+			П			Б
<i>Fragilaria perminuta</i> (Grunow) Lange-Bertalot				+		А- А		П			
<i>Fragilaria radians</i> (Kützing) D.M.Williams & Round					+			П-С	Ц, 6,9	О-М	А, Б
<i>Fragilaria</i> sp. 1		+									
<i>Fragilaria</i> sp. 2				+							
<i>Fragilaria</i> sp. 3					+						

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Fragilaria vaucheria</i> (Kützing) J.B.Petersen s.l.		+			+	К	Б		6,9		А, Б
<i>Fragilariforma bicapitata</i> (A.Mayer) D.M.Williams & Round					+		Б	П-С	Ц	О- М-Э	А, Б
<i>Fragilariforma horstii</i> Morales, Manoylov & Bahls					+			П	6,7	О	А
<i>Fragilariforma mesolepta</i> (Rabenhorst) Kharitonov	+				+	К		П-С	Алк		А, Б
<i>Fragilariforma</i> sp.				+							
<i>Frustulia amosseana</i> Lange-Bertalot					+	К	Б		Алк		А
<i>Frustulia amphipleuroides</i> (Grunow) A.Cleve					+		Б	П	Ац	О	А
<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson ex W.Smith) Lange-Bertalot & Krammer		+		+	+	А- А	Б	П	Ац	О	А
<i>Frustulia inculta</i> P.A.Siver, Pelczar & P.B.Hamilton				+			Б	П			Б
<i>Frustulia lange-bertalotii</i> Metzeltin			+				Б	П			Б
<i>Frustulia quadrisinuata</i> Lange-Bertalot					+		Б			О	
<i>Frustulia rexii</i> C.Graeff & Kociolek					+		Б	П			
<i>Frustulia saxonica</i> Rabenhorst		+		+	+	К	Б	П	Ац	О	А, Б
<i>Frustulia</i> sp. 1	+										
<i>Frustulia</i> sp. 2				+							

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Frustulia</i> sp. 3					+						
<i>Frustulia vulgaris</i> (Thwaites) De Toni				+	+	К	Б	П-С	Алк, 7	Э	А, Б
<i>Geissleria acceptata</i> (Hustedt) Lange-Bertalot & Metzeltin				+				П		О-М	Б
<i>Geissleria</i> sp.				+							
<i>Genkalia</i> cf. <i>digituloides</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot & Kulikovskiy				+							
<i>Genkalia similis</i> Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Metzeltin				+							
<i>Genkalia</i> sp.					+						
<i>Gliwiczia calcar</i> (Cleve) M.Kulikovskiy, Lange-Bertalot & A.Witkowski		+		+	+		Б	П			А
<i>Gomphoneis eriensis</i> (Grunow) Skvortzov & K.I.Meyer				+			Б				Б
<i>Gomphoneis</i> sp.		+									
<i>Gomphonema brebissonii</i> Kützing				+	+		Б		Алк		А
<i>Gomphonema</i> cf. <i>paracapitatum</i> Kulikovskiy, Kociolek & Solak				+							
<i>Gomphonema coronatum</i> Ehrenberg				+			Б		Алк		А
<i>Gomphonema duplipunctatum</i> Lange-Bertalot & E.Reichardt		+		+			Б	П	Ц	О	
<i>Gomphonema exilissimum</i> (Grunow) Lange-Bertalot & E.Reichardt		+			+		Б	П	Алк	О	
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg				+		К	Б	П-С	Алк	М	А, Б
<i>Gomphonema lagerheimii</i> Cleve				+			Б	П		О	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Gomphonema laticollum</i> Reinhardt				+			Б	П			
<i>Gomphonema olivaceoides</i> var. <i>densestriatum</i> Foged				+			Б	П	Алк		Ам
<i>Gomphonema pygmaeum</i> J.Kociolek & E.Stoermer				+				П			Ам
<i>Gomphonema reichardtii</i> Lange-Bertalot					+			П			
<i>Gomphonema</i> sp. 1				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 10		+									
<i>Gomphonema</i> sp. 11				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 12					+						
<i>Gomphonema</i> sp. 13				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 14					+						
<i>Gomphonema</i> sp. 15					+						
<i>Gomphonema</i> sp. 16					+						
<i>Gomphonema</i> sp. 17					+						
<i>Gomphonema</i> sp. 18					+						
<i>Gomphonema</i> sp. 2				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 3				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 4				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 5				+							

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Gomphonema</i> sp. 6				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 7				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 8				+							
<i>Gomphonema</i> sp. 9				+							
<i>Gomphonema utae</i> Lange-Bertalot & E.Reichardt				+				П			
<i>Gomphosinica</i> sp.		+									
<i>Grammatophora angulosa</i> var. <i>islandica</i> (Ehrenberg) Grunow			+					М			
<i>Grammatophora</i> sp.	+										
<i>Halamphora kevei</i> Levkov			+					С			
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrenberg) R.M.Patrick				+	+	К	Б	П-С	Алк	О-М	А, Б
<i>Hannaea linearis</i> (Holmboe) Álvarez-Blanco & S.Blanco					+		Б	П			А, Б
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	+		+	+		К		П-С	Ц	О- М-Э	А, Б
<i>Hantzschia</i> cf. <i>calcifuga</i> E.Reichardt & Lange-Bertalot		+		+				П			
<i>Hantzschia</i> sp. 1				+							
<i>Hantzschia</i> sp. 2				+							
<i>Hippodonta linearis</i> (Østrup) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski				+				С			А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	BP
<i>Hippodonta</i> sp. (cf. <i>avittata</i>)					+						
<i>Humidophila arctica</i> (Lange-Bertalot & Genkal) R.L. Lowe & al.			+			А		П			
<i>Humidophila brekkaensis</i> (J.B.Petersen) R.L.Lowe & al.		+		+		Б		П	Ц		
<i>Humidophila</i> cf. <i>costei</i> (Le Cohu & Van de Vijver) R.L. Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová					+	А		П			
<i>Humidophila gallica</i> (W.Smith) Lowe, Kociolek, Q.You, Q.Wang & Stepanek			+					П			
<i>Humidophila laevisissima</i> (Cleve) R.L. Lowe & al.	+	+		+	+	Б		П			
<i>Humidophila paracontenta</i> (Lange-Bertalot & Werum) R.L. Lowe & al.				+		А- Б		П			
<i>Humidophila perpusilla</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, J.R. Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová				+	+			П	Ц	О	
<i>Humidophila schmassmannii</i> (Hustedt) Buczkó & Wojtal		+		+				П			Б
<i>Humidophila</i> sp. 1			+								
<i>Humidophila</i> sp. 2					+						
<i>Hygropetra balfouriana</i> (Grunow ex Cleve) Krammer & Lange-Bertalot			+	+	+		Б				А, Б
<i>Iconella amphioxys</i> (W.Smith) D.Kapustin & O.Kryvosheia			+		+		Б	С-М	Алк	Э	А, Б
<i>Iconella delicatissima</i> (F.W.Lewis) Ruck & Nakov					+			П-С			А
<i>Iconella helvetica</i> (Brun) Ruck & Nakov					+						

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Iconella hibernica</i> (Ehrenberg) Ruck & Nakov					+						
<i>Iconella linearis</i> (W.Smith) Ruck & Nakov				+	+	К	Б	П-С	Ц	М	А, Б
<i>Karayevia laterostrata</i> (Hustedt) Bukhtiyarova		+			+			П	Ц	О	А, Б
<i>Karayevia nitidiformis</i> (Lange-Bertalot) Bukhtiyarova					+		Б	П			
<i>Karayevia suchlandtii</i> (Hustedt) Bukhtiyarova					+		Б	П	Ц	О	А, Б
<i>Kobayasiella micropunctata</i> (H.Germain) Lange-Bertalot				+	+			П	Ац	О	
<i>Kurtkammeria weilandii</i> (Bahls) Bahls				+			Б	П	Ц	О	Ам
<i>Lemnicola</i> aff. <i>hungarica</i> (Grunow) Round & Basson					+		Б	П-С	Алк	Э, ГЭ	А
<i>Lindavia antiqua</i> (W.Smith) Nakov, Guillory, M.L.Julius, E.C.Theriot & A.J.Alverson					+						
<i>Lindavia radiosa</i> (Grunow) De Toni & Forti				+			П	П-С	Алк	Э	
<i>Lindavia tripartita</i> (H.Håkansson) T.Nakov et al.					+		П	П			Ам
<i>Luticola arctica</i> Levkov & Metzeltin	+					А- Б	П				
<i>Luticola gaussii</i> (Heiden) D.G.Mann	+					А	П				
<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D.G.Mann	+			+	+	К		П-С	Ц	Э	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Luticola rotunda</i> Solak & Levkov			+	+			П				
<i>Luticola</i> sp.		+									
<i>Mastogloia elliptica</i> (C.Agardh) Cleve			+		+	К	Б	С-М	Алк	М-Э	А, Б
<i>Mastogloia</i> sp.			+								
<i>Melosira</i> sp.			+								
<i>Meridion anceps</i> (Ehrenberg) D.M.Williams				+	+			П, С	Ц, Алк	О- М-Э	
<i>Meridion circulare</i> (Greville) C.Agardh		+		+				П, С	Ц, Алк	О- М-Э	А, Б
<i>Meridion constrictum</i> Ralfs		+		+				П, С	Ц, Алк	О- М-Э	А, Б
<i>Meridion humerosum</i> Neptyukhina & Chudaev					+			П	Ц		
<i>Meridion tenuipes</i> Neptyukhina & Chudaev					+			П	Ц		
<i>Microcostatus krasskei</i> (Hustedt) J.R.Johansen & Sray					+		Б	П	Ац	О-М	
<i>Microfissurata</i> sp.		+									
<i>Navicula angusta</i> Grunow				+		К	Б	П	Ац	О	А
<i>Navicula aurora</i> Sovereign				+		Б		П			А, Б
<i>Navicula</i> cf. <i>arctotenelloides</i> Lange-Bertalot & Metzeltin				+				П			Б

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Navicula cf. libonensis</i> Schoeman				+				П			А
<i>Navicula cf. pseudolanceolata</i> Lange-Bertalot				+		Б		П			
<i>Navicula cf. weberi</i> Bahls					+	Б					Ам
<i>Navicula cincta</i> Pantocsek			+			К	Б	П-С	Алк	Э	А
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing					+		Б	П-С	Ц	О-М-Э	
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot				+		К	Б	П-С	Алк	О-М-Э	А, Б
<i>Navicula eidrigiana</i> J.R.Carter	+		+				Б	П			Ам
<i>Navicula elsoniana</i> R.M.Patrick & Freese			+				Б	П			А
<i>Navicula genovefae</i> Fusey					+						Ам
<i>Navicula jakhalsensis</i> VanLandingham	+		+					С-М			
<i>Navicula lundii</i> E.Reichardt					+			П-С	Алк	Э	
<i>Navicula metareichardtiana</i> Lange-Bertalot & Kusber				+		А-Б		П			
<i>Navicula phylleptosoma</i> Lange-Bertalot			+			А-Б		С	Алк		
<i>Navicula radiosa</i> Kützing				+	+	К		П-С	Ц	М-Э	А, Б
<i>Navicula recens</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot					+			С-М	Алк	Э	

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Navicula reinhardtii</i> (Grunow) Grunow					+			П-С	Алк	Э	А
<i>Navicula rhynchocephala</i> Kützing	+									О-М-Э	
<i>Navicula salinarum</i> Grunow			+				Б	М	Ц	Э	А, Б
<i>Navicula schweigeri</i> Bahls					+			П			Ам
<i>Navicula</i> sp. 1	+										
<i>Navicula</i> sp. 2					+						
<i>Navicula</i> sp. 3				+							
<i>Navicula</i> sp. 4			+								
<i>Navicula</i> sp. 5					+						
<i>Navicula subconcentrica</i> Lange-Bertalot					+			П			А
<i>Navicula vaneei</i> Lange-Bertalot					+	А-Б		С			Б
<i>Navicula vulpina</i> Kützing				+			Б	П-С	Алк	М-Э	А, Б
<i>Navicula wildii</i> Lange-Bertalot				+				П-С	Алк	О-М	
<i>Naviculadicta</i> sp.			+								
<i>Navigeia</i> aff. <i>lateropunctata</i> (J.H.Wallace) L.N.Bukhtiyarova					+	Б	Б	П			Ам

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Neidiopsis levanderi</i> (Hustedt) Lange-Bertalot & Metzeltin					+	А- Б	Б	П			А
<i>Neidium affine</i> var. <i>longiceps</i> (W.Gregory) Cleve					+		Б	П	Ац	М	А
<i>Neidium alpinum</i> Hustedt				+		А- А	Б	П	5,6, Ац	О	Б
<i>Neidium amphigomphus</i> (Ehrenberg) Pfitzer					+		Б	П			А, Б
<i>Neidium ampliatum</i> (Ehrenberg) Krammer					+		Б	П-С	Ц	О-М	А, Б
<i>Neidium bisulcatum</i> (Lagerstedt) Cleve				+			Б	П	Ц	О	А, Б
<i>Neidium</i> cf. <i>bisulcatum</i> var. <i>subampliatum</i> Krammer					+		Б	П			
<i>Neidium dilatatum</i> (Ehrenberg) Cleve					+		Б	П			А
<i>Neidium iridis</i> (Ehrenberg) Cleve					+		Б	П-С	Ц	М-Э	
<i>Neidium</i> sp. 1	+										
<i>Neidium</i> sp. 2					+						
<i>Nitzschia acidoclinata</i> Lange-Bertalot		+	+	+	+	К	Б	П-С	Ц	М	Б
<i>Nitzschia alpina</i> Hustedt		+			+		Б	П		О	А
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow				+		К	Б	П-С	Алк	Э	А
<i>Nitzschia angusteforaminata</i> Lange-Bertalot				+			Б	П-С	Алк	ГЭ	Б

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Nitzschia brevissima</i> Grunow			+				Б	С-П	Ц	ГЭ	
<i>Nitzschia bryophila</i> (Hustedt) Hustedt				+			Б	П	Ац	О	Б
<i>Nitzschia fonticoloides</i> Sovereign					+		Б	П			Ам
<i>Nitzschia fossilis</i> (Grunow) Grunow					+	Б	Б	П-С	Алк		Б
<i>Nitzschia intermedia</i> Hantzsch ex Cleve & Grunow					+		Б	П-С	Ц	Э	А
<i>Nitzschia minuta</i> Bleisch				+			Б	П			А
<i>Nitzschia nana</i> Grunow			+			К	Б	П-С	Ц	М	А
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith					+	К	Б	П-С	Ц	ГЭ	А
<i>Nitzschia paleacea</i> (Grunow) Grunow		+				Б	Б	П-С	Алк	ГЭ	Б
<i>Nitzschia paleaeformis</i> Hustedt					+		Б	П-С	Ац	О- М-Э	
<i>Nitzschia perminuta</i> Grunow			+		+	К	Б	П-С	Алк	О-М	А
<i>Nitzschia</i> sp. 1				+							
<i>Nitzschia</i> sp. 2		+									
<i>Nitzschia</i> sp. 3				+							
<i>Nitzschia</i> sp. 4				+							
<i>Nitzschia</i> sp. 5				+							
<i>Nitzschia</i> sp. 6				+							

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Nitzschia</i> sp.7					+						
<i>Nitzschia</i> sp.8					+						
<i>Nitzschia</i> sp.9					+						
<i>Nitzschia suchlandtii</i> Hustedt					+	А- Б	Б	П			
<i>Nitzschia tubicola</i> Grunow			+			К	Б	С-М	Алк		А, Б
<i>Nitzschia valdestriata</i> Aleem & Hustedt					+		Б		Алк		
<i>Nitzschia velazqueziana</i> Hamsher, Kopalová, Kociolek, Zidarova & Van de Vijver			+			А	Б	П			
<i>Nitzschia vermicularis</i> (Kützing) Hantzsch					+	К	Б	П-С- М	Алк	О- М-Э	А
<i>Odontidium hyemale</i> (Roth) Kützing					+	К	Б	П	Алк		А, Б
<i>Odontidium mesodon</i> (Ehrenberg) Kützing				+	+	К	Б	П	Ц	М	А, Б
<i>Pantocsekiella tripartita</i> (Håkansson) K.T.Kiss & E.Ács		+				А- Б	П	П	Алк		
<i>Pinnularia arkadii</i> Neplyukhina, Chudaev & Gololobova	+						Б	П	Ац	О	
<i>Pinnularia australoglobiceps</i> Zidarova, Kopalová & Van de Vijver			+			А	Б	П			
<i>Pinnularia borealis</i> var. <i>borealis</i> Ehrenberg	+	+		+		К	Б	П	Ц	О	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Pinnularia borealis</i> var. <i>scalaris</i> (Ehrenberg) Rabenhorst					+		Б	П	Ц	О	
<i>Pinnularia bottnica</i> Krammer			+			Б	Б	П	6, Ац		
<i>Pinnularia canadodivergens</i> Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Metzeltin					+		Б	П	Ц	О	
<i>Pinnularia</i> cf. <i>decrescens</i> var. <i>rhombarea</i> Krammer					+		Б	П			
<i>Pinnularia decrescens</i> var. <i>ignorata</i> (Krammer) Krammer					+		Б	П			
<i>Pinnularia divergens</i> W.Smith	+		+		+	К	Б	П	Ц	О	Б
<i>Pinnularia divergentissima</i> (Grunow) Cleve		+			+		Н	П	Ац	О	Б
<i>Pinnularia grunowii</i> Krammer				+			Б	П			
<i>Pinnularia inconstans</i> Ant.Mayer	+		+			А- Б	Б	П			Б
<i>Pinnularia intermedia</i> (Lagerstedt) Cleve	+	+		+			Б	П			
<i>Pinnularia interrupta</i> W.Smith					+	К	Б	П	Ц	О	А
<i>Pinnularia interruptiformis</i> Krammer					+		Б	П			
<i>Pinnularia islandica</i> Østrup	+					А- Б	Б	П			А
<i>Pinnularia isselana</i> Krammer					+	Б	Б	П			
<i>Pinnularia lagerstedtii</i> (Cleve) A.Cleve	+						Б	П	Ц	О	А
<i>Pinnularia lata</i> (Brébisson) W.Smith	+	+		+		А- Б	Н	П	Ац	О	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	ВР
<i>Pinnularia marchica</i> I.Schönfelder				+			Б	П			
<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve					+	А- А	Б	П	Ц	О- М-Э	А
<i>Pinnularia neomajor</i> Krammer					+	А- Б	Б	П			
<i>Pinnularia obscura</i> Krasske	+	+		+	+	К	Б	П	6,3-7, Ц		А, Б
<i>Pinnularia pseudoparva</i> Krammer & Lange-Bertalot	+		+			А- Б	Б	П			
<i>Pinnularia renata</i> Krammer	+						Б	П			
<i>Pinnularia ruttneri</i> Hustedt		+					Б	П			
<i>Pinnularia schoenfelderi</i> Krammer		+		+	+	А- Б	Б	П			А
<i>Pinnularia sinistra</i> Krammer		+		+	+		Б	П	6, Ац		А
<i>Pinnularia</i> sp. 1				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 13					+		Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 15					+		Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 16	+						Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 17			+				Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 19			+				Б	П			

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	ВР
<i>Pinnularia</i> sp. 2		+					Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 20				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 21				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 22				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 23				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 3		+					Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 4		+					Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 5		+					Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 6	+						Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp. 7					+		Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.10				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.11				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.12					+		Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.14				+			Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.18	+						Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.8			+				Б	П			
<i>Pinnularia</i> sp.9			+				Б	П			

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Pinnularia subanglica</i> Krammer				+	+		Б	П			А, Б
<i>Pinnularia subcommutata</i> var. <i>nonfasciata</i> Krammer		+					Б	П			
<i>Pinnularia subrostrata</i> (A.Cleve) A.Cleve		+			+		Б	П			А, Б
<i>Pinnularia subrupestris</i> var. <i>cruciata</i> Krammer				+			Б	П			
<i>Pinnularia subrupestris</i> var. <i>cuneata</i> Krammer		+					Б	П			
<i>Pinnularia tirolensis</i> var. <i>julma</i> Krammer		+					Б	П			
<i>Pinnularia viridiformis</i> Krammer	+		+		+		Б	П			Б
<i>Pinnularia viridiformis</i> var. <i>minor</i> Krammer					+		Б	П			
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg				+	+		Б	П	Ц	О- М-Э	А, Б
<i>Pinnunavis elegans</i> (W.Smith) Okuno			+				Б	М	Алк	ГЭ	
<i>Pinnunavis genustriata</i> (Hustedt) Lange-Bertalot & Krammer			+				Н, Б	С-М	Алк	ГЭ	
<i>Placoneis explanata</i> (Hustedt) A.Mamaya		+	+				Б				А
<i>Placoneis</i> sp. 1			+								
<i>Placoneis</i> sp. 2	+										
<i>Planothidium amphibium</i> C.E.Wetzel, L.Ector & L.Pfister					+						АМ

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	pH	Т	BP
<i>Planothidium biporum</i> (M.H.Hohn & Hellerman) Lange-Bertalot					+		Б	П		О	
<i>Planothidium frequentissimum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	+	+		+	+	К			7,5, Ц		Б
<i>Planothidium holstii</i> (Cleve) Lange-Bertalot					+						
<i>Planothidium</i> sp.			+								
<i>Platessa lutheri</i> (Hustedt) Potapova	+						Н	П	Ац	О	Б
<i>Platessa oblongella</i> (Østrup) C.E.Wetzel, Lange-Bertalot & Ector					+	К	Б	П-С	Ц	О	
<i>Platessa rupestris</i> (Krasske) Lange-Bertalot					+		Н	П	Ц	О	
<i>Prestauroneis crucicula</i> (W.Smith) Genkal & Yarushina			+					С-М			А
<i>Psammothidium acidoclinatum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot					+		Б	П			Б
<i>Psammothidium daonense</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot				+	+		Б	П	Ц	О	Б
<i>Psammothidium didymum</i> (Hustedt) Bukhtiyarova & Round				+	+		Б	П			
<i>Psammothidium helveticum</i> (Hustedt) Bukhtiyarova & Round					+		Б	П	Ц	М	А, Б
<i>Psammothidium levanderi</i> (Hustedt) Bukhtiyarova & Round		+					Б	П	Ц	О	Б
<i>Psammothidium microscopicum</i> (Cholnoky) S.Blanco				+	+		Б	П			
<i>Psammothidium</i> sp. 1	+										
<i>Psammothidium</i> sp. 2					+						
<i>Psammothidium</i> sp. 3					+						

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Psammothidium ventrale</i> (Krasske) Bukhtiyarova & Round					+		Б	П	Ац	О	А
<i>Pseudofallacia losevae</i> (Lange-Bertalot, Genkal & Vechov) Y.Liu, Kociolek & Q.Wang			+			А- Б		П			Б
<i>Pseudofallacia makarovae</i> Genkal & Yarusina			+			А					
<i>Pseudogomphonema kamtschaticum</i> (Grunow) Medlin			+					С-М			
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) D.M.Williams & Round	+	+		+	+	К		П-С	Алк	О- М-Э	А, Б
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> var. <i>papillosa</i> (A.Cleve) C.Zimmerman, Poulin & Pierritz					+				Алк		А
<i>Pseudostaurosira</i> cf. <i>polonica</i> (M.Witak & Lange-Bertalot) E.A.Morales & M.B.Edlund				+				П			
<i>Pseudostaurosira elliptica</i> (Schumann) Edlund, Morales & Spaulding				+	+			П			
<i>Pseudostaurosira parasitica</i> (W.Smith) E.Morales				+				П-С	Алк	М	А
<i>Pseudostaurosira robusta</i> (Fusey) D.M.Williams & Round				+	+	Б		П			А, Б
<i>Pseudostaurosira</i> sp. 1					+						
<i>Pseudostaurosira</i> sp. 2		+									
<i>Punctastriata lancettula</i> (Schumann) P.B.Hamilton & Siver					+	К		П	Алк		
<i>Punctastriata</i> sp.				+							
<i>Reimeria ovata</i> (Hustedt) Levkov & Ector				+		Б		П-С	Ц	М	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Reimeria sinuata</i> (W.Gregory) Kociolek & Stoermer		+		+	+	К		П-С	Ц	М	А
<i>Rexlowea navicularis</i> (Ehrenberg) Kociolek & E.W.Thomas	+							П			Б
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O.Müller				+		К	Б	П	Ц	О- М-Э	А, Б
<i>Rhopalodia rupestris</i> (W.Smith) Krammer					+			С			
<i>Rossithidium nodosum</i> (Cleve) Aboal				+	+		Б	П		О	Б
<i>Rossithidium pusillum</i> (Grunow) Round & Bukhtiyarova		+		+	+		Б	П		О	Б
<i>Sellaphora antarctica</i> Zidarova, Kopalová & Van de Vijver			+			А		П		О	
<i>Sellaphora atomoides</i> (Grunow) Wetzel & Van de Vijver		+		+			Б, Н	П		О	
<i>Sellaphora bacillum</i> (Ehrenberg) D.G.Mann				+							
<i>Sellaphora blackfordensis</i> D.G.Mann & S.Droop					+	Б		П		О	Б
<i>Sellaphora difficillima</i> (Hustedt) C.E.Wetzel, L.Ector & D.G.Mann		+		+	+		Н	П	Ац	О-М	Б
<i>Sellaphora insolita</i> (É.Manguin ex Kociolek & B.de Reviere) P.B.Hamilton & D.Antoniades					+	Б		П			А
<i>Sellaphora laevissima</i> (Kützing) D.G.Mann				+	+	К		П	Ц	М	А, Б
<i>Sellaphora nigri</i> (De Notaris) Wetzel & Ector				+				П			
<i>Skabitschewskia oestrupii</i> (A.Cleve) Kuliskovskiy & Lange-Bertalot		+		+	+		Б	П	Ц	О-М	А, Б

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Skabitschewskia peragalloi</i> (Brun & Héribaud) Kuliskovskiy & Lange-Bertalot		+			+	К	Б	П	Ц	О	А, Б
<i>Sphinctolethus cf. vesicarius</i> (N.Strelnikova) P.A.Sims			+				П	М			
<i>Stauroforma exiguiformis</i> (Lange-Bertalot) R.J.Flower, V.J.Jones & Round	+	+	+	+	+	К	О, Б	П-С		Э	Б
<i>Stauroforma inermis</i> R.J.Flower, V.J.Jones & Round					+	А- Б	О, Б	П			Ам
<i>Stauroneis amphicephala</i> Kützing					+		Б	П-С	Ц	М-Э	А
<i>Stauroneis cf. kriegeri</i> R.M.Patrick					+	К	Б	П	Ц	М-Э	А, Б
<i>Stauroneis cf. producta</i> Grunow			+				Б	П-С	Алк	Э	А, Б
<i>Stauroneis circumborealis</i> Lange-Bertalot & Krammer					+	А- Б					Ам
<i>Stauroneis livingstonii</i> C.W.Reimer					+		Б	П	6-8, Ац	О	
<i>Stauroneis medioasiatica</i> Metzeltin, Lange-Bertalot & Soninkhishig					+		Б	П			
<i>Stauroneis neosiberica</i> Metzeltin & Lange-Bertalot					+		Б	П			
<i>Stauroneis pergracilis</i> Van de Vijver & Lange-Bertalot					+	А- Б	Б	П	Ац, 6,6	О	А
<i>Stauroneis siberica</i> (Grunow) Lange-Bertalot & Krammer					+		Б			О	А

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Stauroneis smithii</i> Grunow					+		Б	П-С	Алк	О-М-Э	А
<i>Stauroneis smithii</i> var. <i>incisa</i> Pantocsek					+		Б	П-С	Алк	О-М-Э	А
<i>Stauroneis</i> sp. 1	+						Б				
<i>Stauroneis</i> sp.2			+				Б				
<i>Stausosira binodis</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot					+		Т				Б
<i>Stausosira construens</i> Ehrenberg	+	+			+	К	Т	П-С	Алк	Э	А, Б
<i>Stausosira exigua</i> (W.Smith) Van de Vijver & Guiry	+						Т	П-С	Алк	М-Э	Б
<i>Stausosira leptostauron</i> (Ehrenberg) Kulikovskiy & Genkal				+	+	К	Т	П-С	Алк	М-Э	А
<i>Stausosira neoproducta</i> (Lange-Bertalot) Chudaev & Gololobova		+				Б	Т	П		О	Б
<i>Stausosira pseudoconstruens</i> (Marciniak) Lange-Bertalot				+			Т				Б
<i>Stausosira</i> sp.		+					Т				
<i>Stausosira venter</i> (Ehrenberg) Cleve & J.D.Möller	+	+	+	+	+	К	Б	П-С	Алк		А, Б
<i>Stausosirella</i> cf. <i>ovata</i> E.A.Morales				+		Б		П			
<i>Stausosirella confusa</i> E.A.Morales					+			П			
<i>Stausosirella elegantula</i> E.A.Morales & K.M.Manoylov					+			П			

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Stausirella lapponica</i> (Grunow) D.M.Williams & Round	+	+		+		К		П-С	Алк		А, Б
<i>Stausirella martyi</i> (Héribaud) E.A.Morales & K.M.Manoylov	+	+	+			К					А
<i>Stausirella minuta</i> E.A.Morales & M.B.Edlund	+	+		+							
<i>Stausirella oldenburgioides</i> (Lange-Bertalot) E.Morales, M.L.García & Maidana					+	Б					
<i>Stausirella pinnata</i> (Ehrenberg) D.M.Williams & Round				+	+	К	Б	П-С	Алк	О- М-Э	А, Б
<i>Stausirella</i> sp. 1					+						
<i>Stausirella</i> sp. 2					+						
<i>Stenopterobia anceps</i> (F.W.Lewis) Brébisson ex Van Heurck					+		Б	П	Ац	О	
<i>Stephanodiscus</i> cf. <i>hantzschii</i> f. <i>tenuis</i> (Hustedt) Håkansson & Stoermer					+		П	П-С		Э	
<i>Stephanodiscus</i> cf. <i>hantzschii</i> Grunow					+		П	П-С- М	Алк	Э, ГЭ	А
<i>Stephanodiscus</i> sp.		+									
<i>Surirella arctica</i> (R.M.Patrick & Freese) Veselá & Potapova					+	А					А
<i>Surirella brebissonii</i> Krammer & Lange-Bertalot					+	А- А		С-М	Алк		А
<i>Surirella</i> cf. <i>marina</i> Krammer					+			М			

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	БР
<i>Surirella</i> cf. <i>robusta</i> Ehrenberg		+					Б	П-С	Ц	О- М-Э	А
<i>Surirella elegans</i> Ehrenberg					+		Б	П-С	Ц	Э	А
<i>Surirella grunowii</i> Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Witkovski					+		Б	П	Ац	О	
<i>Surirella roba</i> Leclercq					+		Б	П	Ац	О	
<i>Surirella</i> sp.1					+						
<i>Surirella</i> sp.2					+						
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing				+	+	К	Т	П	Ц	О-М	А, Б
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing				+	+	К	Т	П	Ац	М-Э	А, Б
<i>Trifonovia nathorstii</i> (J.Brun) Kulikovskiy & Lange-Bertalot			+				Б	П			
<i>Tryblionella acuta</i> (Cleve) D.G.Mann					+			П			
<i>Tryblionella angustata</i> W.Smith				+	+	К	Б	П-С	Ц	М	А, Б
<i>Tryblionella debilis</i> Arnott ex O'Meara			+			К	Б	П-С	Алк, 6,8	М	А, Б
<i>Ulnaria delicatissima</i> (W.Smith) Aboal & P.C.Silva				+	+	К		П-С	Ц	М	
<i>Ulnaria</i> sp.				+							

Таксон	Ш	А	К	У	УС	Р	Э	С	рН	Т	ВР
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère				+	+	К	Т	П-С	Алк	О- М-Э	А, Б
Всего	80	95	91	231	308						

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н.
СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

НЕПЛЮХИНА АЛИСА АНДРЕЕВНА

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ТОРФЯНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ
КОМАНДОРСКО-АЛЕУТСКОЙ ГРЯДЫ**

1.5.15 – «экология»

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, Профессор РАН,
член-корреспондент РАН
Алексей Алексеевич Котов

Том 2. Приложение 2. Фототаблицы.

Москва – 2023

Таблица 1

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-16 *Aulacoseira alpigena* (Grunow) Krammer (1-6, 10-16
УС; 7-9 У)

17-26 *Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen (17-24 А;
25-26 УС)

27-34 *Aulacoseira canadensis* (Hustedt) Simonsen (Ш)

35-39 *Aulacoseira* cf. *perglabra* (Østrup) E.Y.Haworth (УС)

40-43 *Aulacoseira crassipunctata* Krammer (Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

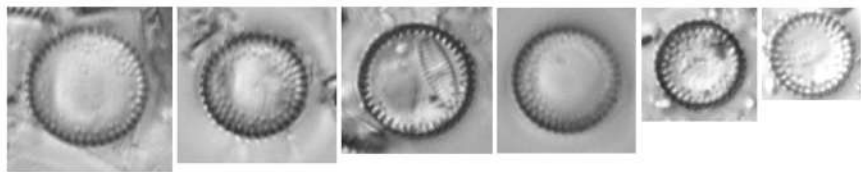
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

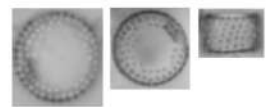
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

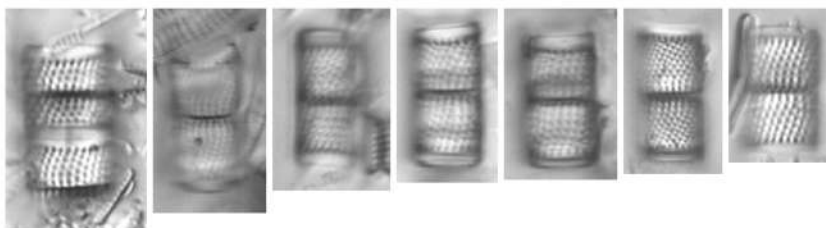
Таблица 1



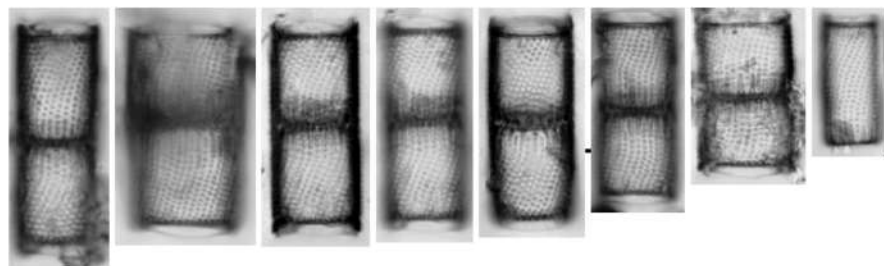
1-6



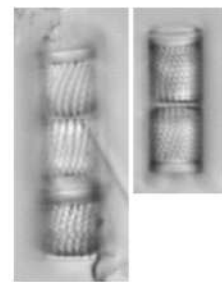
7-9



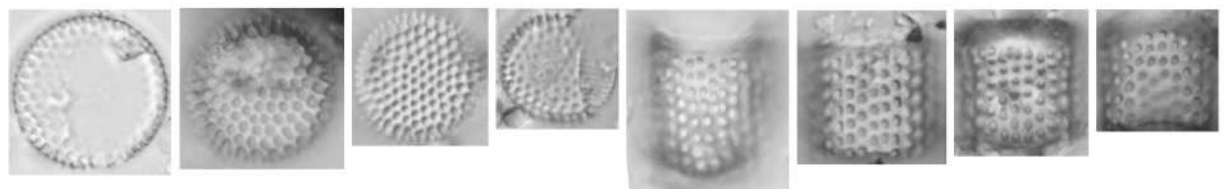
10-16



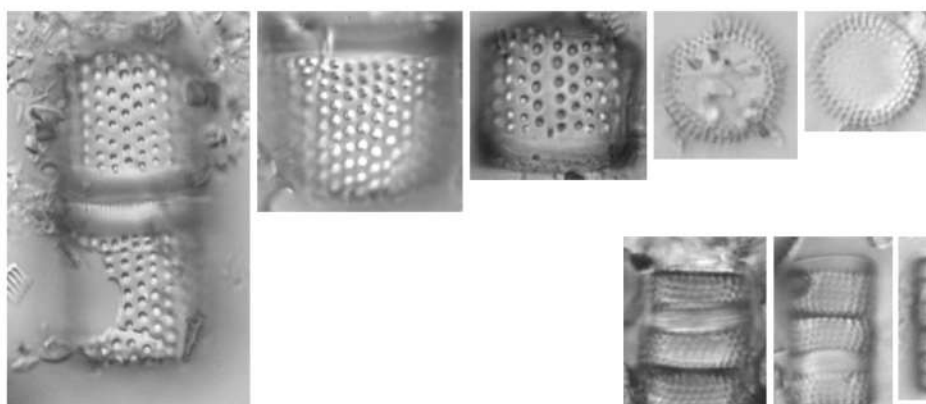
17-24



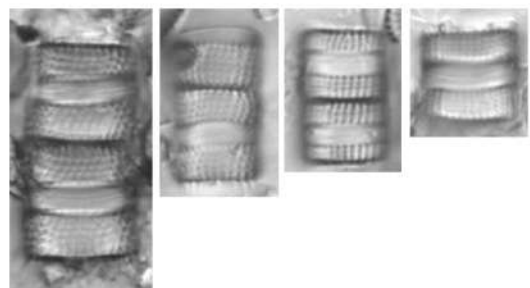
25-26



27-34



35-39



40-43

Таблица 2

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Aulacoseira crenulata* (Ehrenberg) Thwaites (УС)

5-6 *Aulacoseira islandica* (O.Müller) Simonsen (А)

7-8 *Aulacoseira sp. 2* (УС)

9-11 *Aulacoseira nivalis* (W.Smith) J.English & Potapova (УС)

12-16 *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (12-14 УС;
15-16 Ш)

17-23 *Aulacoseira sp. 1* (УС)

24-33 *Aulacoseira tenella* (Nygaard) Simonsen (24-28 УС;
29-33 У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 2

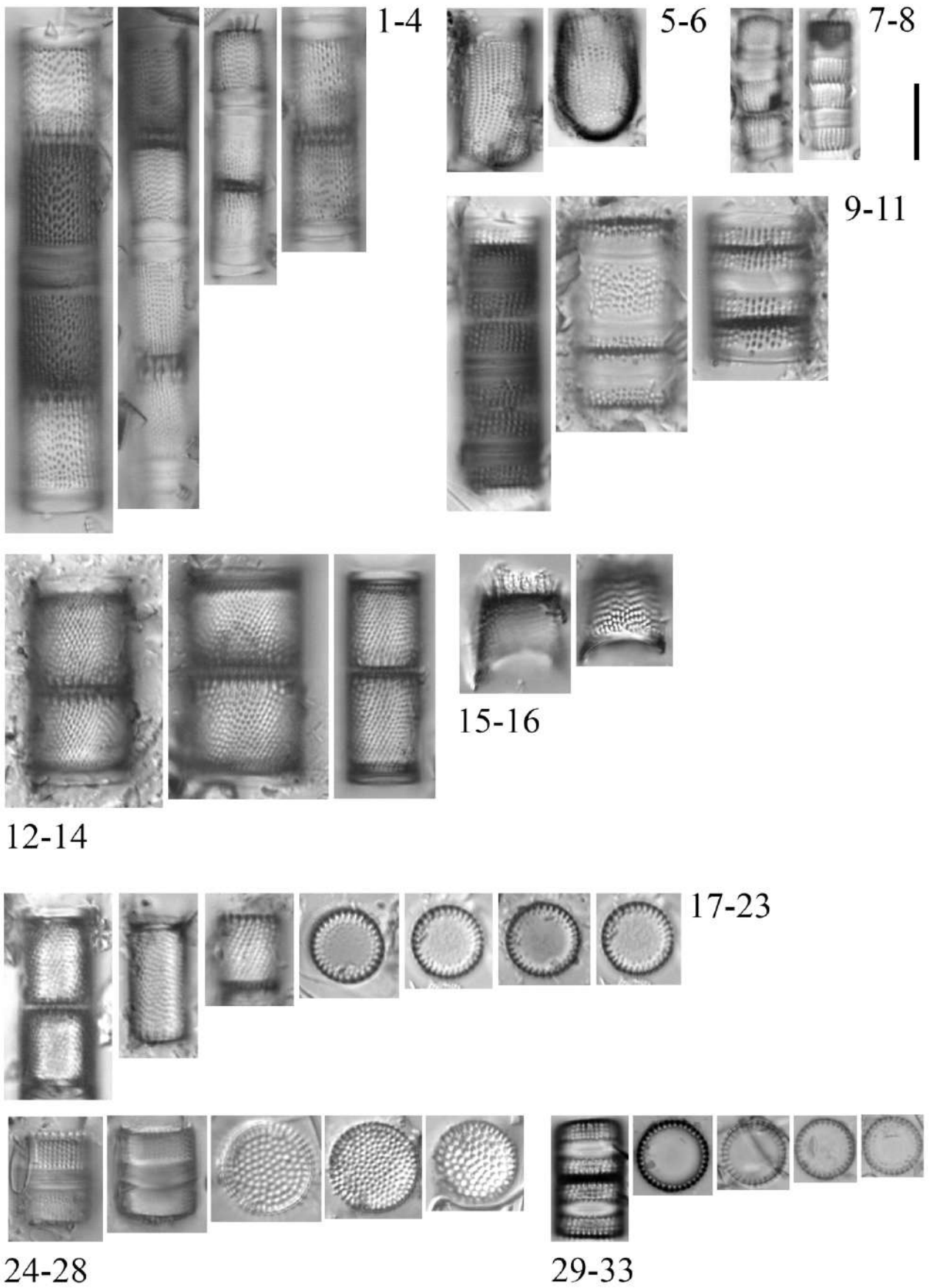


Таблица 3

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Coscinodiscus* sp. 2 (К)

3 *Ellerbeckia sol* (Ehrenberg) R.M.Crawford & P.A.Sims (К)

4-9 *Aulacoseira nivaloides* (K.E.Camburn) J.English & M.Potapova (УС)

10-14 *Aulacoseira subarctica* (O.Müller) E.Y.Haworth (А)

15 *Aulacoseira valida* (Grunow) Krammer (У)

16-20 *Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk & Klee (УС)

21-22 *Discostella lacus-karluki* (Manguin ex Kociolek & Reviere) Potapova, Aycock & Bogan (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 3

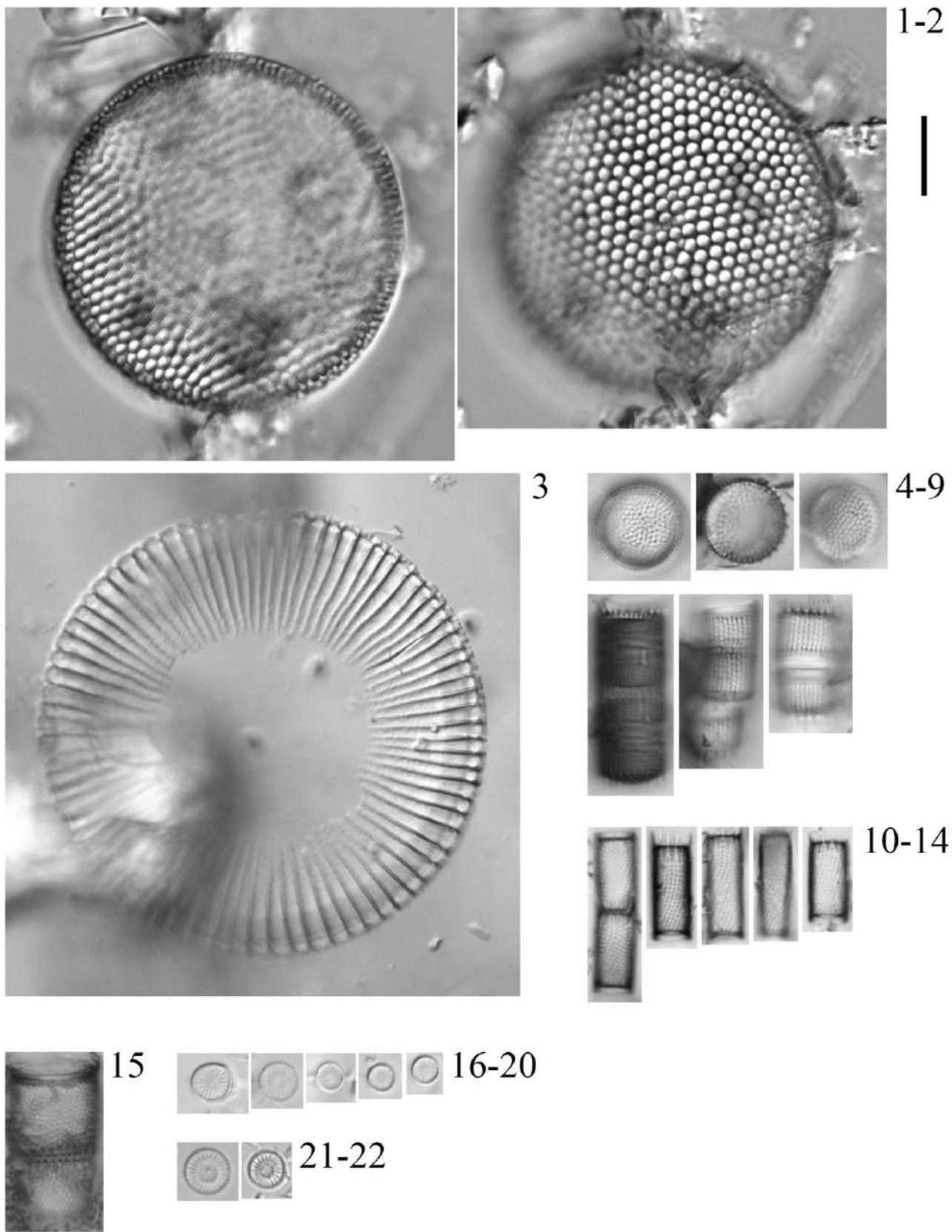


Таблица 4

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Stephanodiscus* sp. (A)

4 *Arachnoidiscus* cf. *japonicus* Shadboldt ex Pritchard (K)

5 *Stephanodiscus* cf. *hantzschii* Grunow (УС)

6 *Stephanodiscus* cf. *hantzschii* f. *tenuis* (Hustedt) Håkansson & Stoermer (УС)

7-11 *Melosira* sp. (K)

12-18 *Lindavia radiosa* (Grunow) De Toni & Forti (У)

19 *Lindavia antiqua* (W.Smith) Nakov, Guillory, M.L.Julius, E.C.Theriot & A.J.Alverson (УС)

20-21 *Lindavia tripartita* (H.Håkansson) T.Nakov et al. (УС)

22 *Pantocsekiella tripartita* (Håkansson) K.T.Kiss & E.Ács (A)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 4

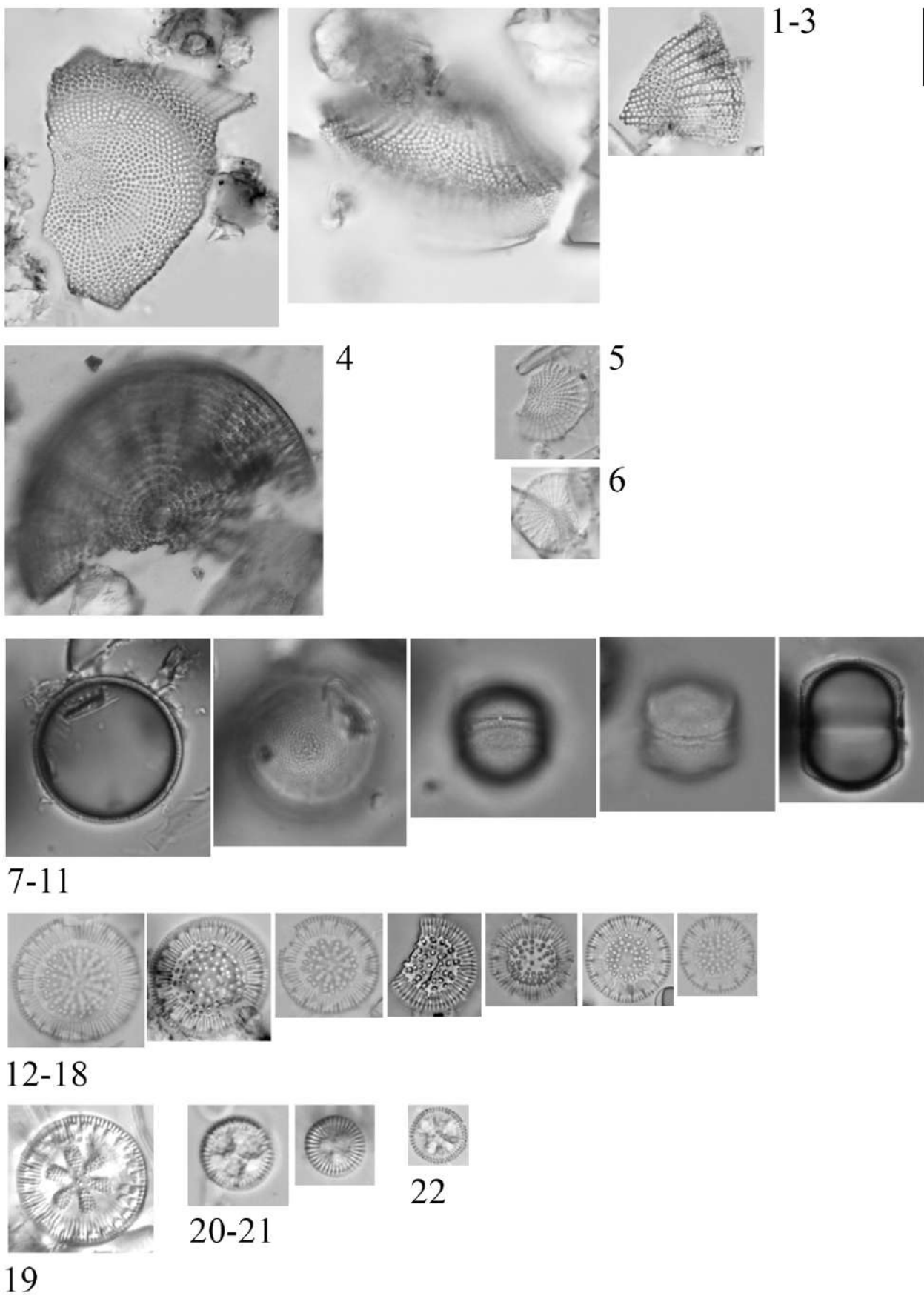


Таблица 5

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-11 *Diatoma tenuis* C.Agardh (УС)

12-16 *Diatoma moniliformis* (Kützing) D.M.Williams (УС)

17-24 *Fragilaria henryi* Lange-Bertalot (К)

25-26 *Fragilaria cf. tenera* (W.Smith) Lange-Bertalot (У)

27-28 *Fragilaria mazamaensis* (Sovereign) Lange-Bertalot (УС)

29 *Fragilaria sp. 1* (А)

30-37 *Fragilaria perminuta* (Grunow) Lange-Bertalot (У)

38 *Fragilaria sp. 2* (У)

39-46 *Fragilaria vaucheria* (Kützing) J.B.Petersen s.l. (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 5

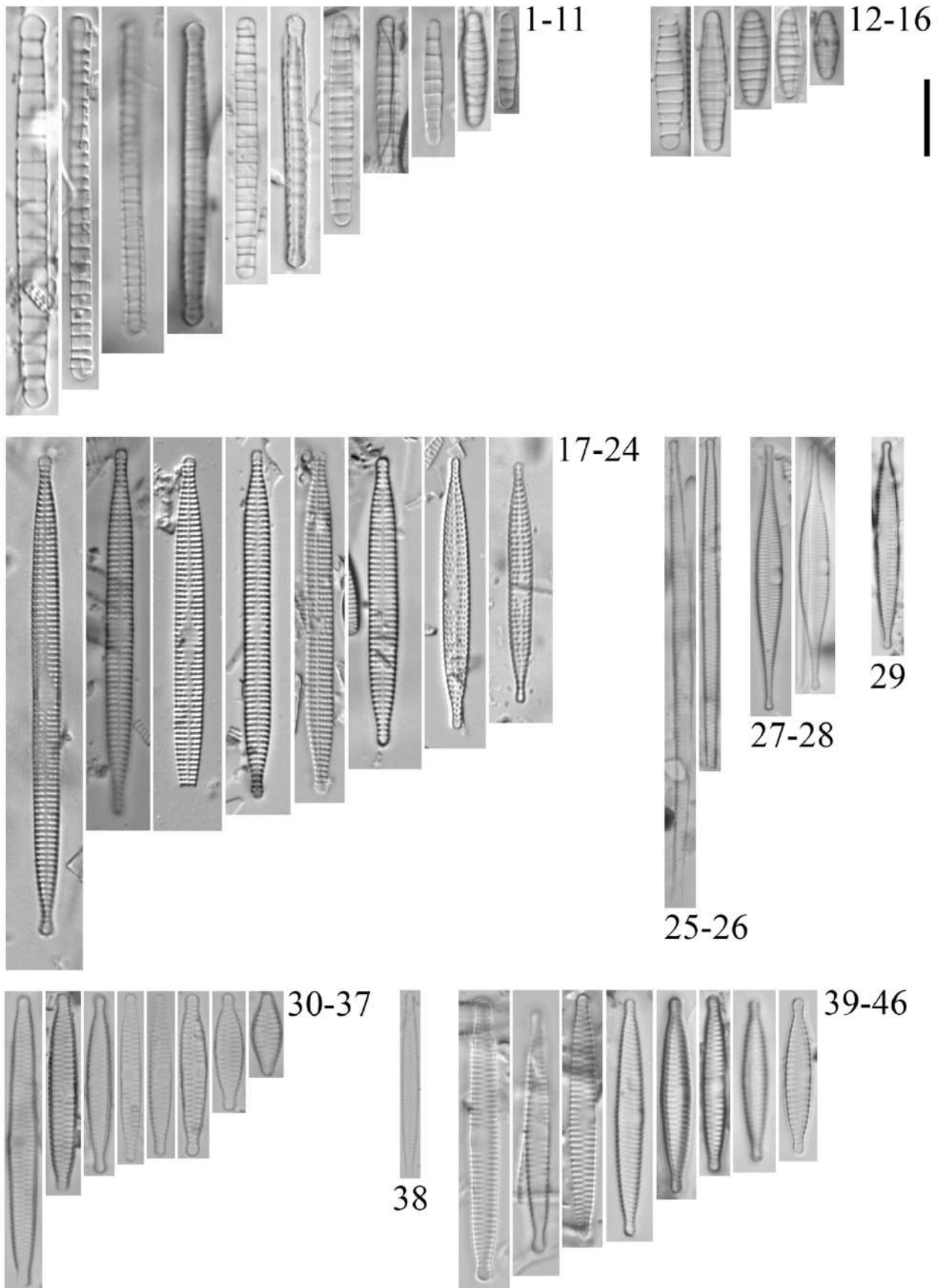


Таблица 6

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Fragilariforma* sp. (У)

2-3 *Fragilariforma mesolepta* (Rabenhorst) Kharitonov (2 УС;
3 Ш)

4 *Fragilariforma horstii* Morales, Manoylov & Bahls (УС)

5-11 *Fragilaria* sp. 3 (УС)

12-14 *Hannaea linearis* (Holmboe) Álvarez-Blanco &
S.Blanco (УС)

15-19 *Hannaea arcus* (Ehrenberg) R.M.Patrick (15-18 УС; 19
У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 6

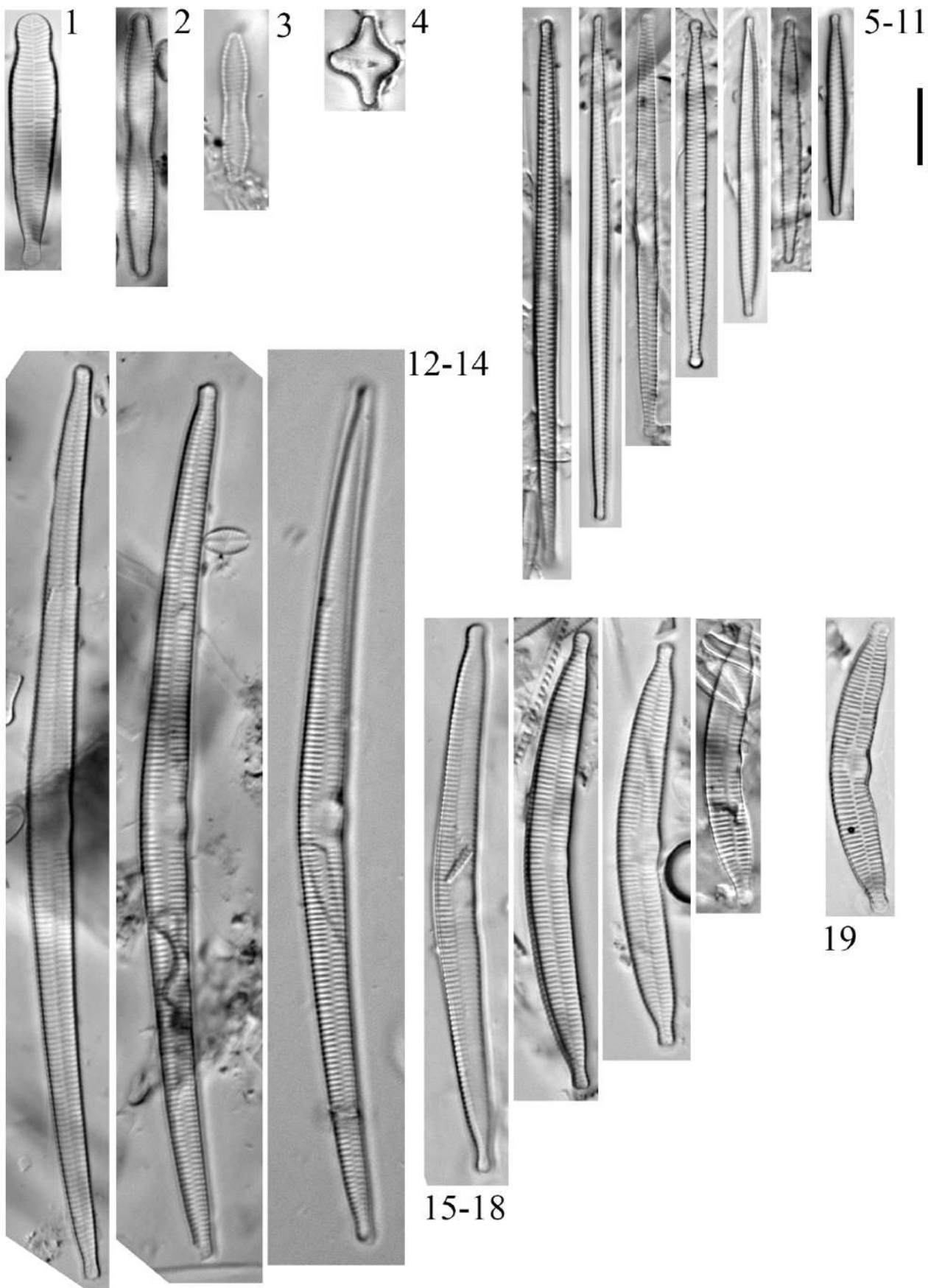


Таблица 7

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Meridion tenuipes* Neplyukhina & Chudaev (УС)

5-10 *Meridion circulare* (Greville) C.Agardh (5 УС; 6-10 У)

11-14 *Meridion humerosum* Neplyukhina & Chudaev (УС)

15-19 *Meridion anceps* (Ehrenberg) D.M.Williams (15 УС;
16-19 У)

20-25 *Meridion constrictum* Ralfs (20-21 УС; 22-25 У)

26-29 *Grammatophora angulosa* var. *islandica* (Ehrenberg)
Grunow (К)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 7

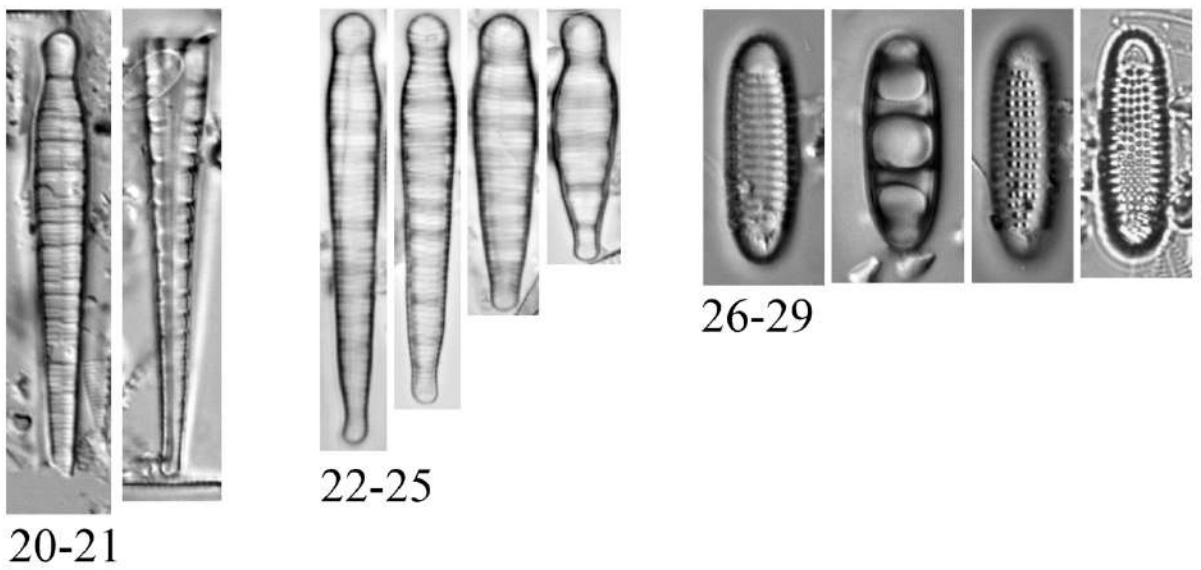
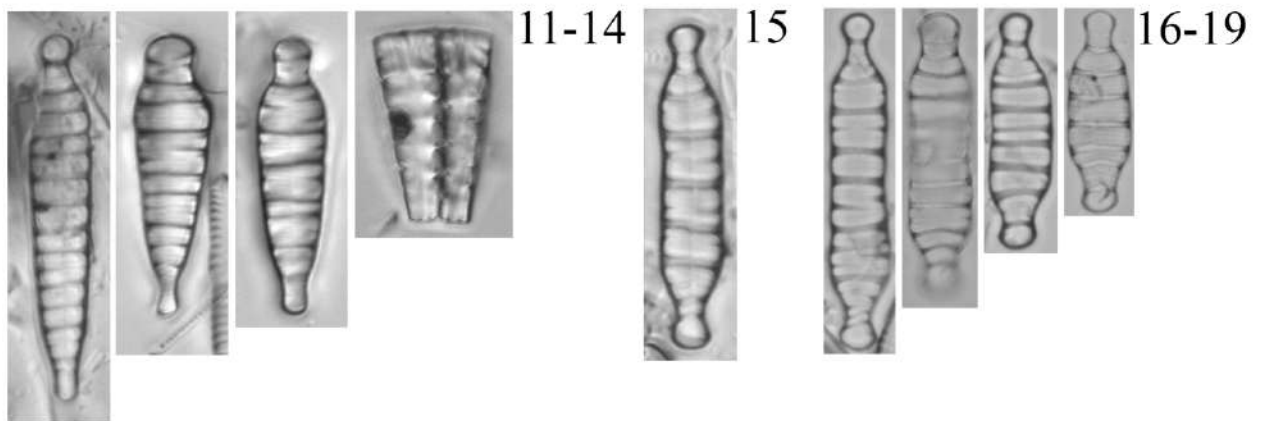
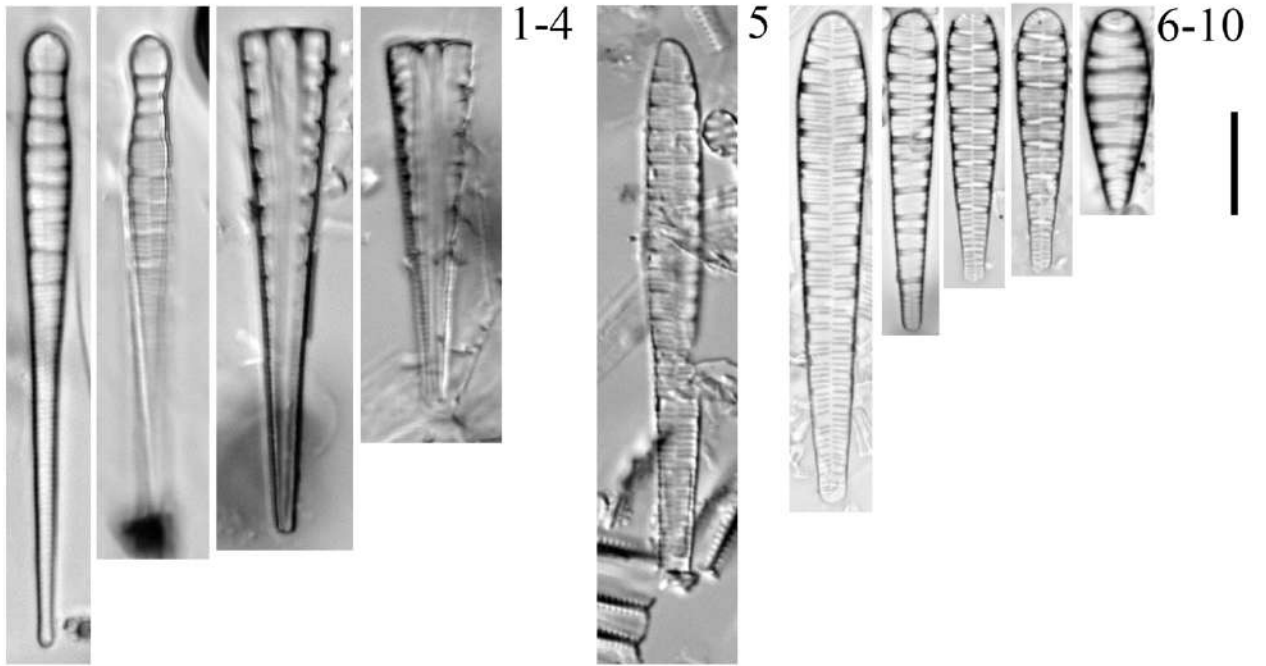


Таблица 8

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-7 *Odontidium mesodon* (Ehrenberg) Kützing (УС)

8-10 *Pseudostaurosira* cf. *polonica* (У)

11-15 *Odontidium hyemale* (Roth) Kützing (УС)

16-30 *Pseudostaurosira brevistriata* (Grunow) D.M. Williams & Round (16-20 У; 21-24 УС; 25-28 А; 29 Ш; 30 var. *papillosa* УС)

31-35 *Pseudostaurosira robusta* (Fusey) D.M. Williams & Round (31-32 УС; 33-35 У)

36-39 *Pseudostaurosira parasitica* (W. Smith) E. Morales (УС)

40-47 *Pseudostaurosira elliptica* (Schumann) Edlund, Morales & Spaulding (40-44 У; 45-47 УС)

48 *Pseudostaurosira* sp. 1 (УС)

49 *Pseudostaurosira* sp. 2 (А)

50 *Punctastriata* sp. (У)

51-58 *Stauroforma inermis* Flower, Jones & Round (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 8

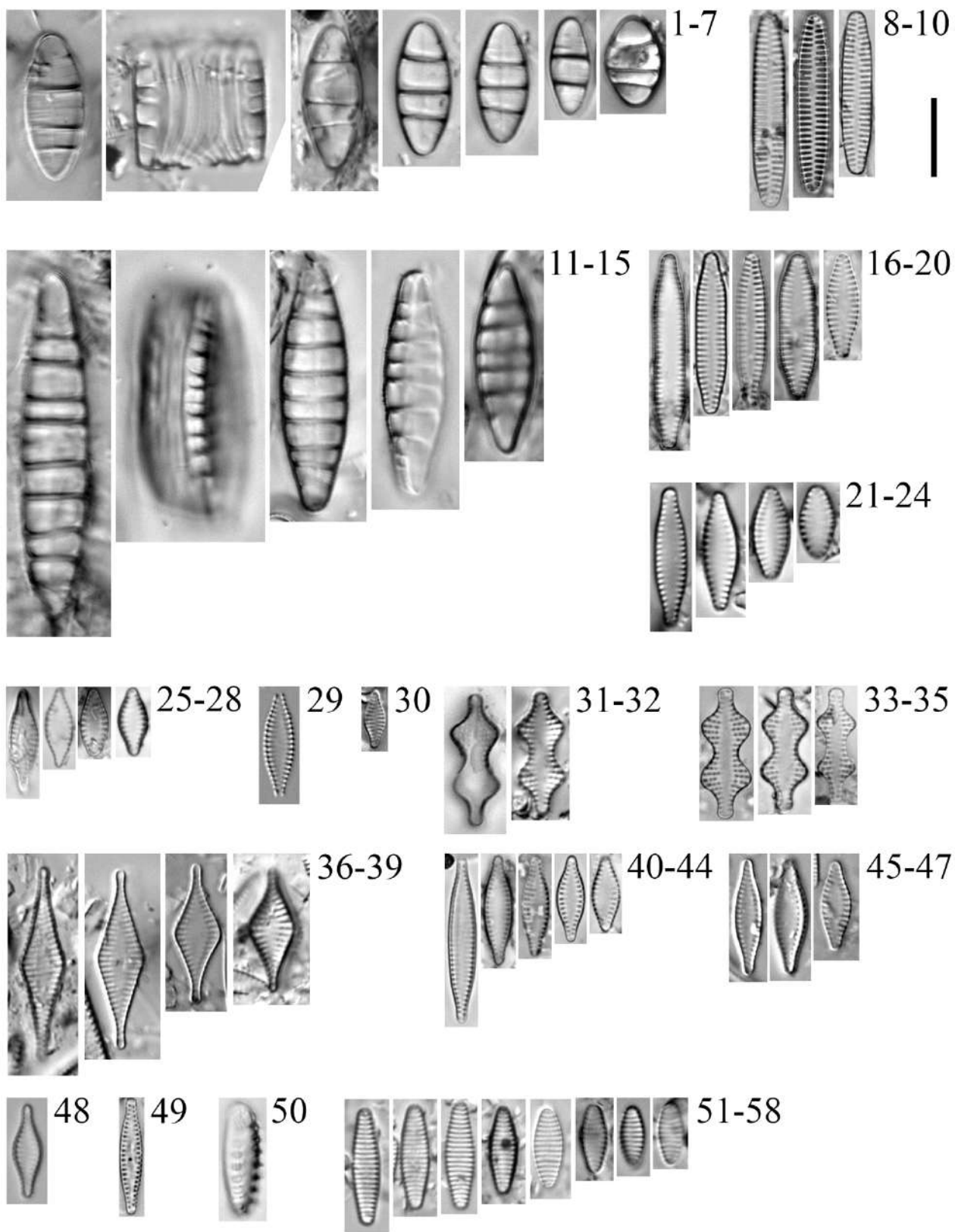


Таблица 9

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-30 *Stauroforma exiguiformis* (Lange-Bertalot) R.J.Flower, V.J.Jones & Round (1-8 К; 9-15 УС; 16-20 У; 21-26 Ш; 27-30 А)

31-37 *Staurosira leptostauron* (Ehrenberg) Kulikovskiy & Genkal (31-32 УС; 33-37 У)

38-39 *Staurosira neoproducta* (Lange-Bertalot) Chudaev & Gololobova (А)

40-45 *Staurosira construens* Ehrenberg (40-41 У; 42-45 Ш)

46-47 *Staurosira* sp. (А)

48-54 *Staurosira pseudoconstruens* (Marciniak) Lange-Bertalot (У)

55-58 *Staurosira exigua* (W.Smith) Van de Vijver & Guiry (Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 9

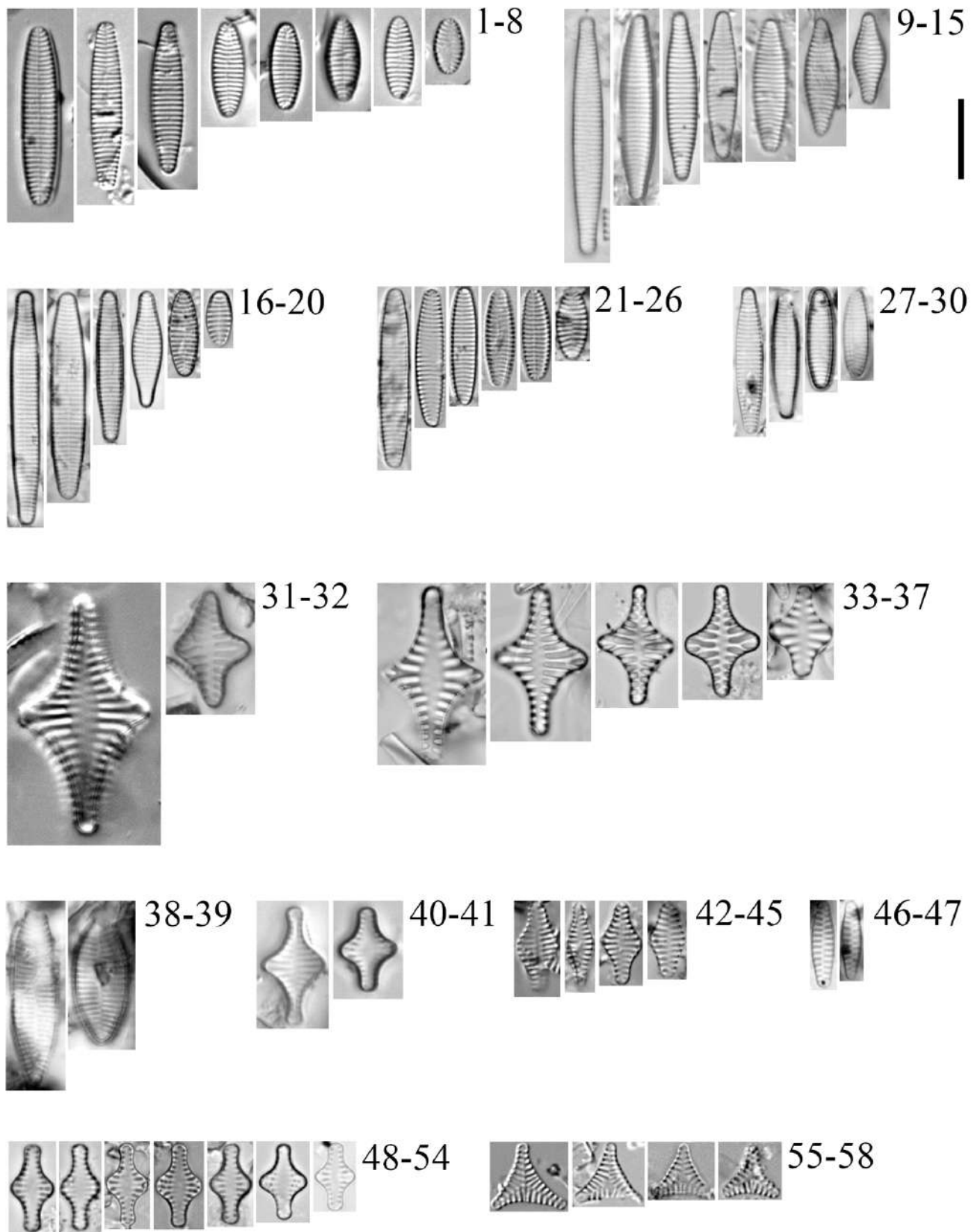


Таблица 10

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1-25** *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve & J.D.Möller (1-6 УС; 7-11 У; 12-15 А; 16-20 К; 21-25 Ш)
26 *Staurosirella elegantula* E.A.Morales & K.M.Manoylov (УС),
27-31 *Staurosirella* cf. *ovata* E.A.Morales (У)
32-38 *Staurosirella confusa* E.A.Morales (УС),
39 *Staurosirella* sp. 1 (УС),
40-42 *Staurosira binodis* (Ehrenberg) Lange-Bertalot (УС)
43-50 *Staurosirella lapponica* (Grunow) D.M.Williams & Round (43 Ш, 44-46 А; 47-50 У)
51-60 *Staurosirella martyi* (Héribaud) Morales & Manoylov (51-53 А; 54-56 К; 57-60 Ш)
61 *Staurosirella* sp. 2 (УС),
62-67 *Staurosirella minuta* Morales & Edlund (62 У; 63-64 А; 65-67 Ш)
68-69 *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) D.M.Williams & Round (68 УС; 69 У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 10

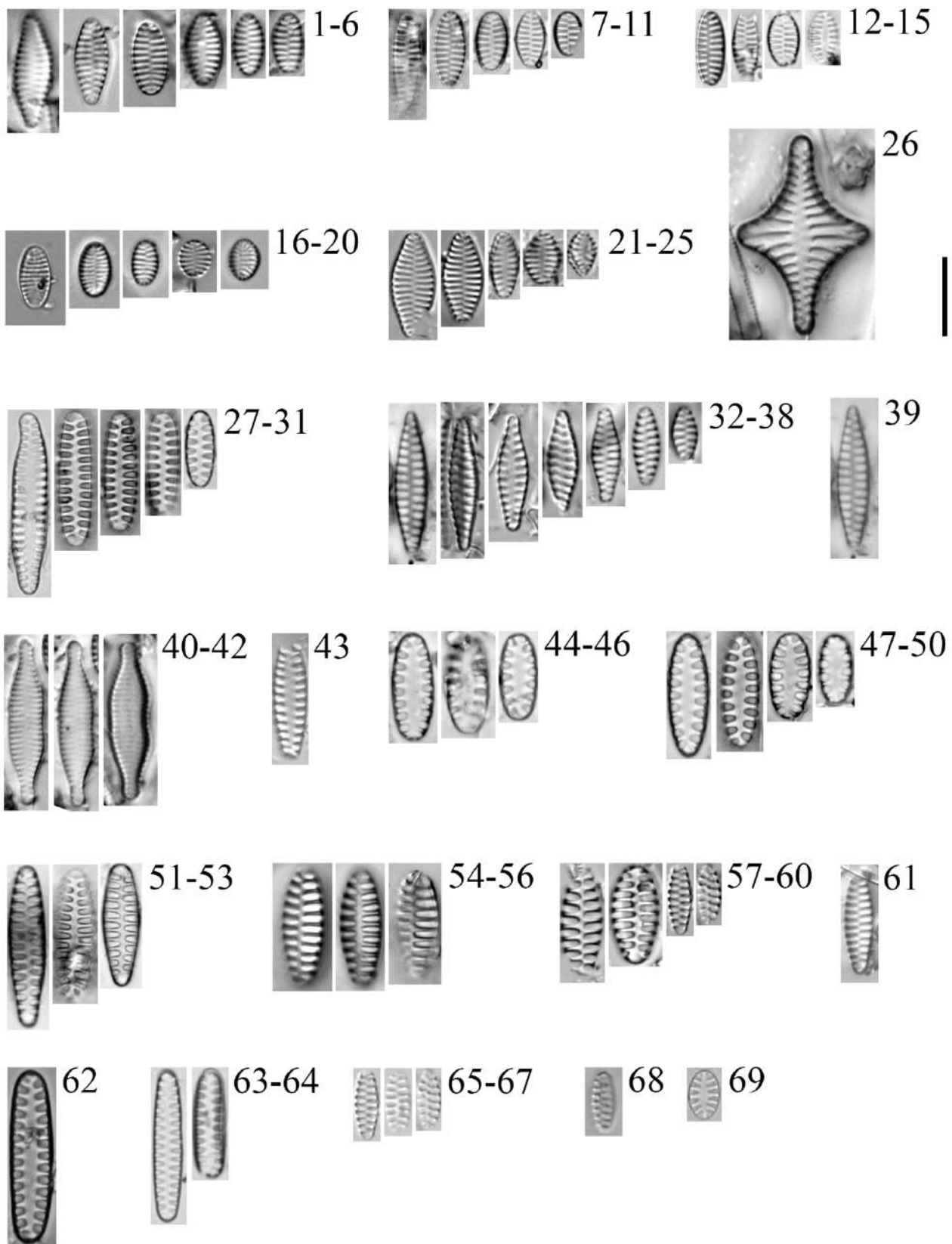


Таблица 11

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère (УС)

5-9 *Ulnaria delicatissima* (W.Smith) Aboal & P.C.Silva (5 УС;
6-9 У)

10 *Ulnaria sp.* (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 11

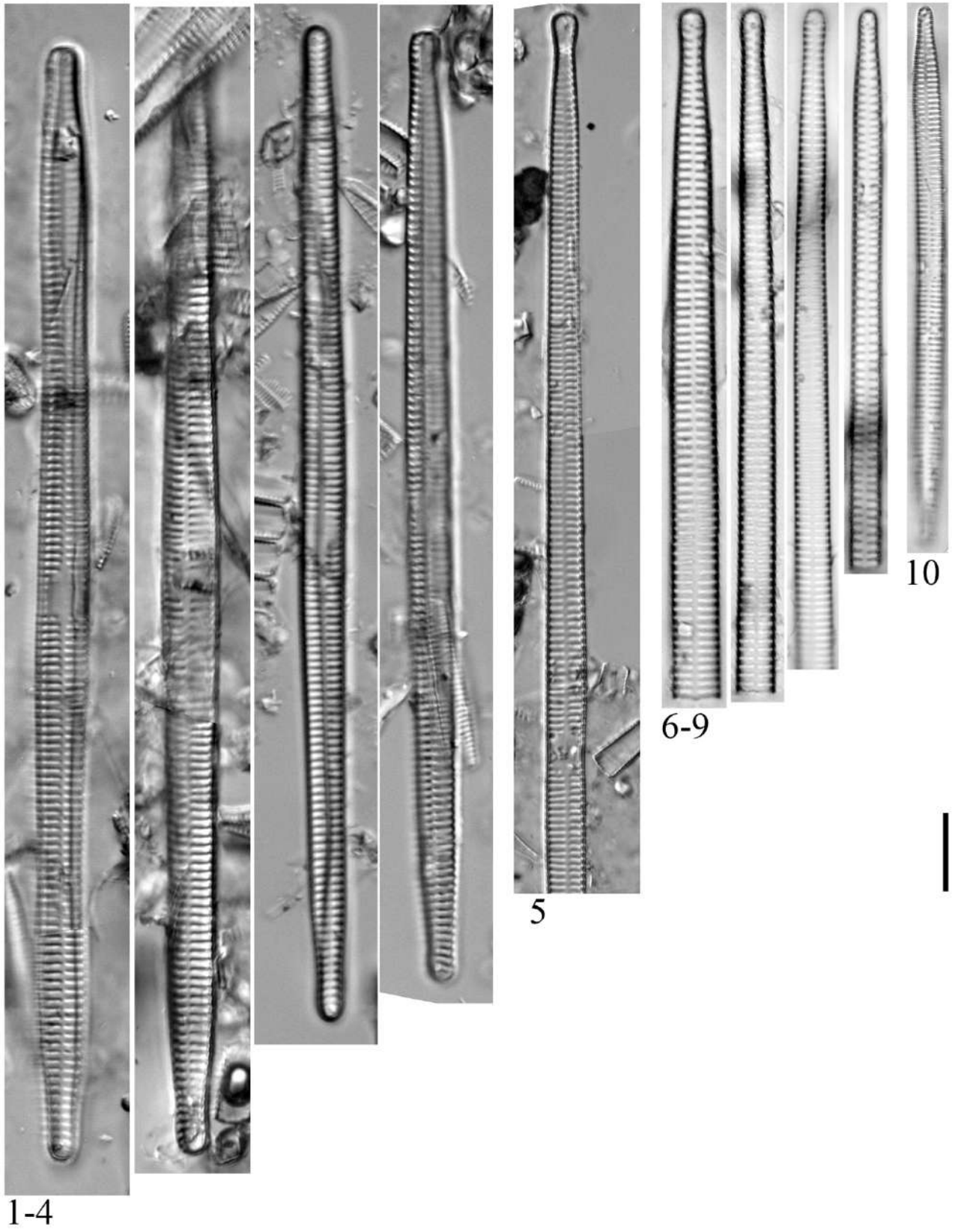


Таблица 12

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-5 *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing (1-4 УС; 5 У)

6-8 *Eunotia bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt (УС)

9 *Eunotia arcus* Ehrenberg (УС)

10-13; 17-20 *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (10-13 У; 17-20 УС)

14 *Eunotia bidens* Ehrenberg (Ш)

15-16 *Eunotia superbidens* Lange-Bertalot (У)

21-25 *Eunotia boreotenuis* Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 12

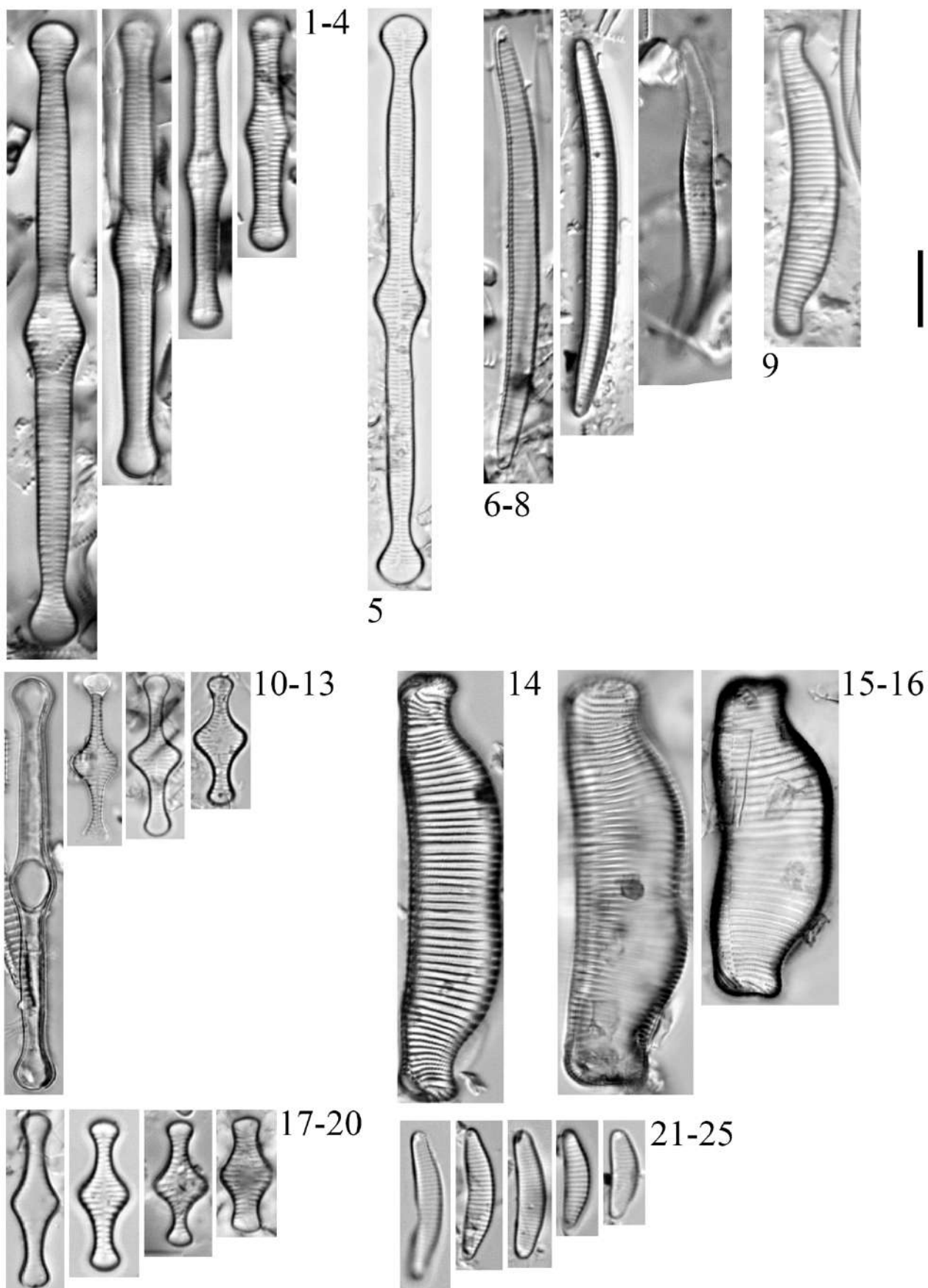


Таблица 13

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Eunotia diadema* Ehrenberg (1 УС; 2 Ш; 3-4 У)

5-14 *Eunotia curtagrunowii* Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot (5-8 У; 9-11 Ш; 12-14 А)

15 *Eunotia neofallax* Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot (УС)

16-22 *Eunotia fallax* A.Cleve (У)

23-25 *Eunotia nymanniana* Grunow (23-24 А; 25 УС)

26-27 *Eunotia muscicola* var. *inermis* (A.Cleve) Kharitonov (УС)

28-30 *Eunotia meisteri* Hustedt (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

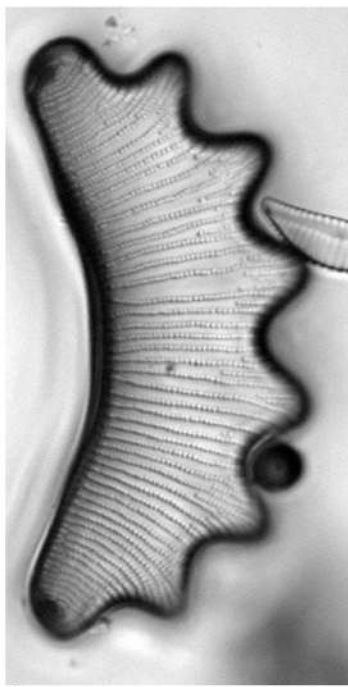
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

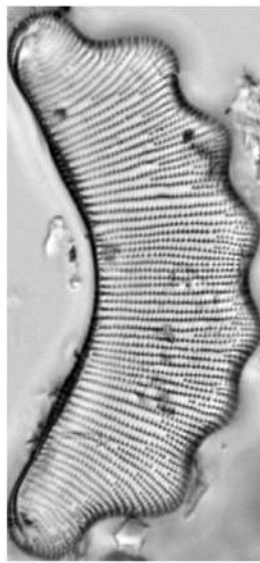
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

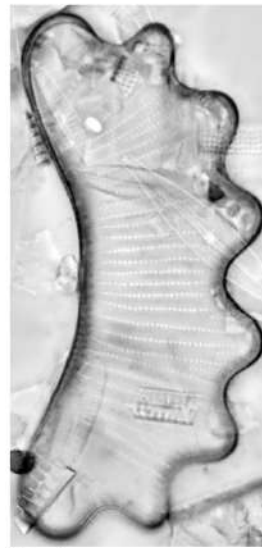
Таблица 13



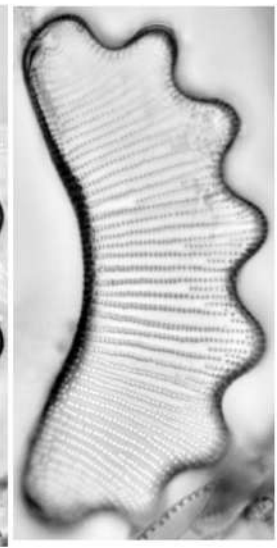
1



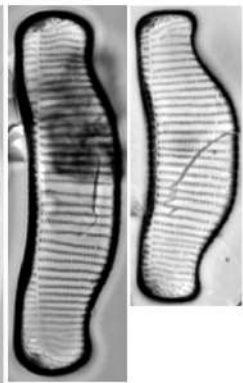
2



3-4



5-8



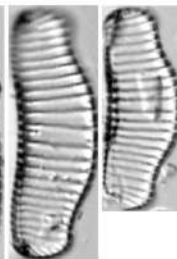
9-11



12-14



15



16-22



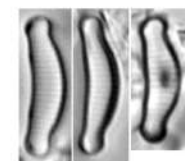
23-24



25



26-27



28-30

Таблица 14

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Eunotia flexuosa* (Brébisson ex Kützing) Kützing (УС)

4-5 *Eunotia juettnerae* Lange-Bertalot (УС)

6-7 *Eunotia genuflexa* Nörpel-Schempp (УС)

8 *Eunotia fureyae* Lange-Bertalot (УС)

9-20 *Eunotia minor* (Kützing) Grunow (9-12 У; 13 А; 14-16 УС; 17-20 Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 14

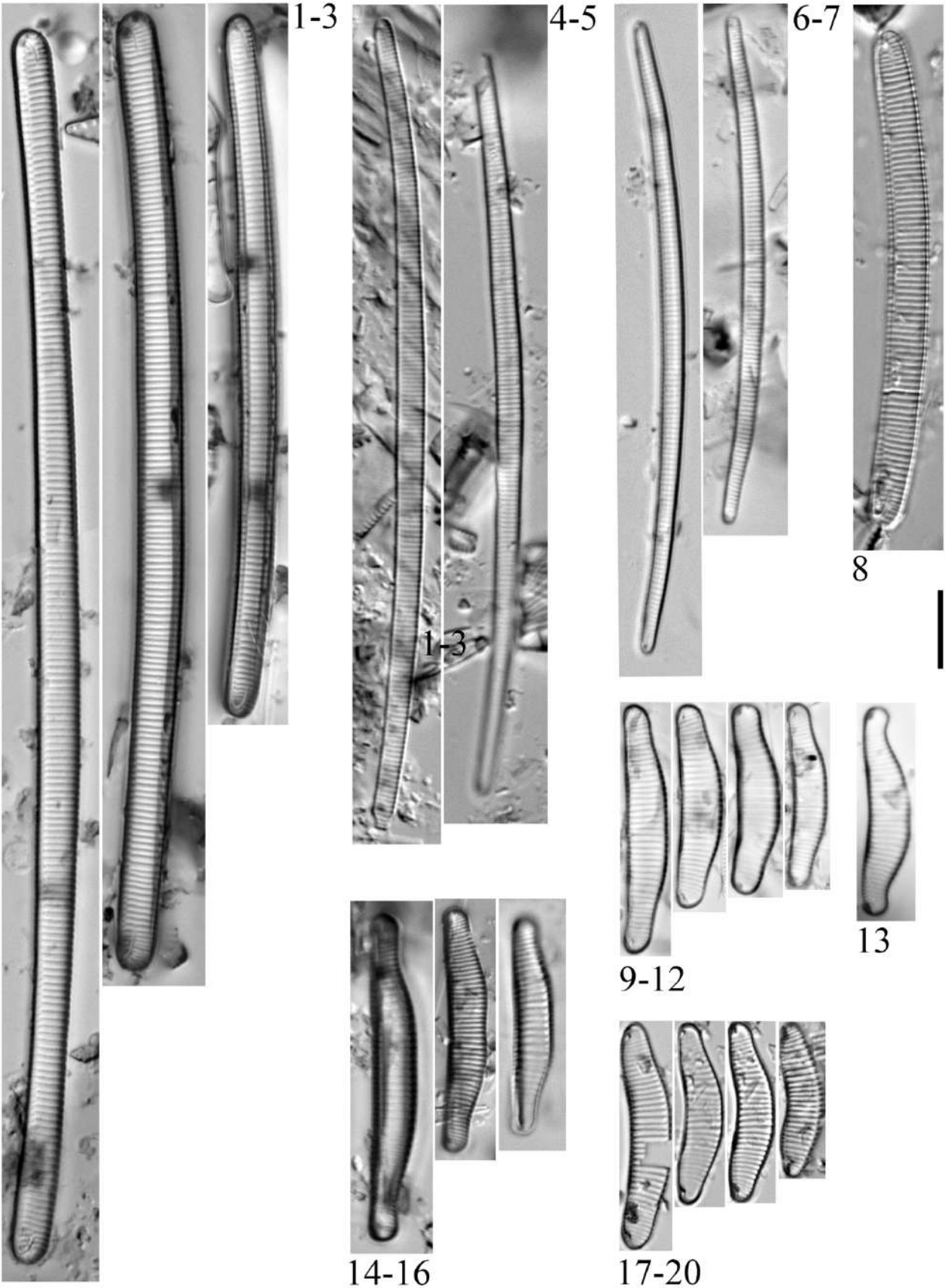


Таблица 15

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Eunotia pseudopectinalis* Hustedt (У)

2-4 *Eunotia tetraodon* Ehrenberg (Ш)

5-7 *Eunotia valida* Hustedt (У)

8-10 *Eunotia perpussila* Grunow (УС)

11-12 *Eunotia satelles* (Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot)
Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot (УС)

13 *Eunotia rhynchocephala* Hustedt (УС)

14-17 *Eunotia paludosa* Grunow (14-16 УС; 17 А)

18-27 *Eunotia pseudogroenlandica* Lange-Bertalot &
Tagliaventi (18-20 УС; 21-23 У; 24-27 А)

28-30 *Eunotia rhomboidea* Hustedt (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 15

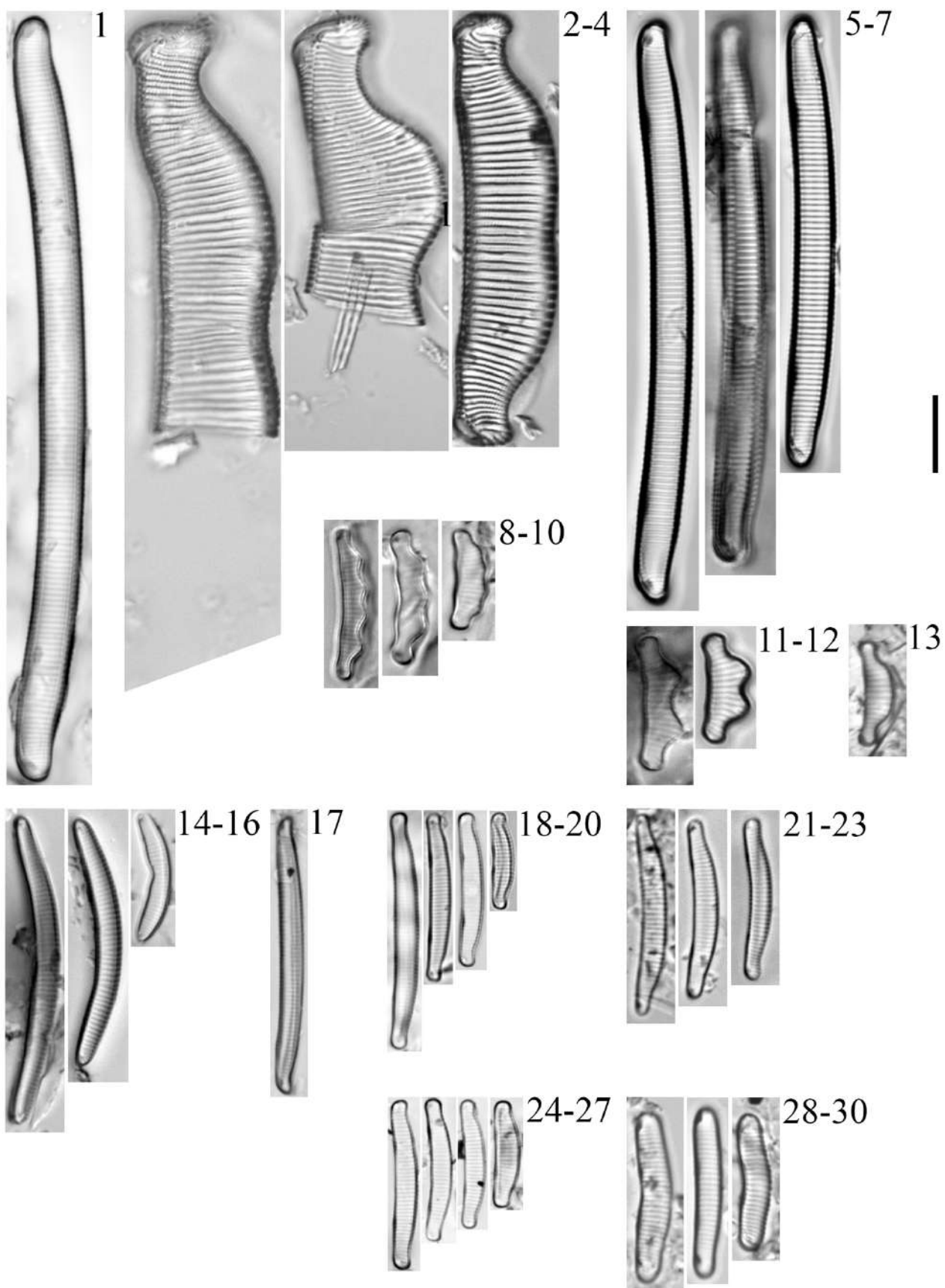


Таблица 16

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Eunotia* sp. 2 (У),

4 *Eunotia* sp. 1 (Ш),

5 *Eunotia* sp. 3 (У)

6 *Eunotia* sp. 4 (У),

7-9 *Eunotia* sp. 7 (УС),

10-11 *Eunotia* sp. 6 (УС)

12 *Eunotia* sp. 9 (УС),

13-15 *Eunotia* sp. 5 (УС),

16-17 *Eunotia* sp. 8 (УС)

18 *Aneumastus tusculus* (Ehrenberg) D.G.Mann & A.J.Stickle (УС)

19-20 *Berkeleya rutilans* (Trentepohl ex Roth) Grunow (К)

21-24 *Adlafia bryophila* (J.B.Petersen) Lange-Bertalot (УС)

25-27 *Adlafia minuscula* (Grunow) Lange-Bertalot (УС)

28-29 *Boreozonacola hustedtii* Lange-Bertalot, Kulikovskiy & Witkowski (28 У; 29 А)

30-38 *Boreozonacola olympica* (Sovereign) Lange-Bertalot, Kulikovskiy & Witkowski (УС 30-32; У 33-36; А 37-38)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 16

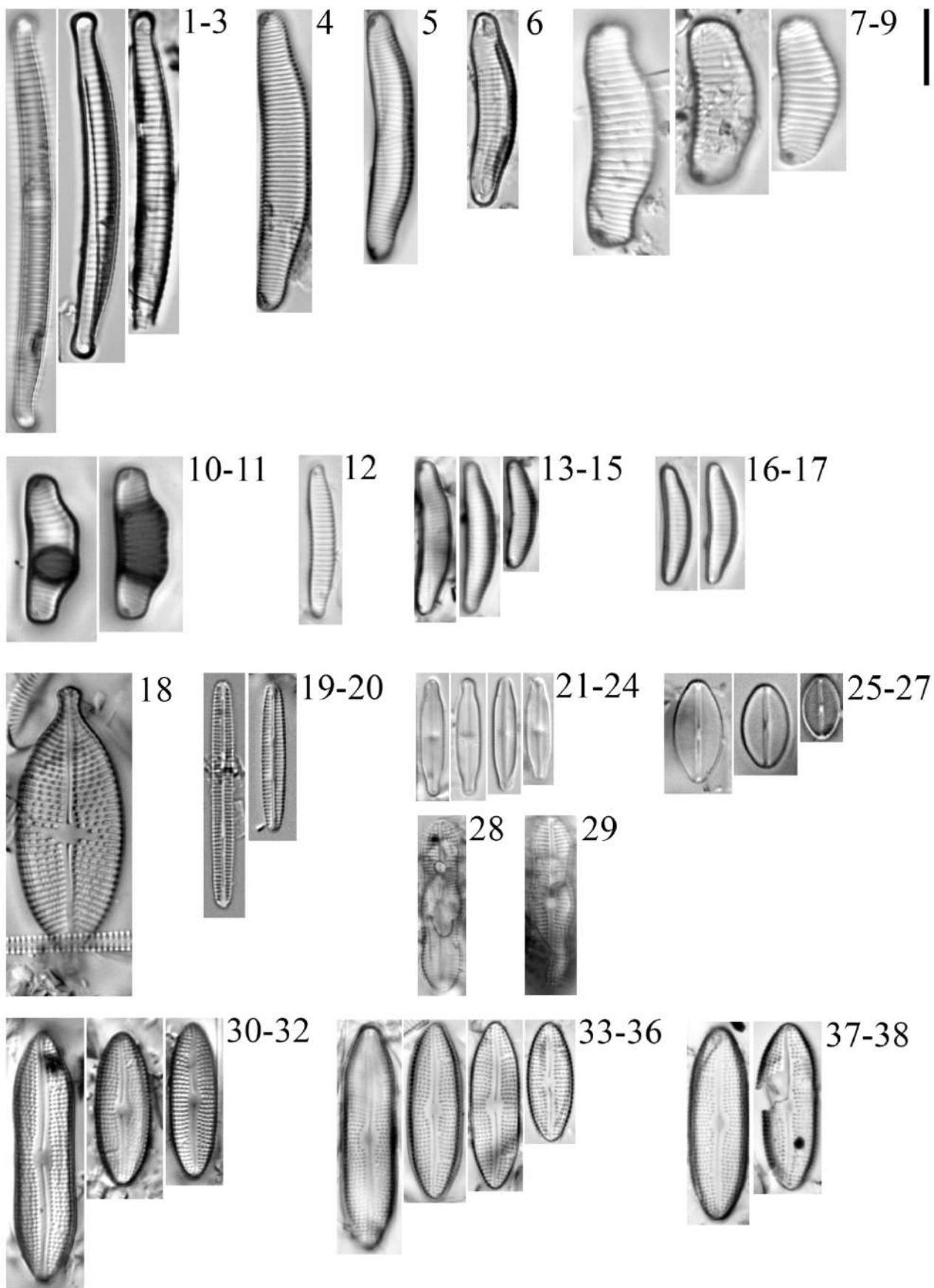


Таблица 17

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1-8 *Brachysira brebissonii* R.Ross (1-4 УС; 5-8 У)
9 *Brachysira sp. 1* (У),
10 *Brachysira sp. 2* (УС)
11 *Brachysira sp. 3* (УС)
12-16 *Brachysira microcephala* (Grunow) Compère (12-15 м.
2 УС; 16 м. 1 УС),
17 *Brachysira arctoborealis* A.P.Wolfe & H.J.Kling (У)
18-20 *Brachysira neoexilis* Lange-Bertalot (У),
21 *Brachysira zellensis* (Grunow) Round & D.G.Mann (У)
22-23 *Brachysira styriaca* (Grunow) R.Ross (УС)
24-25 *B. procera* Lange-Bertalot & Gerd Moser (УС)
26-29 *B. ocalanensis* H.A.Shayler & P.A.Siver (26-27 У; 28-29
УС)
30 *Caloneis silicula* (Ehrenberg) Cleve (УС)
31 *Caloneis sp. 3* (УС),
32-33 *Caloneis sp. 4* (УС),
34-35 *Cacloneis bacillum* (Grunow) Cleve (У),
36 *Caloneis sp. 1* (Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 17

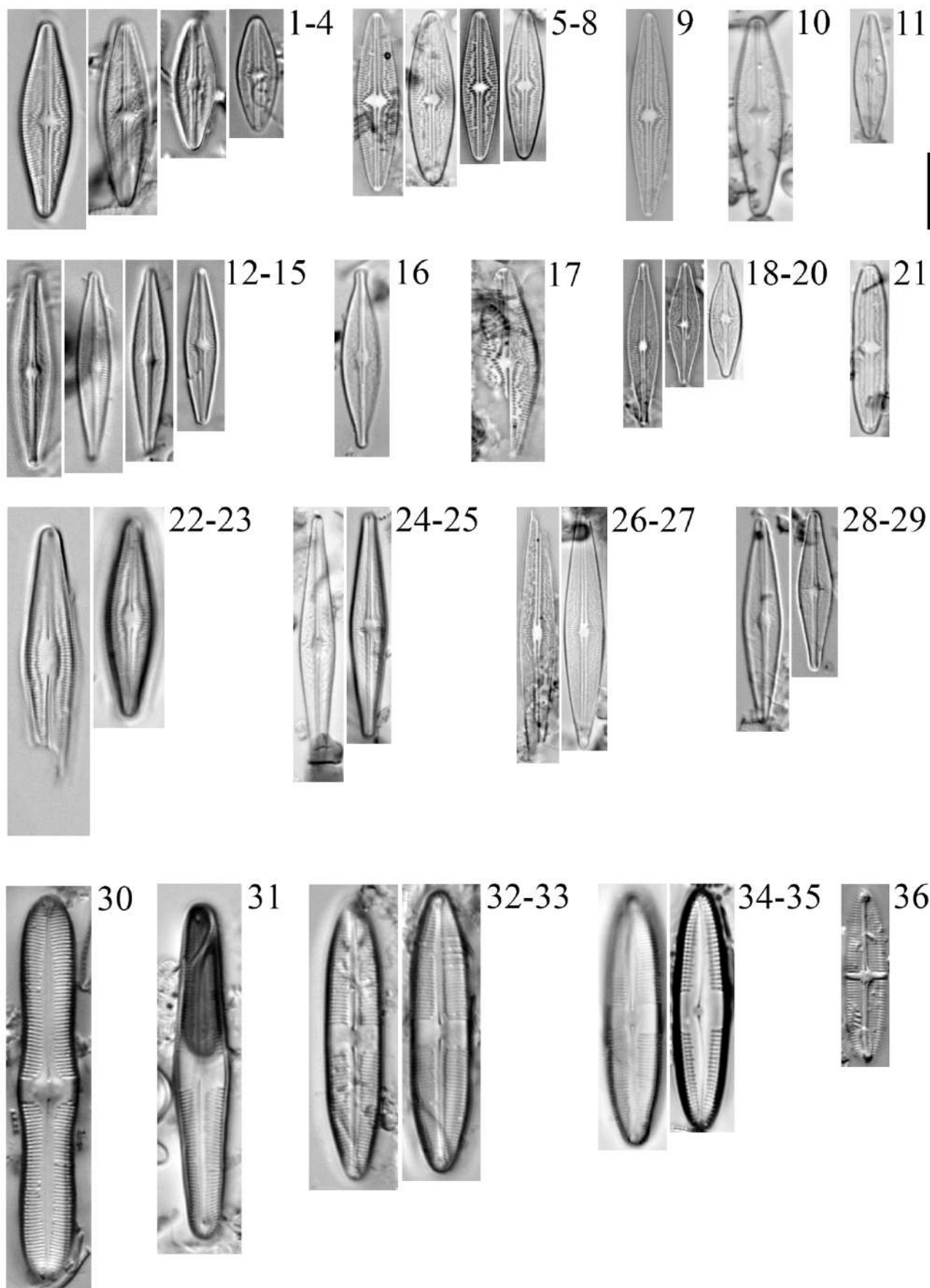


Таблица 18

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1-2** *Caloneis alpestris* (Grunow) Cleve (УС),
- 3-6** *Caloneis sp.* 8 (К)
- 7** *Caloneis clevei* (Lagerstedt) Cleve (У)
- 8-11** *Caloneis sp.* 10 (К),
- 12** *Caloneis sp.* 9 (К)
- 13** *Caloneis sp.* 5 (УС),
- 14-16** *Caloneis sp.* 6 (УС)
- 17** *Caloneis sp.* 7 (УС),
- 18-21** *Caloneis undosa* Krammer (У)
- 22** *Caloneis sp.* 11 (У),
- 23-25** *Caloneis sp.* 14 (У)
- 26-27** *Caloneis fasciata* (Lagerstedt) Cleve (УС)
- 28-30** *Caloneis sp.* 13 (К),
- 31** *Caloneis sp.* 15 (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 18

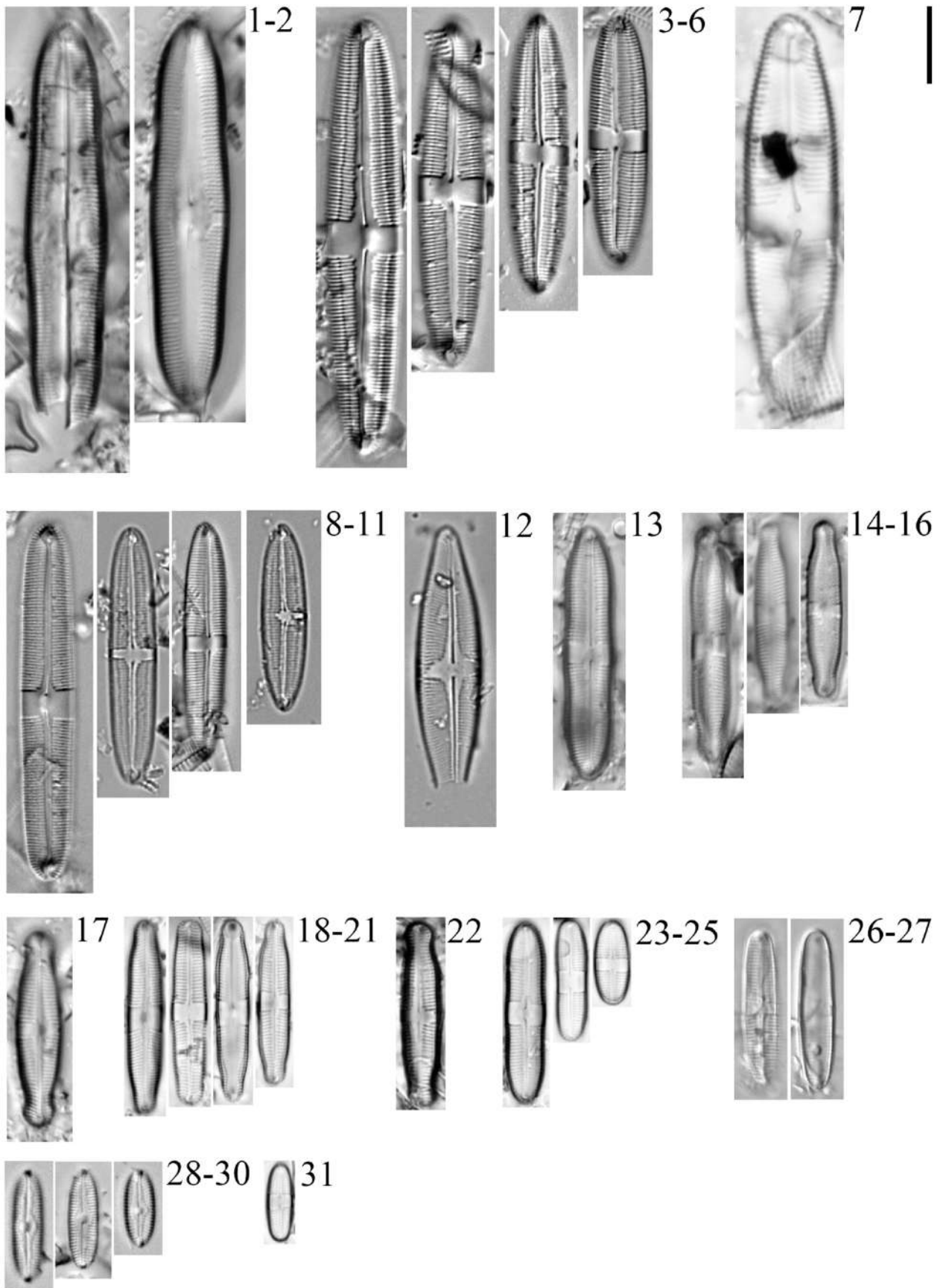


Таблица 19

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-8 *Cavinula cocconeiformis* (W.Gregory ex Greville)
D.G.Mann & A.J.Stickle (1-4 УС; 5-8 Ш)

9-17 *Cavinula cocconeiformis* f. *elliptica* (Hustedt)
Lange-Bertalot (9-11 К; 12-14 У; 15-17 Ш)

18-31 *Cavinula davisiae* Bahls (18-21 Ш; 22-25 У; 26-28 УС;
29-31 А)

32-40 *Cavinula jaernefeltii* (Hustedt) D.G.Mann & A.J.Stickle
(32-33 А; 34-37 УС; 38-40 У)

41-43 *Cavinula lapidosa* (Krasske) Lange-Bertalot (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 19

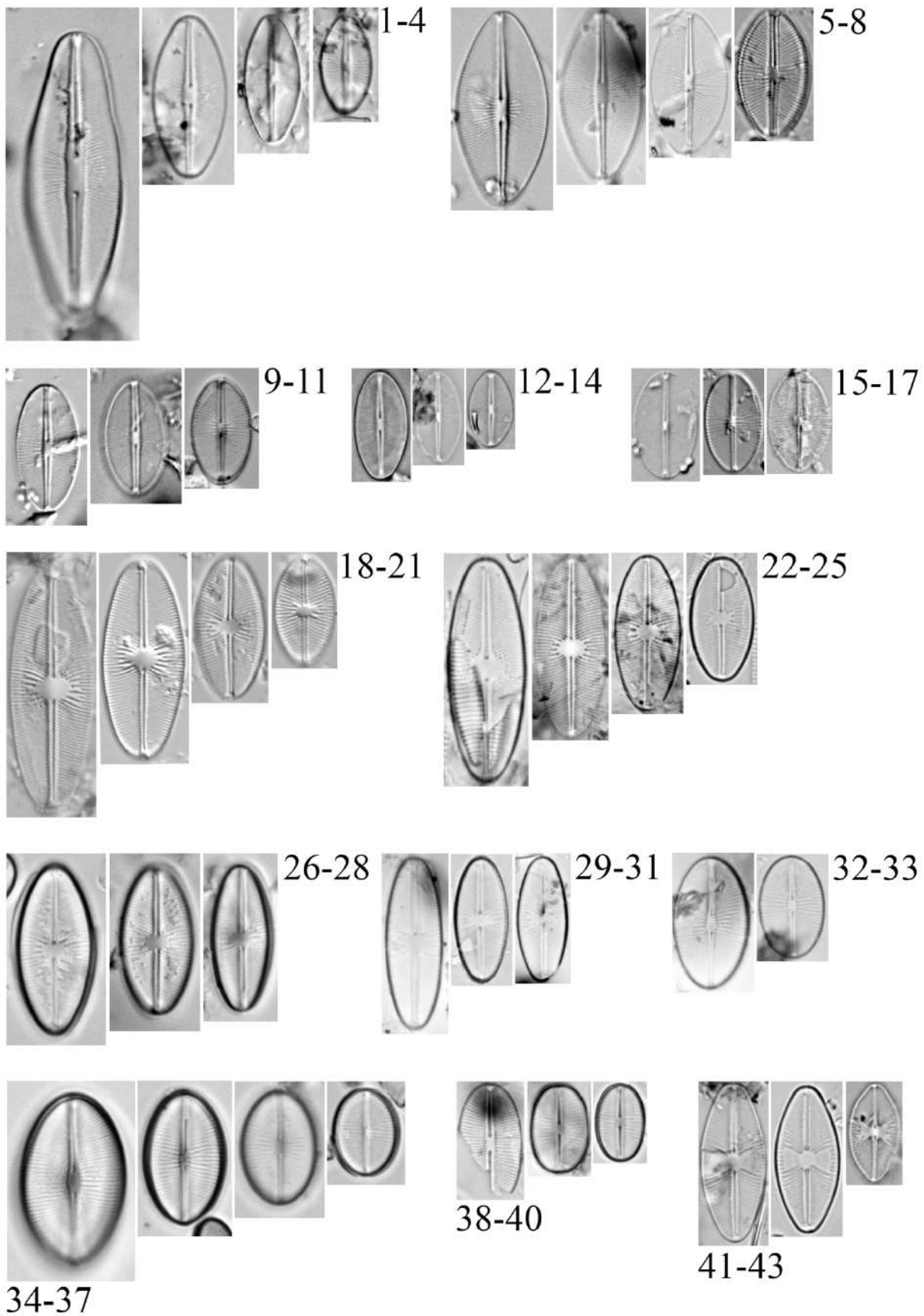


Таблица 20

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1-2** *Cavinula variostrata* (Krasske) D.G.Mann & A.J.Stickle (УС),
3-10 *Cavinula pseudoscutiformis* (Hustedt) D.G.Mann & Stickle (3-5 м. 1 УС; 6-7 м. 1 Ш; 8-10 м. 2 УС)
11-17 *Cavinula vincentii* Antoniadès & P.B.Hamilton (11-15 У; 16 УС; 17 А),
18-19 *Chamaepinnularia gandrpii* (J.B.Petersen) Lange-Bertalot & Krammer (18 К; 19 У)
20-26 *Chamaepinnularia hassiaca* (Krasske) Cantonati & Lange-Bertalot (20 У; 21-23 УС; 24-26 А),
27-33 *Chamaepinnularia krookiformis* (Krammer) Lange-Bertalot & Krammer (27 Ш; 28 УС; 29-32 К; 33 У)
34-35 *Chamaepinnularia* cf. *circumborealis* Lange-Bertalot (К),
36-40 *Chamaepinnularia krookii* (Grunow) Lange-Bertalot & Krammer (36 Ш; 37-40 К)
41-43 *Chamaepinnularia* sp. 3 (УС)
44 *Chamaepinnularia muscicola* (J.B.Petersen) Kulikovskiy, Lange-Bertalot & A.Witowski (УС),
45-47 *Chamaepinnularia soehrensii* (Krasske) Lange-Bertalot & Krammer (А)
48-56 *Chamaepinnularia mediocris* (Krasske) Lange-Bertalot (48-50 УС; 51-54 У; 55-56 А),
57 *Chamaepinnularia* sp. 1 (УС),

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 20

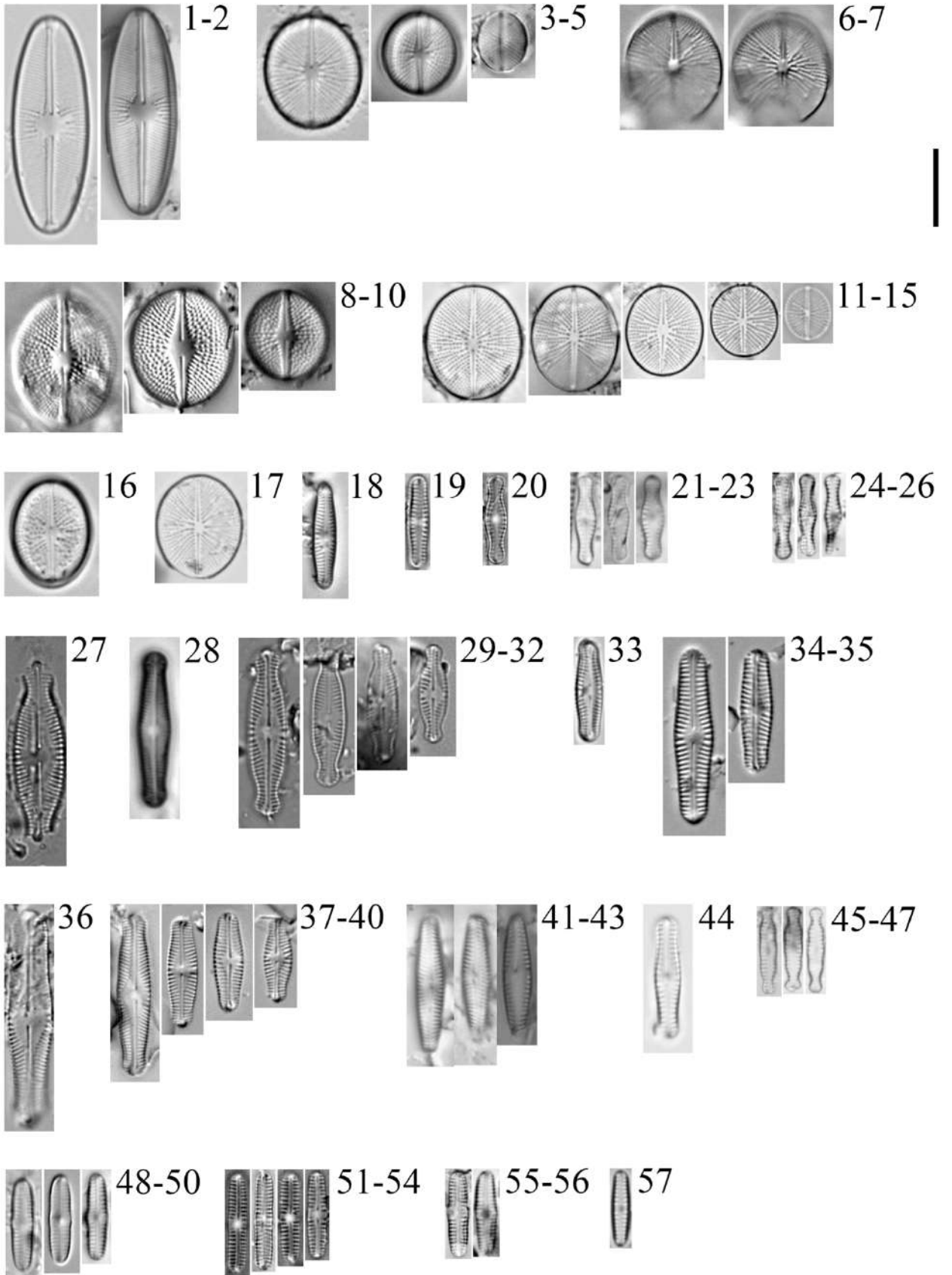


Таблица 21

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Cosmioneis pusilla* (W.Smith) D.G.Mann & A.J.Stickle (К)

4-7 *Cosmioneis* sp. 1 (К)

8-11 *Decussiphycus placenta* (Ehrenberg) Guiry & Gandhi
(8-10 У; 11 А)

12-18 *Diatomella balfouriana* Greville (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 21

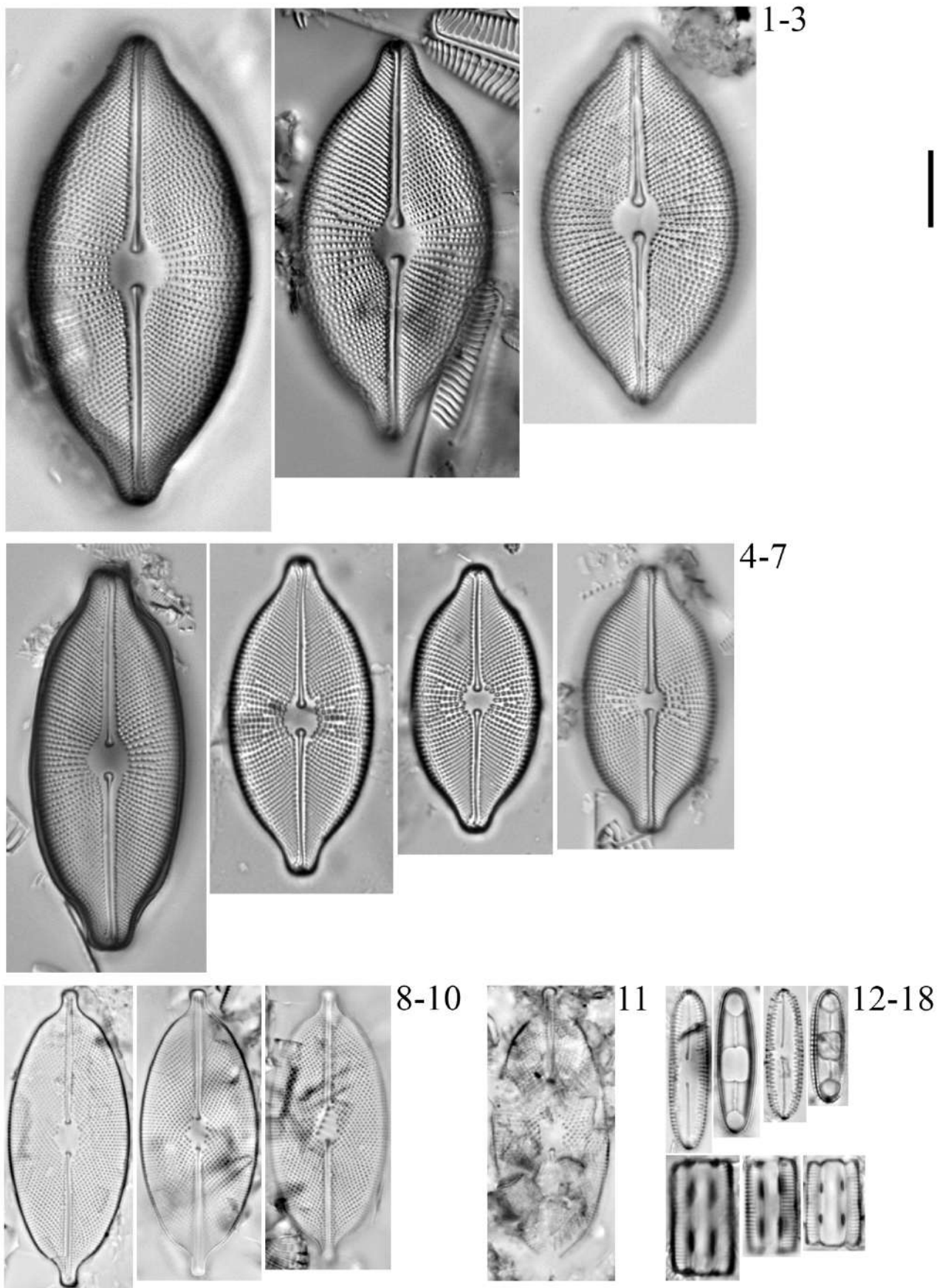


Таблица 22

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Cosmioneis* sp. 2 (К)

2-3 *Cosmioneis* sp. 4 (К)

4-5 *Cosmioneis* sp. 3 (К)

6-7 *Diademsis* sp. (Ш)

8-25 *Diademsis mochalovae* М.Ротарова (8-12 У; 13-17 Ш;
18-21 УС; 22-25 А)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 22

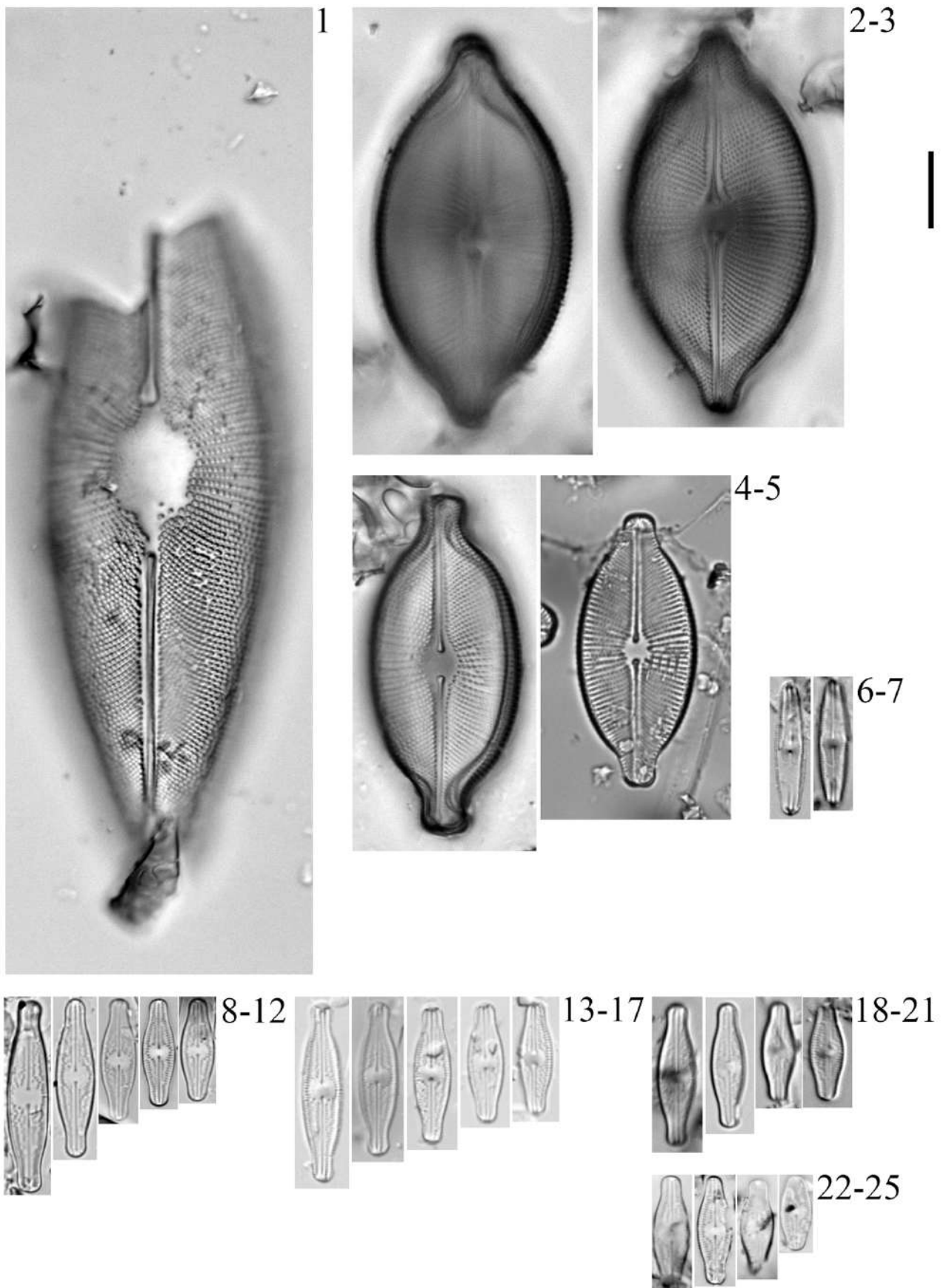


Таблица 23

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Diploneis finnica* (Ehrenberg) Cleve (УС)

3-5 *Diploneis calcilacustris* Lange-Bertalot & Fuhrmann (У)

6 *Diploneis texana* Lange-Bertalot & Fuhrmann (У)

7-9 *Diploneis oculata* (Brébisson) Cleve (УС)

10-12 *Diploneis smithii* (Brébisson) Cleve s.l. (УС)

13-20 *Diploneis krammeri* Lange-Bertalot & E.Reichardt (13-14 У;
15-17 Ш; 18-20 УС)

21 *Eolimna minima* (Grunow) Lange-Bertalot (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

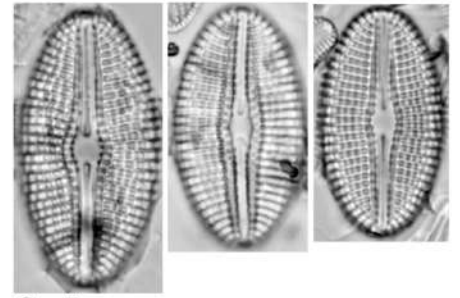
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

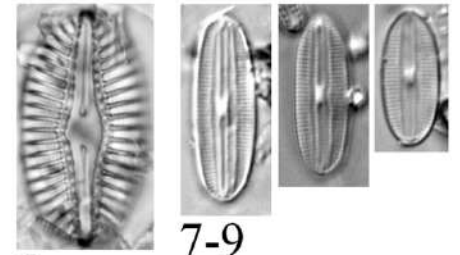
Таблица 23



1-2

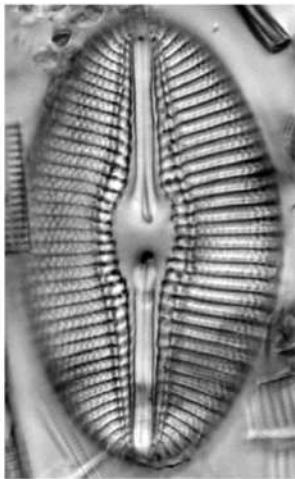


3-5

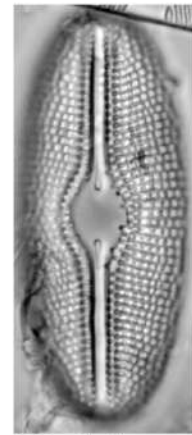
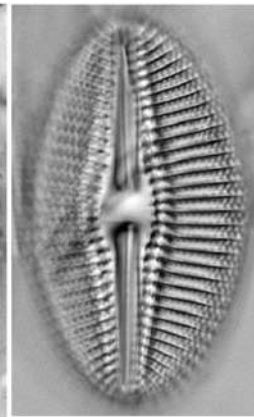
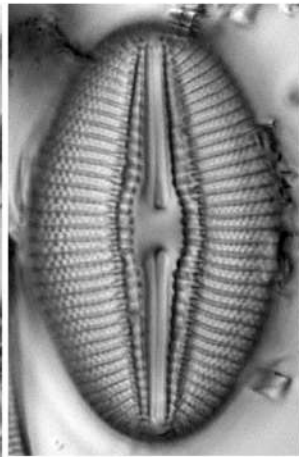


6

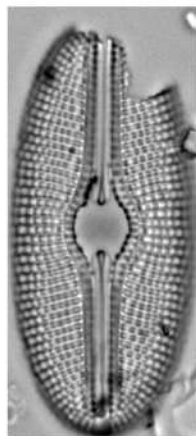
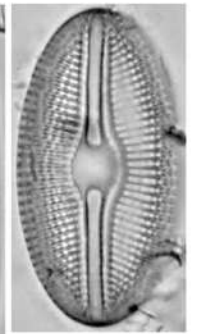
7-9



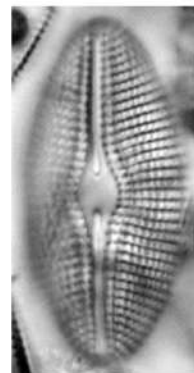
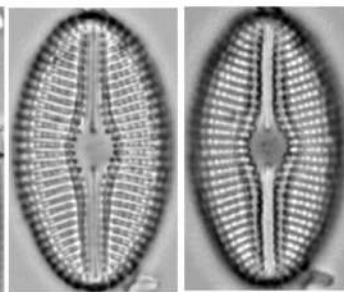
10-12



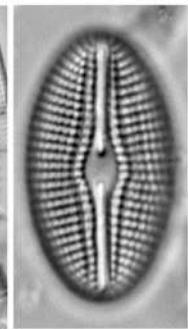
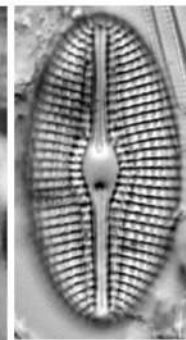
13-14



15-17



18-20



21

Таблица 24

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-8 *Diploneis interrupta* (Kützing) Cleve (1-5 К; 6 УС; 7-8 Ш)

9-11 *Diploneis dimorpha* Hustedt (УС)

12-15 *Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve (УС)

16-18 *Diploneis petersenii* Hustedt (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 24

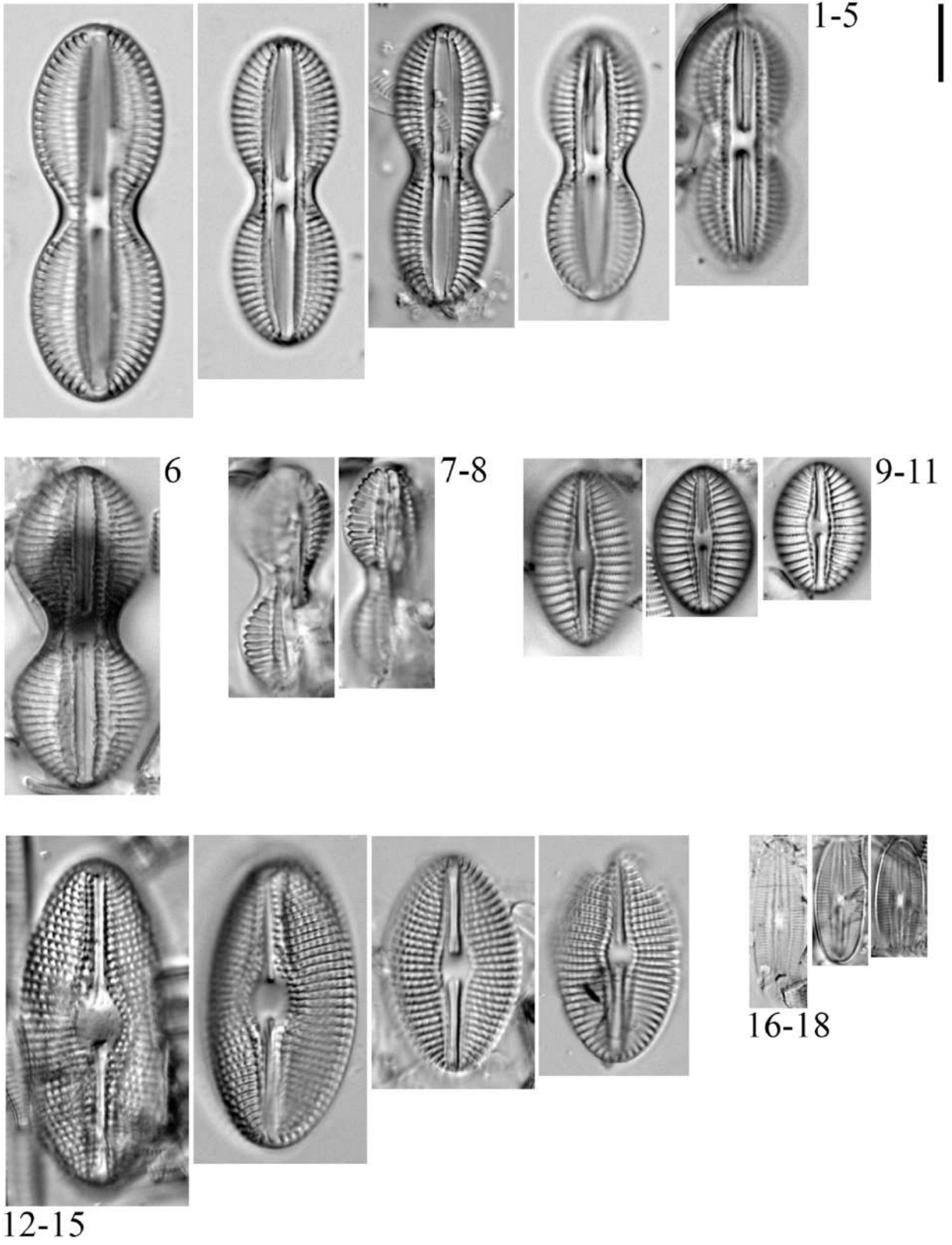


Таблица 25

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-16 *Diploneis pseudovalis* Hustedt (1-6 К; 7-10 УС; 11-13 У; 14-16 Ш)

17-19 *Fallacia vitrea* (Østrup) D.G.Mann (У)

25-27 *Genkalia similis* Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Metzeltin (У)

28 *Genkalia* cf. *digituloides* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot & Kulikovskiy (У)

33 *Geissleria acceptata* (Hustedt) Lange-Bertalot & Metzeltin (У)

20-23 *Fistulifera* sp. (К)

24 *Genkalia* sp. (УС)

29-32 *Geissleria* sp. (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 25

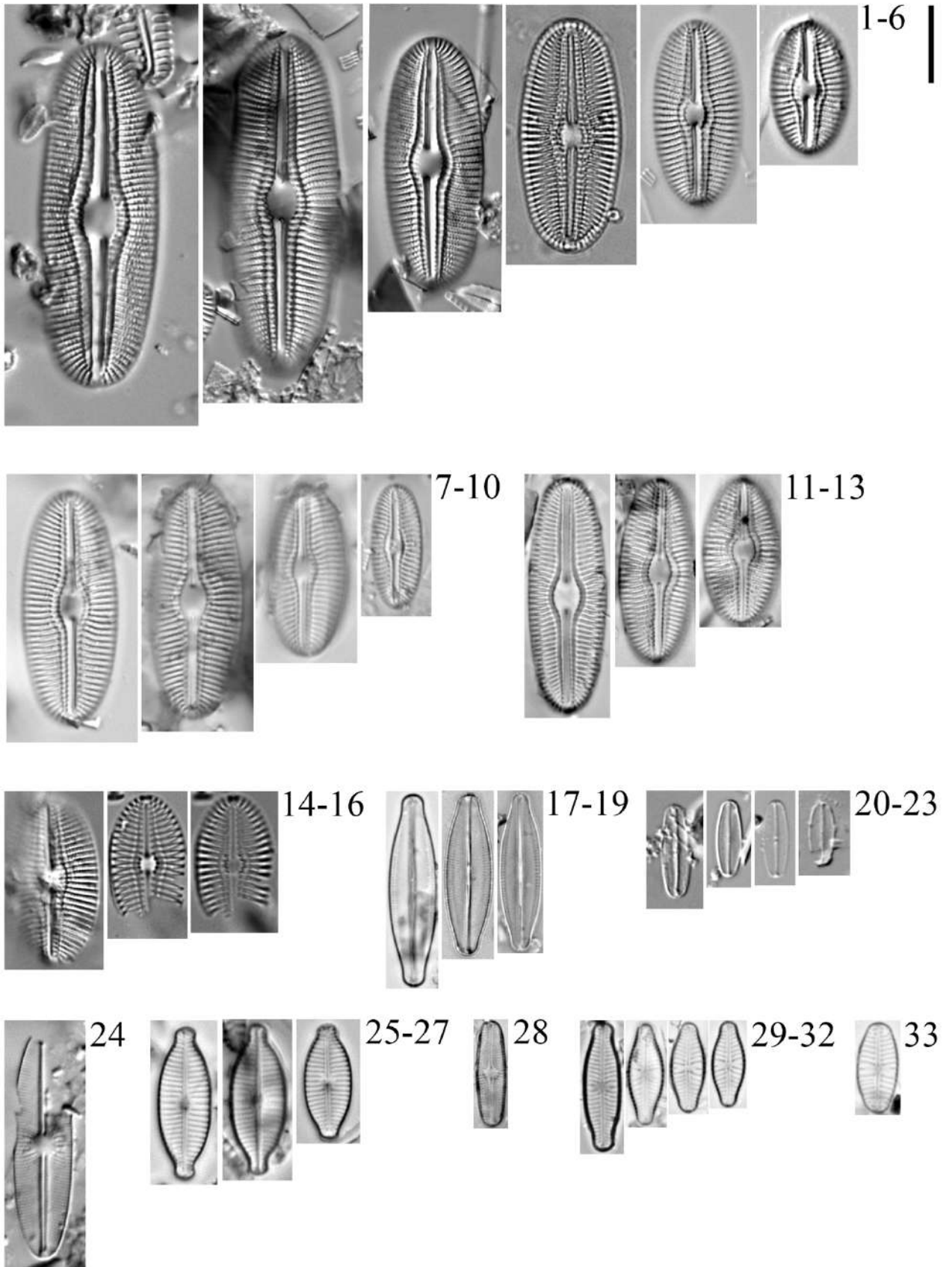


Таблица 26

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Frustulia quadrisinuata* Lange-Bertalot (УС)

4-6 *Frustulia lange-bertalotii* Metzeltin (К)

7-12 *Frustulia vulgaris* (Thwaites) De Toni (7-9 УС; 10-12)

13 *Frustulia amosseana* Lange-Bertalot (УС)

14 *Hippodonta linearis* (Østrup) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski (У)

15 *Hippodonta* sp. (УС)

16-26 *Hygroptera balfouriana* (Grunow ex Cleve) Krammer & Lange-Bertalot (16-19 К; 20-23 У; 24-26 УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 26

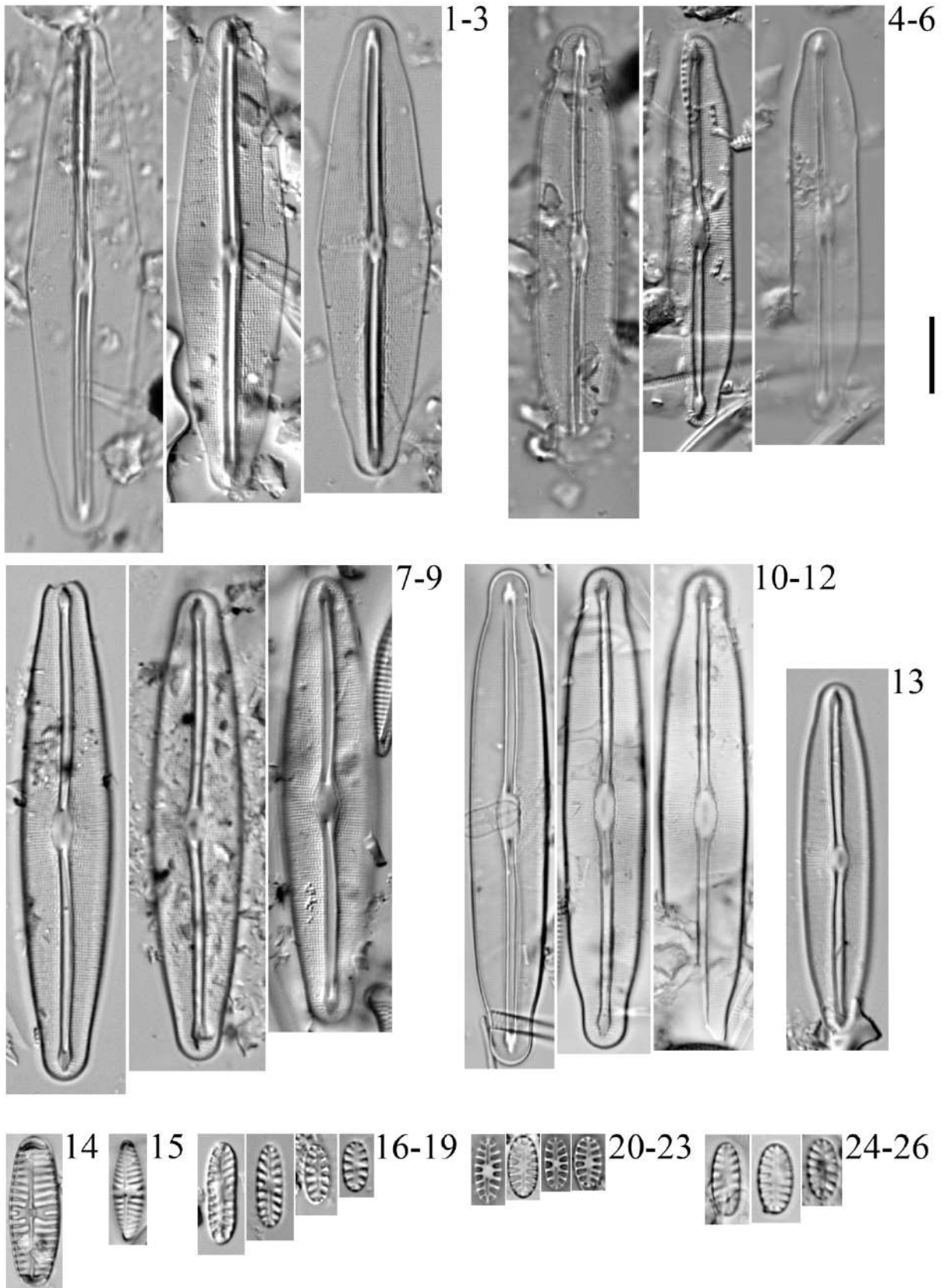


Таблица 27

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Frustulia rexii* C.Graeff & Kociolek (УС)

3 *Frustulia amphipleuroides* (Grunow) A.Cleve (УС)

4 *Frustulia sp. 2* (У)

5 *Frustulia inculta* P.A.Siver, Pelczar & P.B.Hamilton (У)

6-7 *Luticola arctica* Levkov & Metzeltin (Ш)

8 *Luticola rotunda* Solak & Levkov (К)

9 *Luticola gaussii* (Heiden) D.G.Mann (Ш)

10-13 *Luticola mutica* (Kützing) D.G.Mann (10-12 УС; 13 Ш)

14 *Luticola sp.* (А)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 27

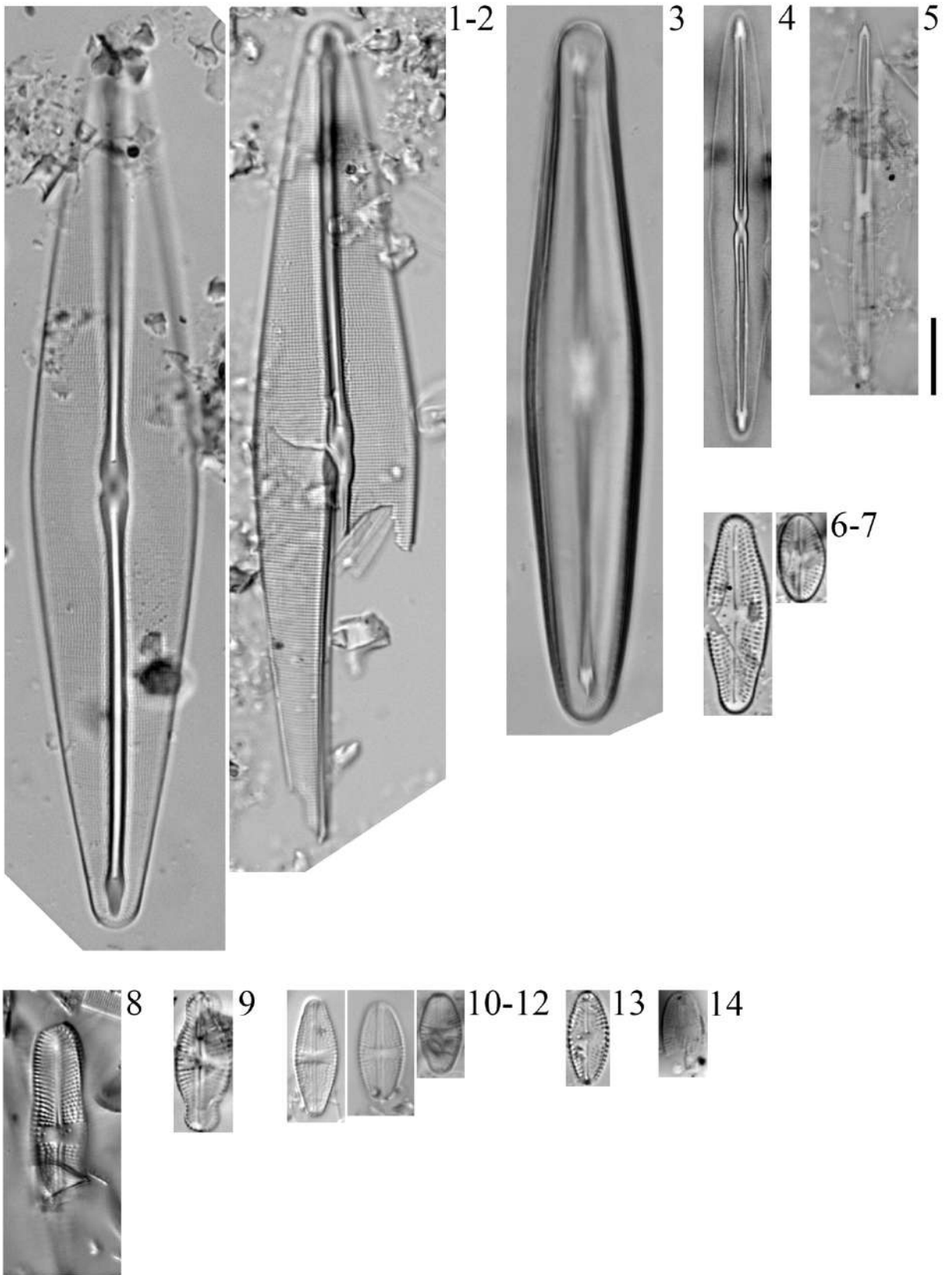


Таблица 28

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-6 *Frustulia saxonica* Rabenhorst (1-2 УС; 3-4 У; 5-6 А)

7-8 *Frustulia* sp. 3 (УС)

9-15 *Frustulia crassinervia* (Brébisson ex W.Smith)
Lange-Bertalot & Krammer (9 А; 10-12 УС; 13-15 У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

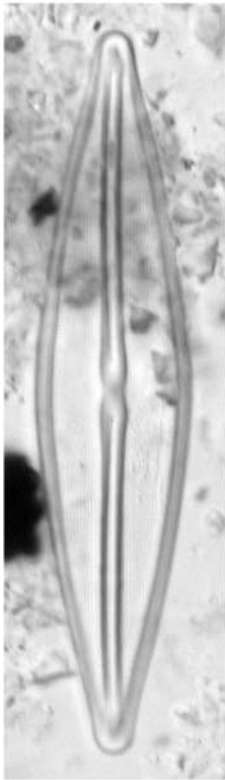
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

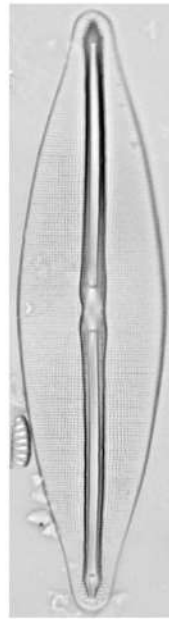
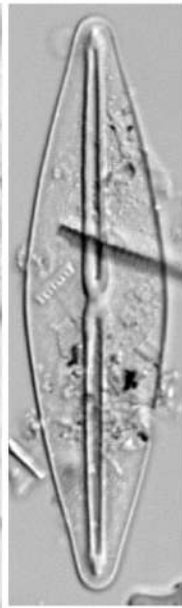
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

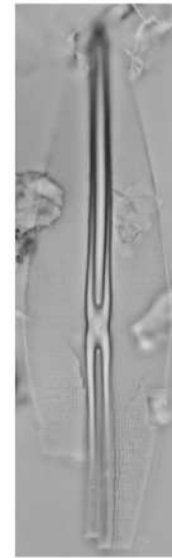
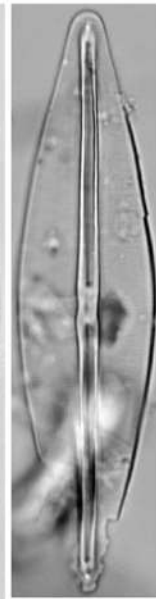
Таблица 28



1-2



3-4



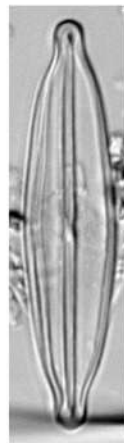
5-6



7-8



9



10-12



13-15

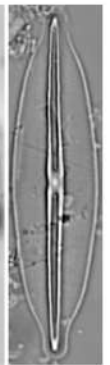
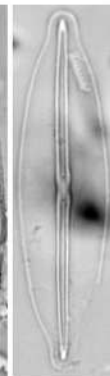


Таблица 29

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1-3** *Humidophila cf. costei* (Le Cohu & Van de Vijver)
R.L.Lowe & al. (1-2 К; 3 УС),
4-10 *Humidophila brekkaensis* (J.B.Petersen) R.L.Lowe & al.
(4-7 А; 8-10 У)
11-14 *Humidophila sp. 1* (К),
15-28 *Humidophila laevissima* (Cleve) R.L.Lowe & al. (15-19
У; 20-21 УС; 22-25 Ш; 26-28 А),
29-33 *Humidophila gallica* (W.Smith) R.L.Lowe & al. (К)
34-37 *Humidophila perpusilla* (Grunow) R.L.Lowe & al.
(34-35 УС; 36-37 У),
38 *Humidophila schmassmannii* (Hustedt) Buczkó & Wojtal
(А)
39-44 *Kobayasiella micropunctata* (H.Germain)
Lange-Bertalot (39-40 У; 41-44 УС)
45-47 *Humidophila sp. 2* (УС),
48 *Microcostatus krasskei* (Hustedt) J.R.Johansen & Sray (УС)
49 *Microfissurata sp.* (А),
50-53 *Mastogloia elliptica* (C.Agardh) Cleve (50-52 К; 53 УС)
54-56 *Mastogloia sp.* (К)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 29

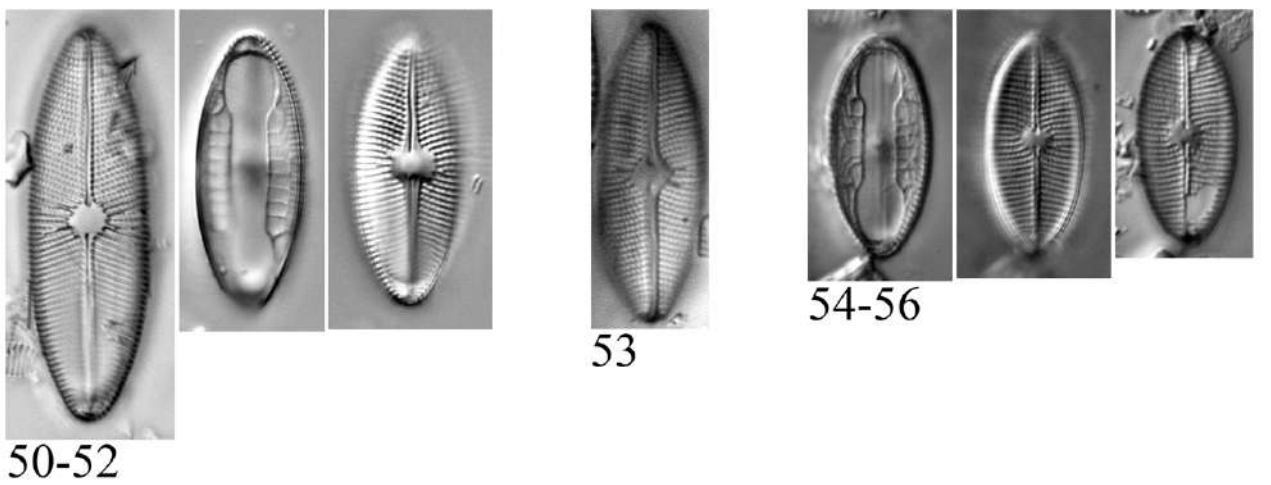
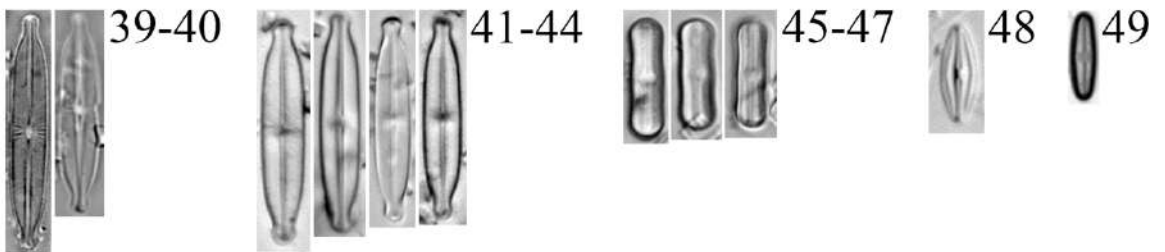
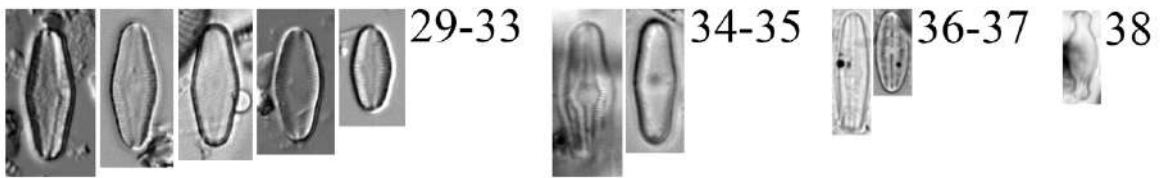
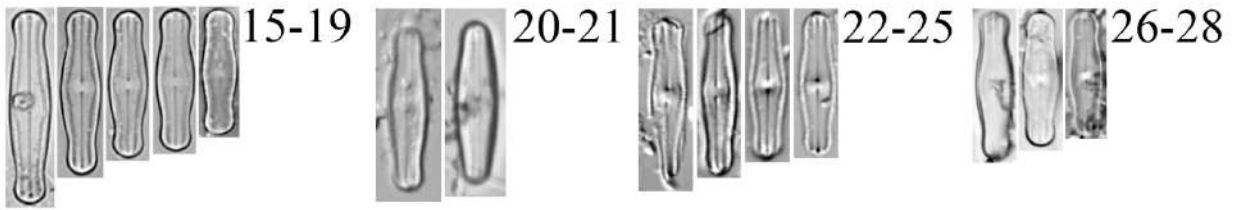
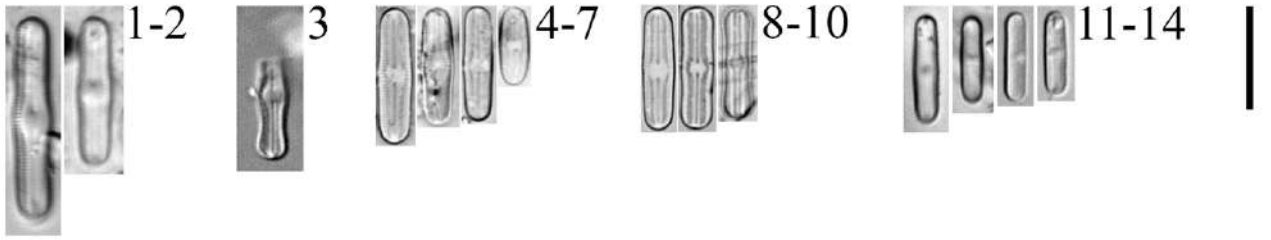


Таблица 30

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-7 *Navicula radiosa* Kützing (1-3 УС; 4-7 У)

8-10 *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot (У)

11-12 *Navicula metareichardtiana* Lange-Bertalot & Kusber (У)

13 *Navicula* cf. *arctotenelloides* Lange-Bertalot & Metzeltin (У)

14 *Navicula aurora* Sovereign (У)

15-18 *Navicula wildii* Lange-Bertalot (У)

19 *Navicula angusta* Grunow (У)

20-22 *Navicula* cf. *libonensis* Schoeman (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 30

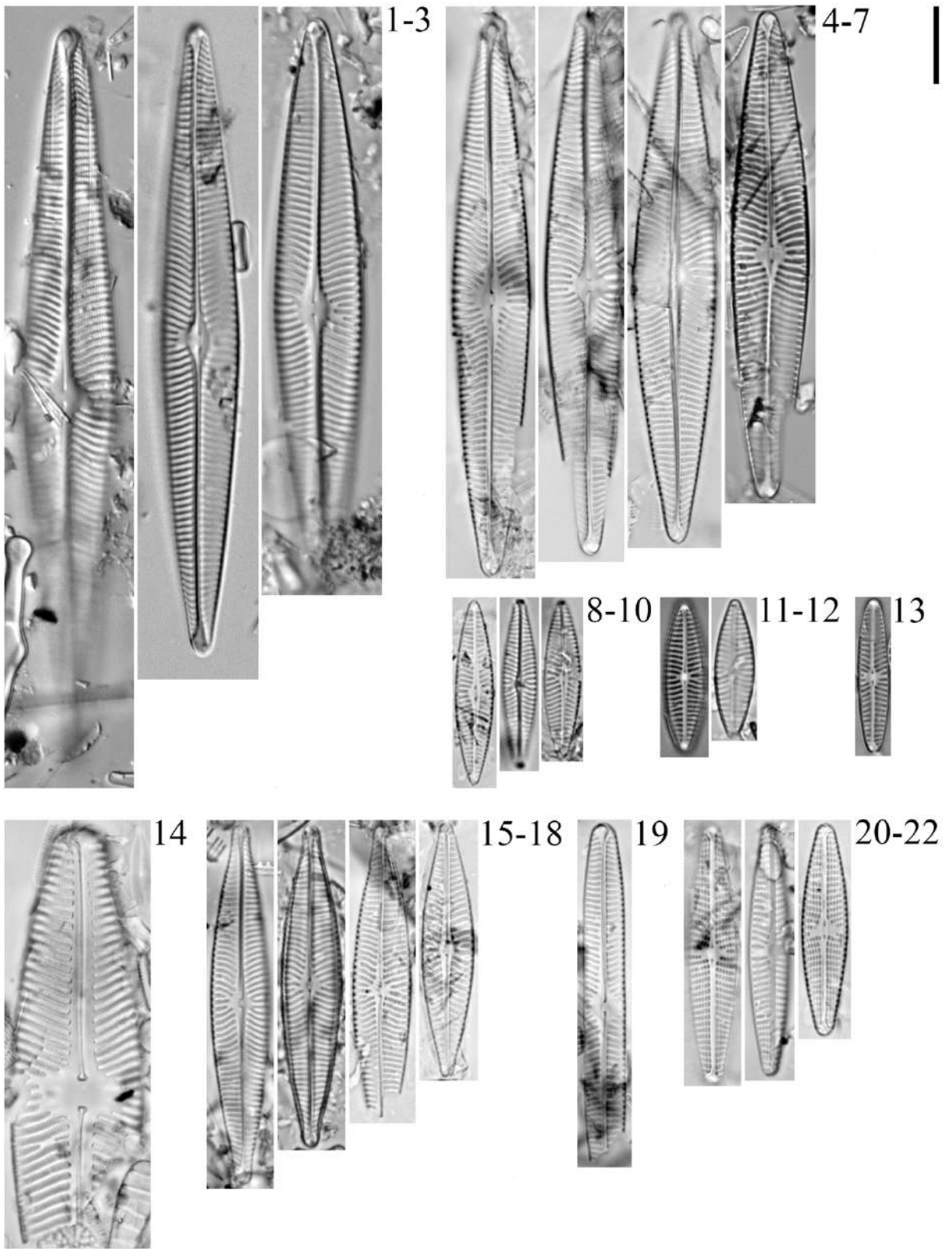


Таблица 31

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Navicula vulpina* Kützing (У)

3 *Navicula reinhardtii* (Grunow) Grunow (УС)

4-6 *Navicula vaneei* Lange-Bertalot (УС)

7-9 *Navicula subconcentrica* Lange-Bertalot (УС)

10-12 *Navicula schweigeri* Bahls (УС)

13 *Navicula recens* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (УС)

14-16 *Navicula phylleptosoma* Lange-Bertalot (К)

17-20 *Navicula lundii* E.Reichardt (УС)

21 *Navicula sp. 4* (К)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 31

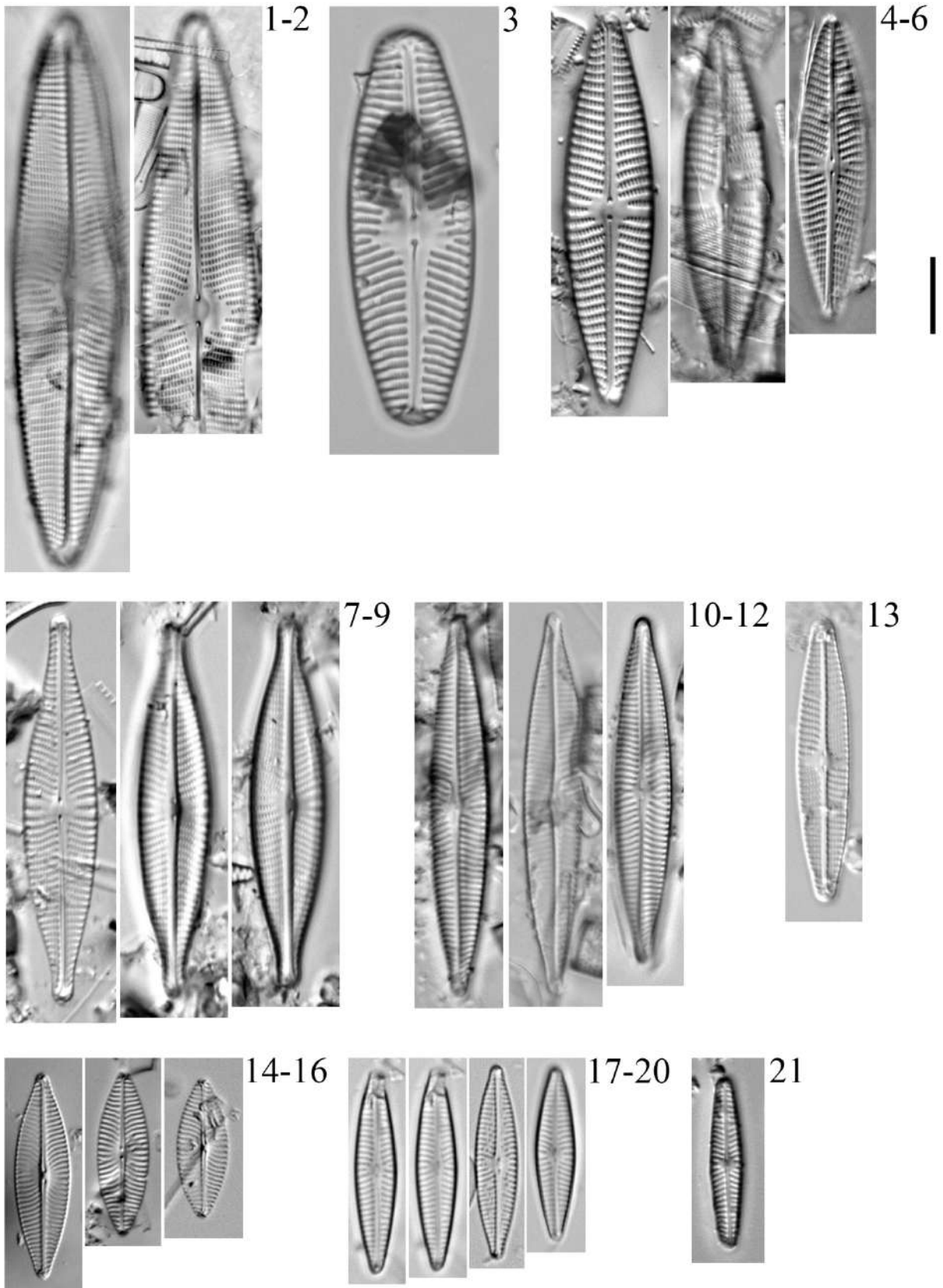


Таблица 32

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Navicula* sp. 2 (УС)

2 *Navicula* sp. 1 (Ш)

3-5 *Navicula* cf. *weberi* Bahls (УС)

6-7 *Navicula salinarum* Grunow (К)

8-9 *Navicula elsoniana* R.M.Patrick & Freese (К)

10-11 *Navicula cincta* Pantocsek (К)

12-14 *Navicula cryptocephala* Kützing (УС)

15 *Navicula* sp. 3 (У),

16-19 *Navicula eidrigiana* J.R.Carter (16-17 К; 18-19 Ш)

20-22 *Navicula* sp. 5 (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 32

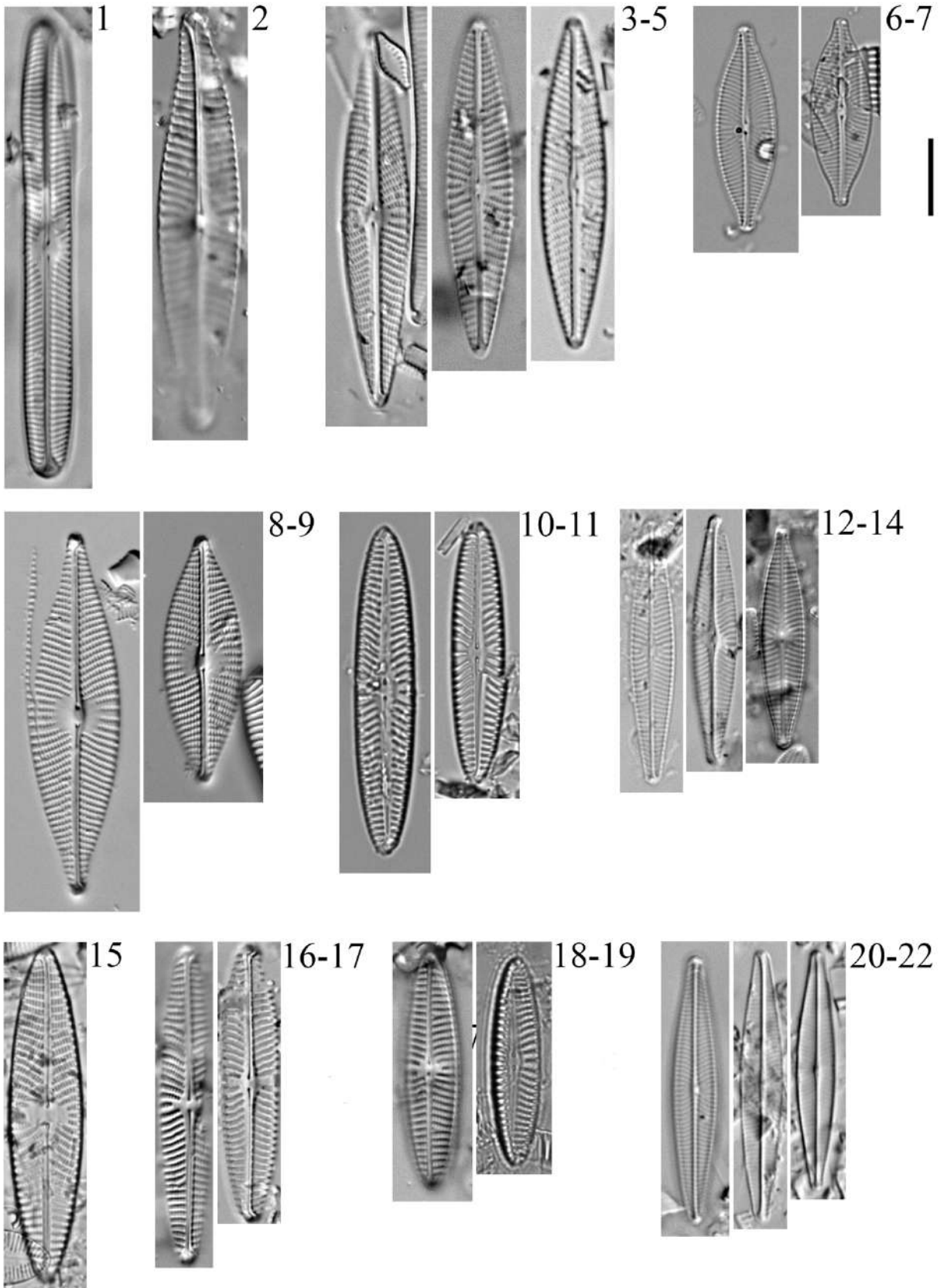


Таблица 33

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Neidium iridis* (Ehrenberg) Cleve (УС)

3-5 *Neidium ampliatum* (Ehrenberg) Krammer (УС)

6 *Neidium affine* var. *longiceps* (W.Gregory) Cleve (УС)

7-9 *Neidium* sp. 2 (УС)

10 *Neidiopsis levanderi* (Hustedt) Lange-Bertalot & Metzeltin (УС)

11-12 *Navicula rhynchocephala* Kützing

14 *Naviculadicta* sp. (К)

13 *Neidium alpinum* Hustedt (УС)

15 *Navicula jakhalsensis* VanLandingham (К)

16-17 *Navicula genovefae* Fusey (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 33

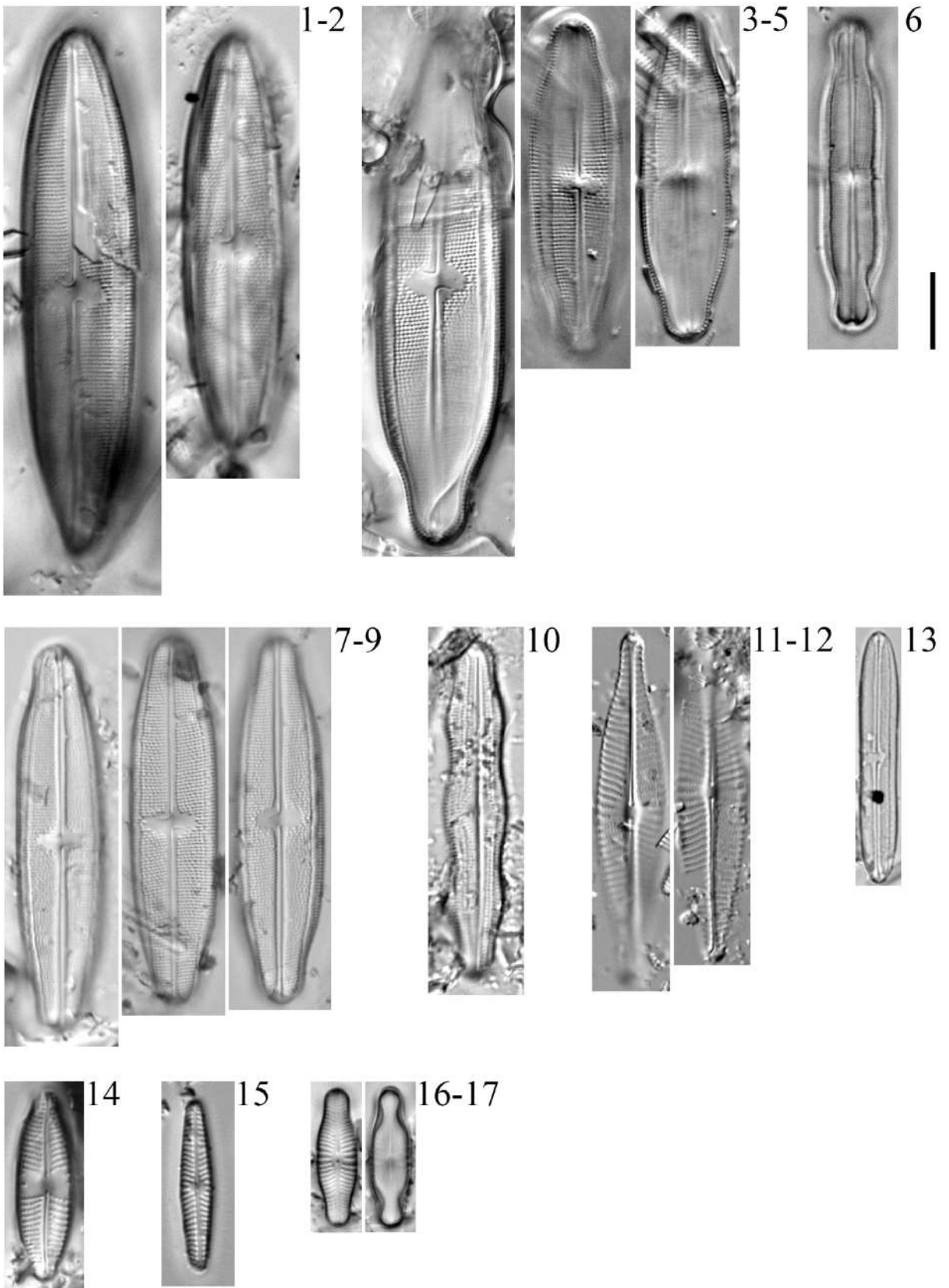


Таблица 34

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1 *Neidium amphigomphus* (Ehrenberg) Pfitzer (УС)
- 2 *Neidium bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve (У)
- 3 *Neidium cf. bisulcatum* var. *subampliatum* Krammer (УС)
- 4 *Neidium* sp. 1 (Ш)
- 5-6 *Neidium dilatatum* (Ehrenberg) Cleve (УС)
- 7 *Placoneis explanata* (Hustedt) A.Mamaya (К)
- 8-9 *Placoneis* sp. 1 (К)
- 10-14 *Pseudofallacia losevae* (Lange-Bertalot, Genkal & Vechov) Y.Liu, Kociolek & Q.Wang (К)
- 15-16 *Pseudofallacia makarova* Genkal & Yarusina (К)

,

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 34

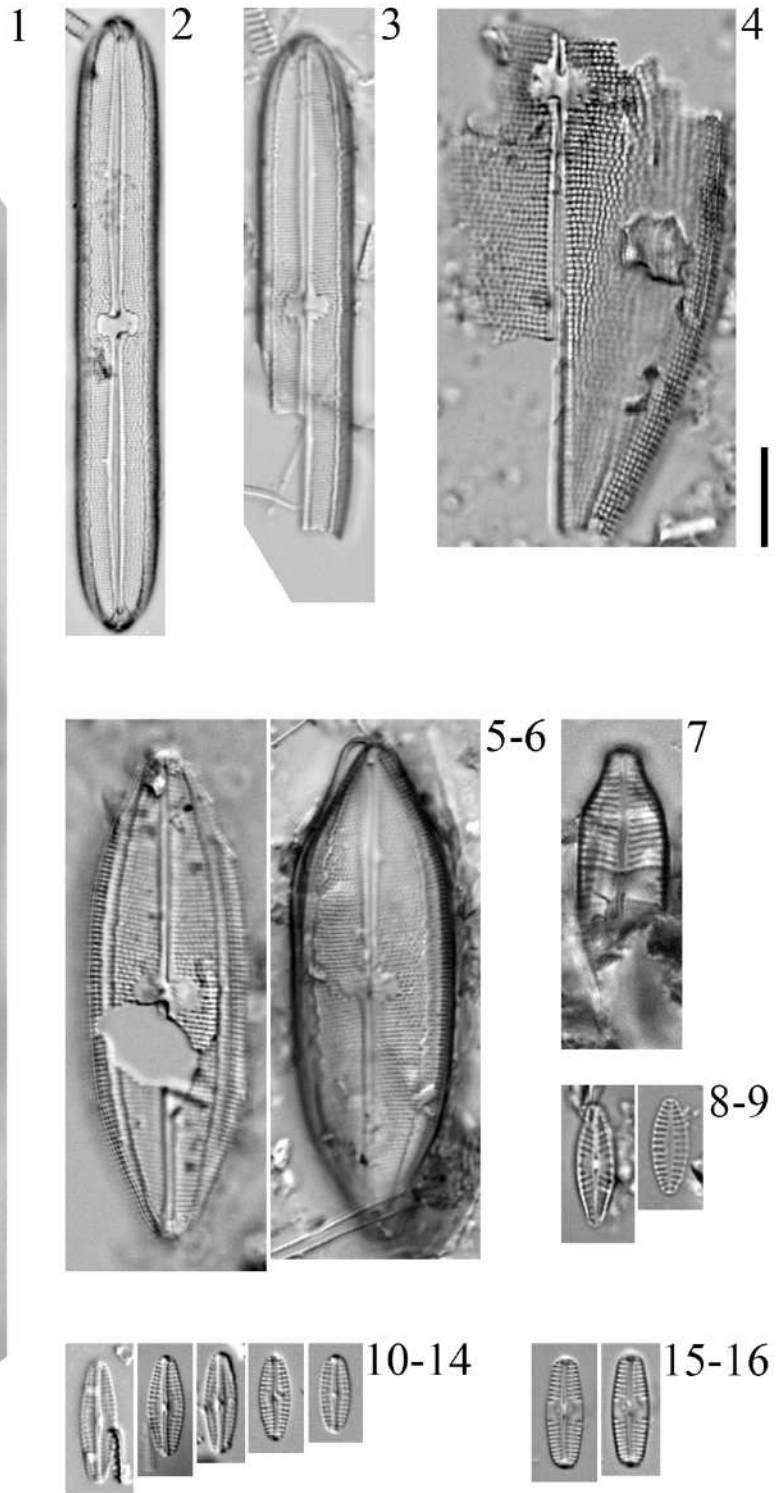
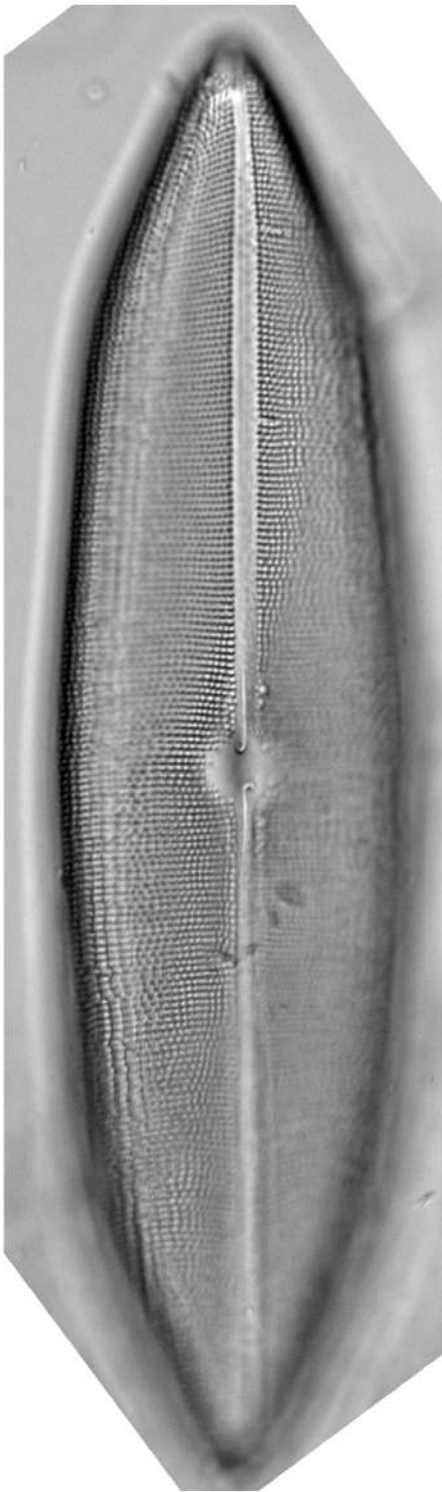


Таблица 35

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Pinnularia viridis* (Nitzsch) Ehrenberg (УС)

3 *Pinnularia* sp. 7 (УС)

4-5 *Pinnularia viridiformis* var. *minor* Krammer (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 35

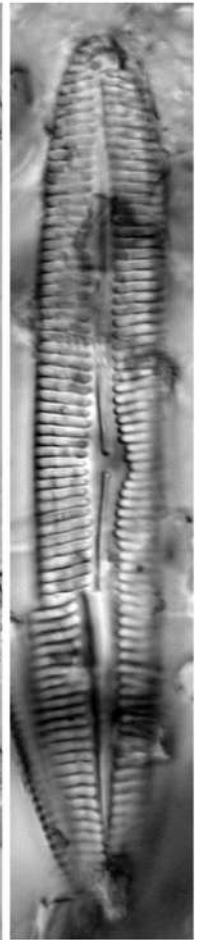
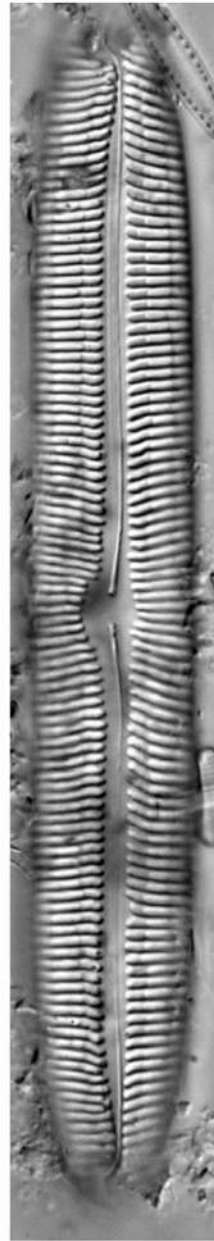
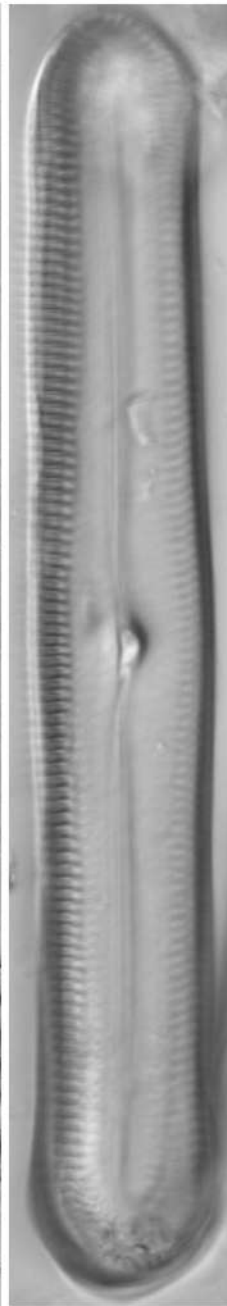
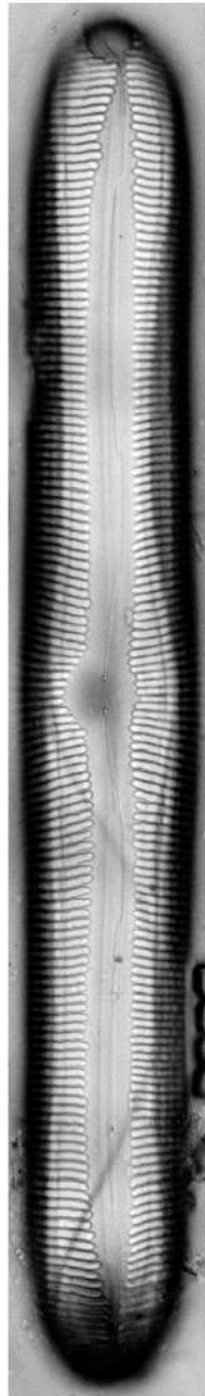


Таблица 36

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Pinnularia viridiformis* Krammer (1-2 УС; 3 Ш; 4 К)

5 *Pinnularia decrescens* var. *ignorata* (Krammer) Krammer (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 36

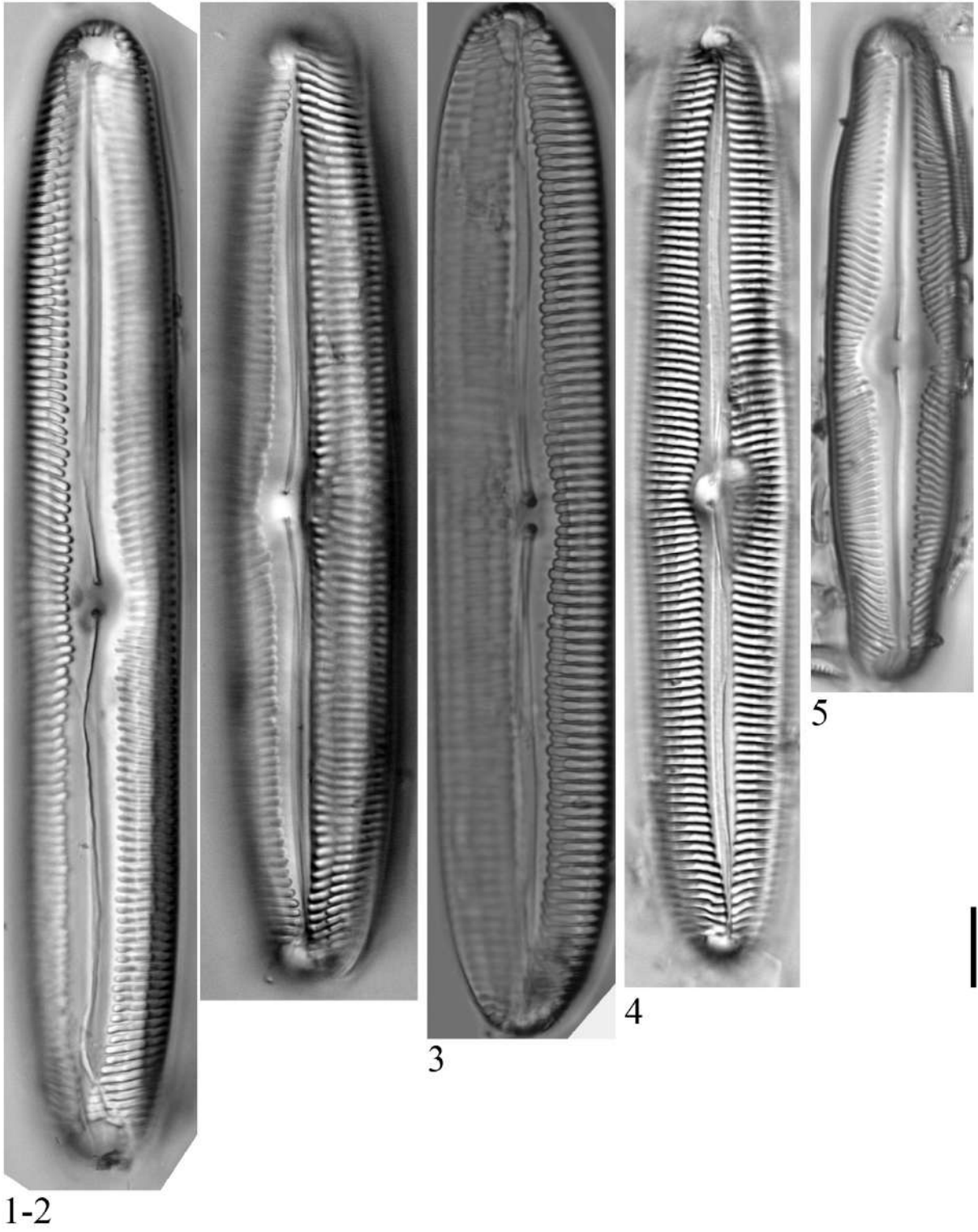


Таблица 37

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Pinnularia microstauron* (Ehrenberg) Cleve 1891 (УС)

5-8 *Pinnularia inconstans* Ant.Mayer (5-7 Ш; 8 К)

9-11 *Pinnularia subrupestris* var. *cuneata* Krammer (А)

12-14 *Pinnularia subrupestris* var. *cruciata* Krammer (У)

15-17 *Pinnularia subcommutata* var. *nonfasciata* Krammer (А)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

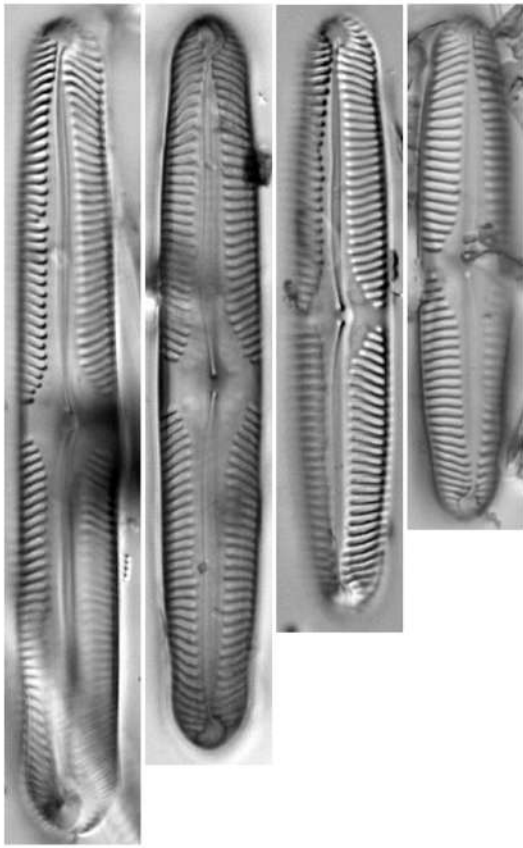
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

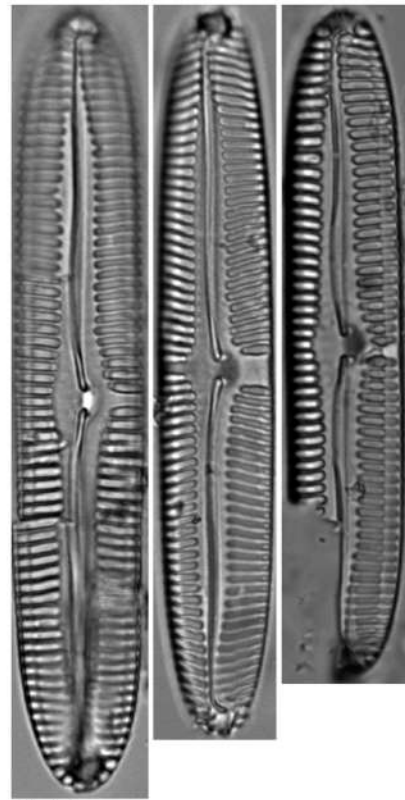
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

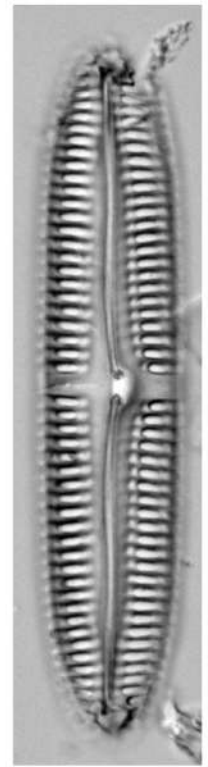
Таблица 37



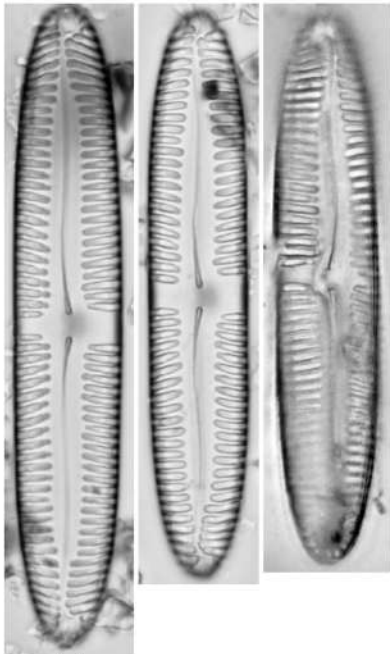
1-4



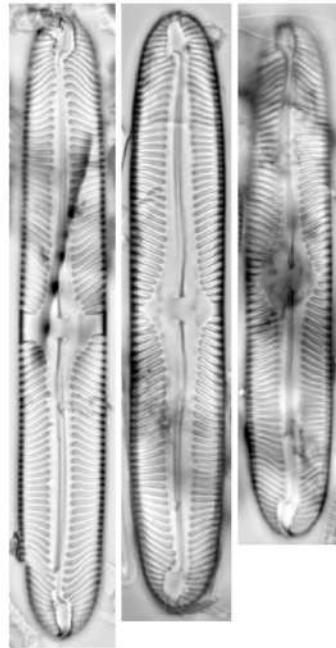
5-7



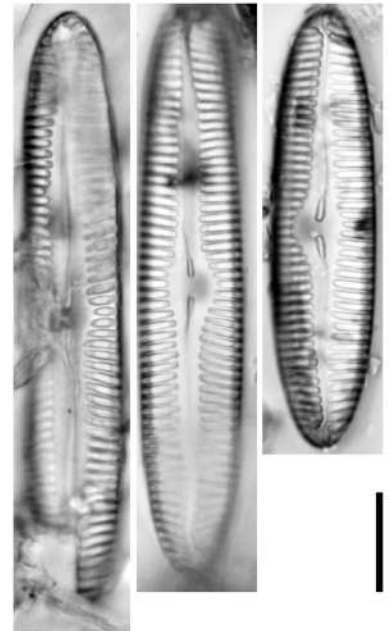
8



9-11



12-14



15-17

Таблица 38

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Pinnularia lata* (Brébisson) W.Smith (1-2 Ш; 3 А)

4-6 *Pinnularia arkadii* Neplyukhina, Chudaev & Gololobova
(Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

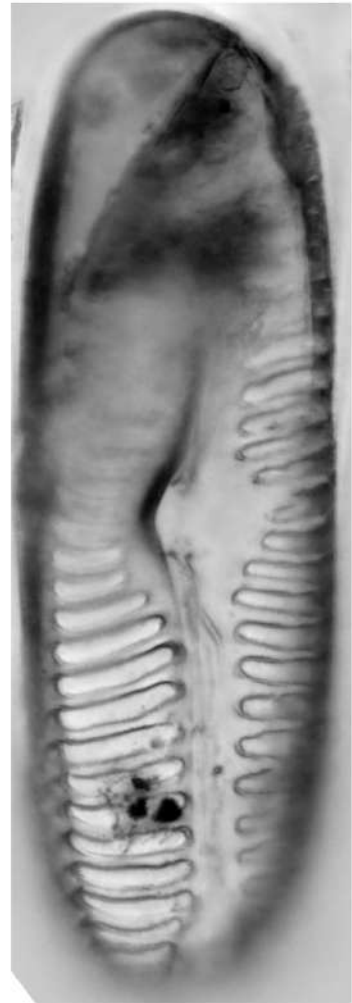
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

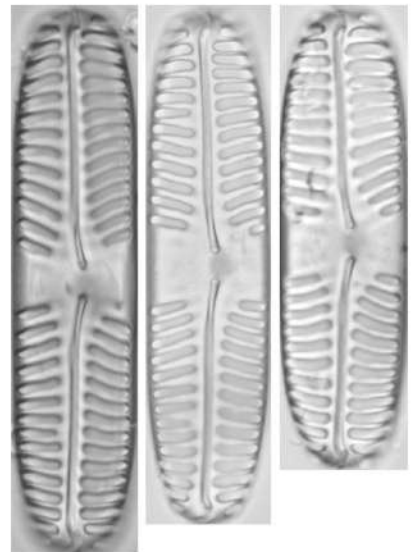
Таблица 38



1-2



3



4-6

Таблица 39

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-9 *Pinnularia borealis* var. *borealis* Ehrenberg (1-4 А; 5-6 Ш; 7-9 У)

10 *Pinnularia borealis* var. *scalaris* (Ehrenberg) Rabenhorst (УС)

11-14 *Pinnularia divergens* W.Smith (11-12 УС; 13-14 К)

15-16 *Pinnularia grunowii* Krammer (У)

17-18 *Pinnularia subrostrata* (A.Cleve) A.Cleve (17 УС; 18 А)

19-21 *Pinnularia divergentissima* (Grunow) Cleve (19-20 УС; 21 А)

22-23 *Pinnularia marchica* I.Schönfelder (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 39

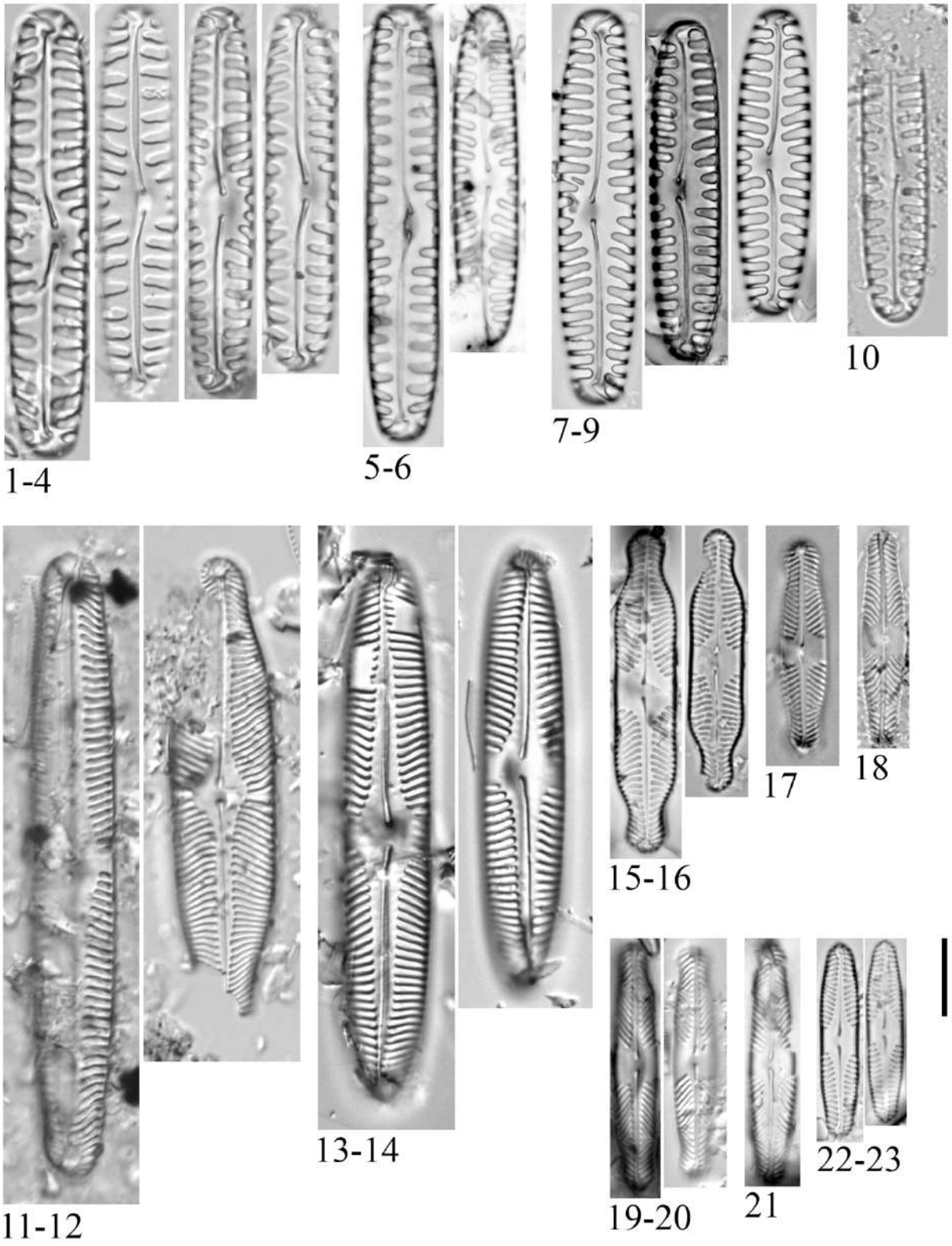


Таблица 40

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-9 *Pinnularia intermedia* (Lagerstedt) Cleve (1-3 К; 4-6 Ш; 7-9 А)

10-12 *Pinnularia bottnica* Krammer (К)

13-14 *Pinnularia australoglobiceps* Zidarova, Kopalová & Van de Vijver (К)

15 *Pinnularia interruptiformis* Krammer (УС)

16-21 *Pinnularia pseudoparva* Krammer & Lange-Bertalot (16-18 Ш; 19-21 К)

22-24 *Pinnularia interrupta* W.Smith (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 40

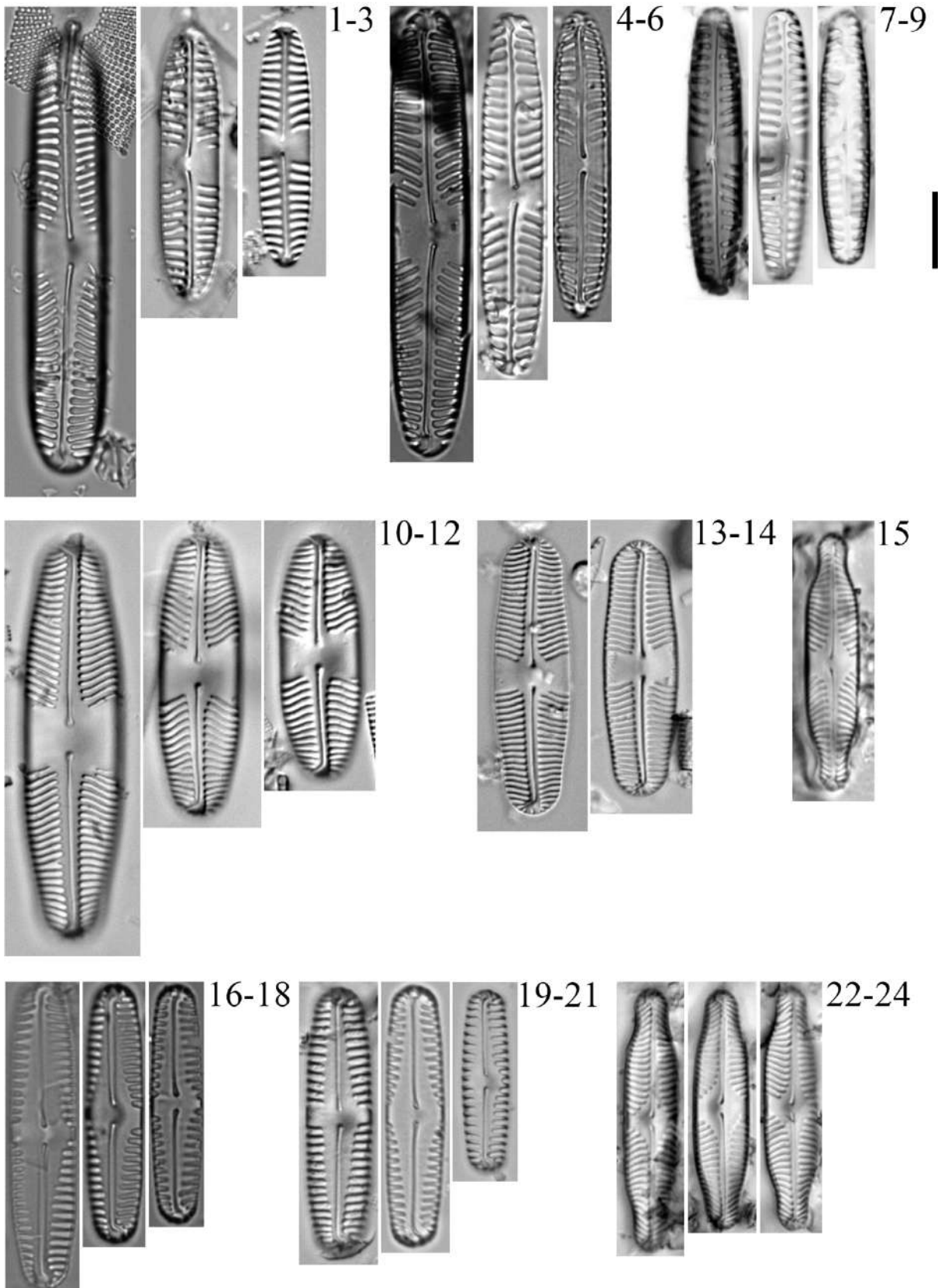


Таблица 41

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1** *Pinnularia ruttneri* Hustedt (A)
- 2-3** *Pinnularia* sp. 23 (У)
- 4-5** *Pinnularia tirolensis* var. *julma* Krammer (A)
- 6-7** *Pinnularia subanglica* Krammer (УС)
- 8-10** *Pinnularia renata* Krammer (Ш)
- 11** *Pinnularia* sp. 4 (A)
- 12** *Pinnularia* sp. 2 (A)
- 13** *Pinnularia* sp. 3 (A)
- 14-16** *Pinnularia* sp. 9 (К)
- 17-19** *Pinnularia* sp. 8 (К)
- 20** *Pinnularia* sp. 13 (УС)
- 21-24** *Pinnularia lagerstedtii* (Cleve) A.Cleve (Ш)
- 25** *Pinnularia* sp. 5 (A)
- 26-27** *Pinnularia* sp. 14 (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 41

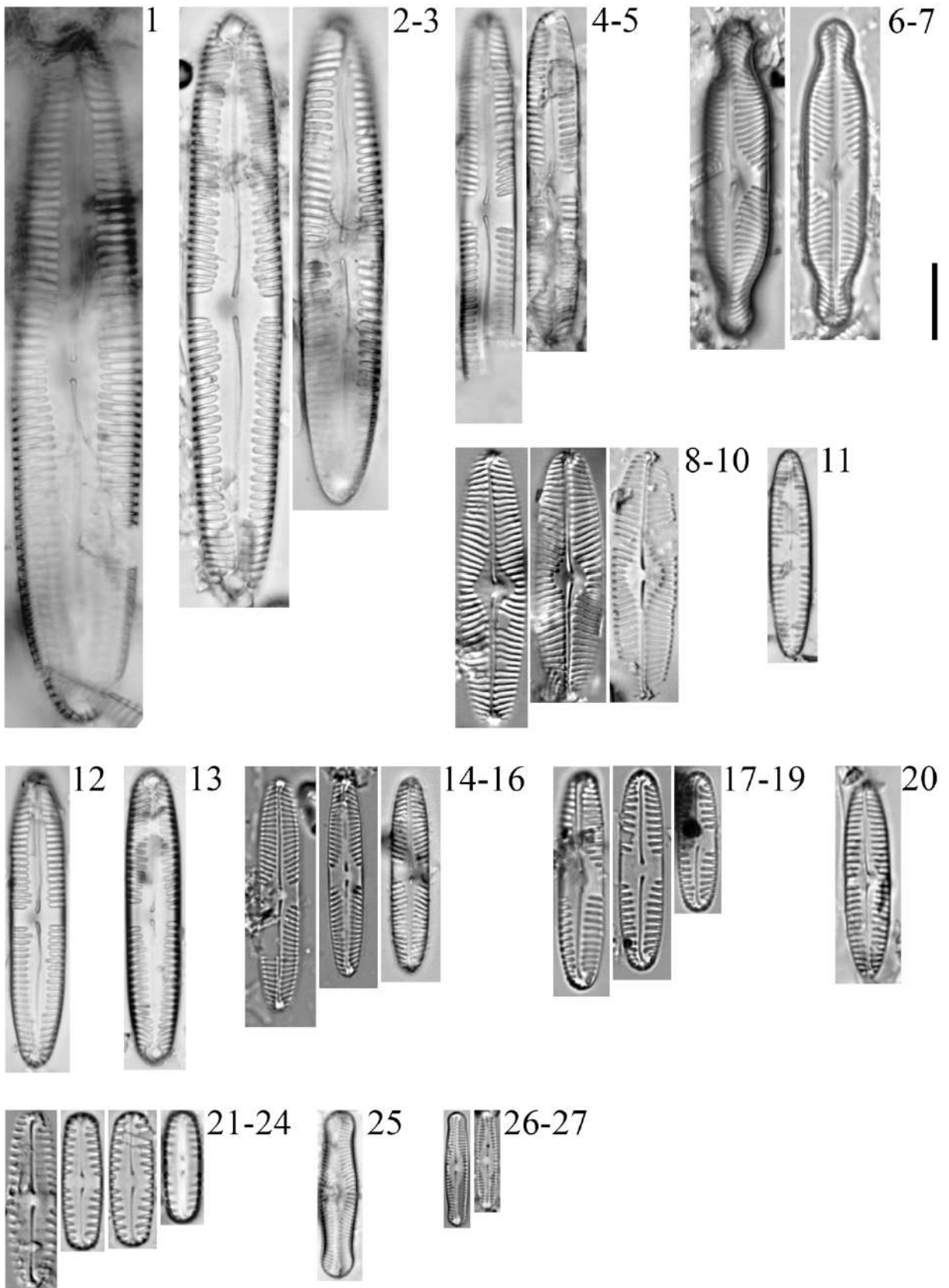


Таблица 42

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Pinnularia neomajor* Krammer (УС)

2-5 *Pinnularia islandica* Østrup (Ш)

6 *Pinnularia* sp. 17 (К)

7-9 *Pinnularia* sp. 15 (УС)

10 *Pinnularia* sp. 11 (У)

11 *Pinnularia* sp. 10 (У)

12-14 *Pinnularia isselana* Krammer (УС)

15 *Pinnularia* sp. 19 (К)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 42

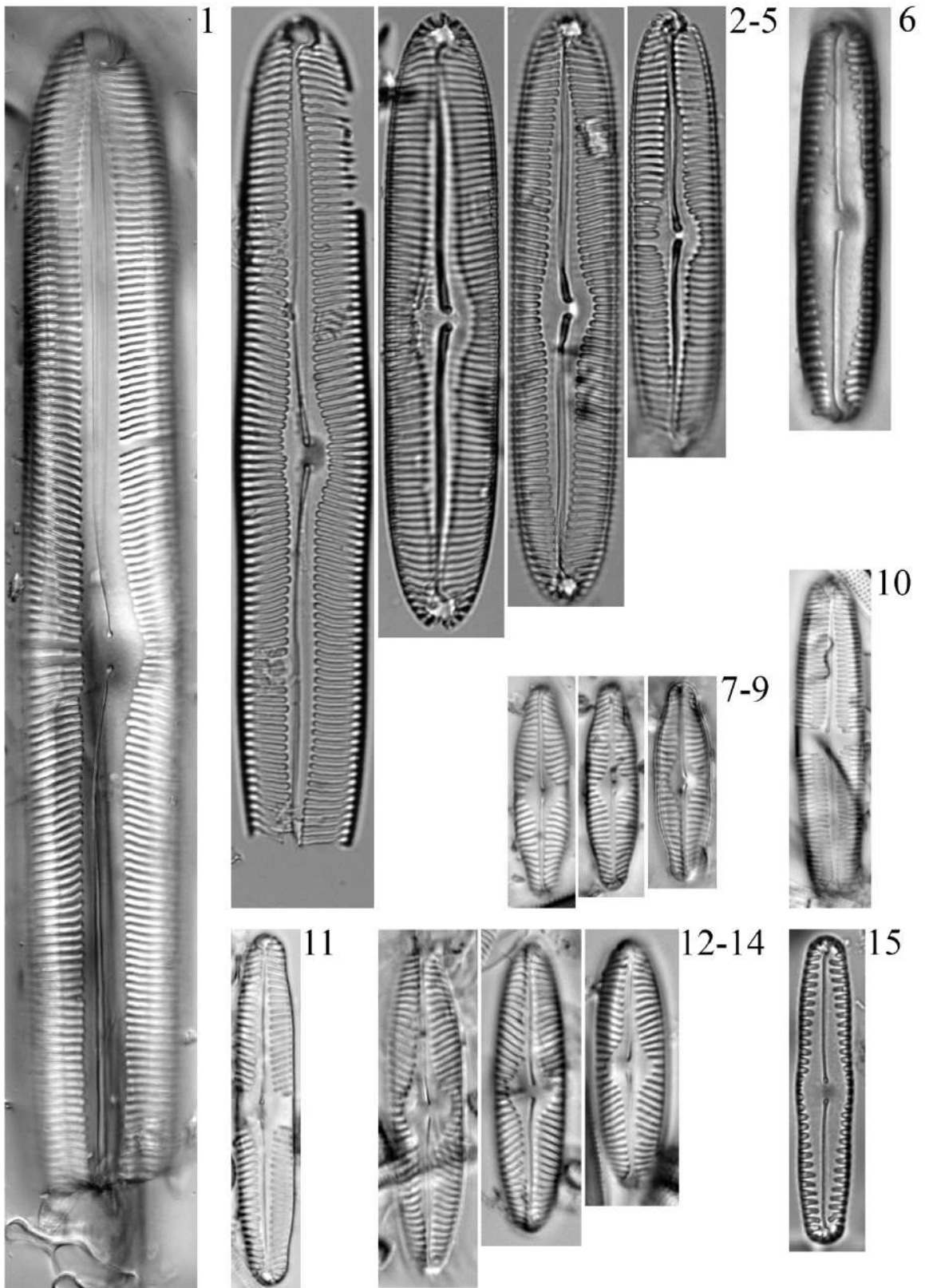


Таблица 43

Масштабный отрезок = 10 мкм.

4-6 *Pinnularia* sp. 16 (Ш)

7 *Pinnularia* sp. 12 (УС)

8-9 *Pinnularia* sp. 20 (У)

10-11 *Pinnularia* sp. 21 (У)

12-13 *Pinnularia* sp. 18 (Ш)

14 *Pinnunavis elegans* (W.Smith) Okuno (К)

15-21 *Pinnularia schoenfelderii* Krammer (15-18 А; 19-21 УС)

22 *Pinnularia* sp. 22 (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 43

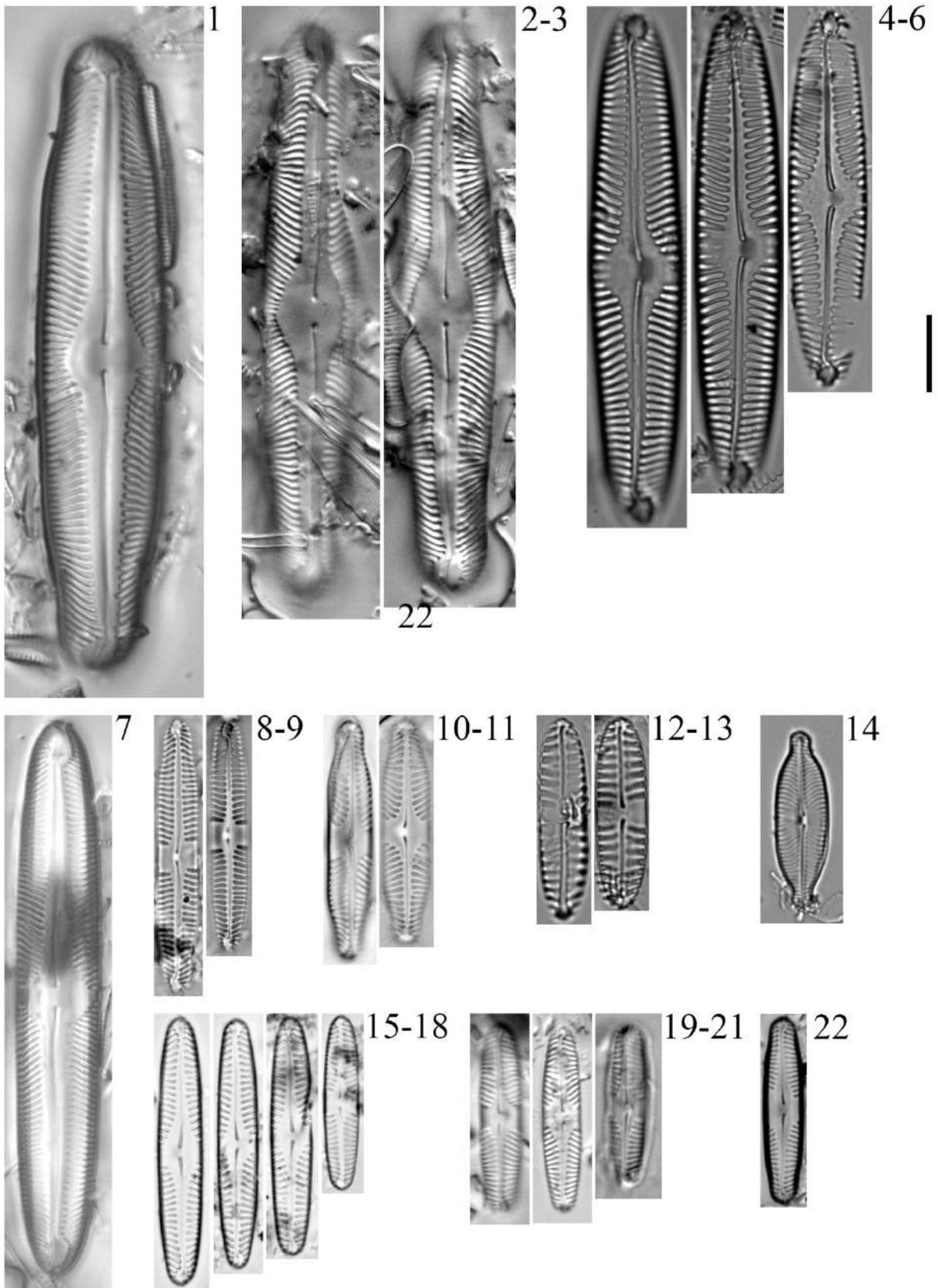


Таблица 44

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Pinnunavis elegans* (W.Smith) Okuno (К)

4-12 *Pinnularia sinistra* Krammer (4-7 У; 8-11 А; 12 УС)

13-22 *Pinnularia obscura* Krasske (13-14 Ш; 15-17 У; 18-21 А; 22 УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

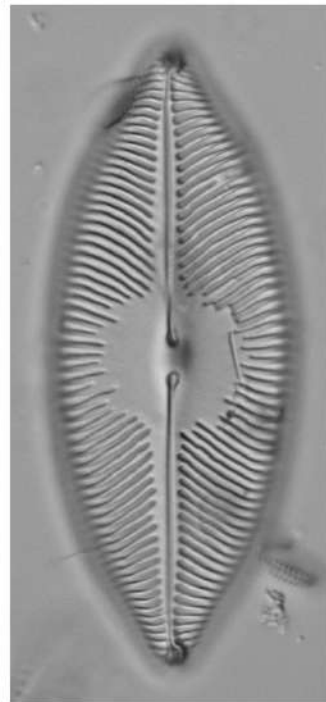
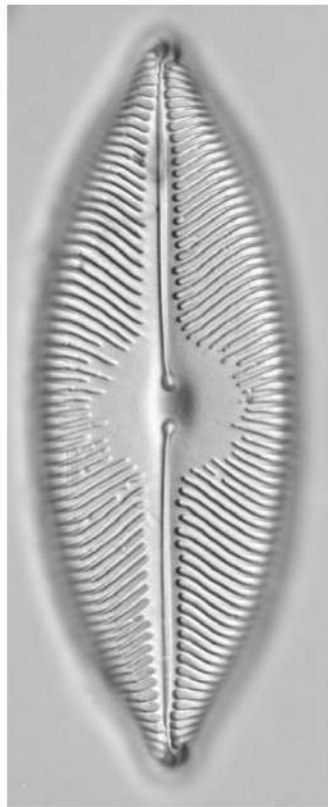
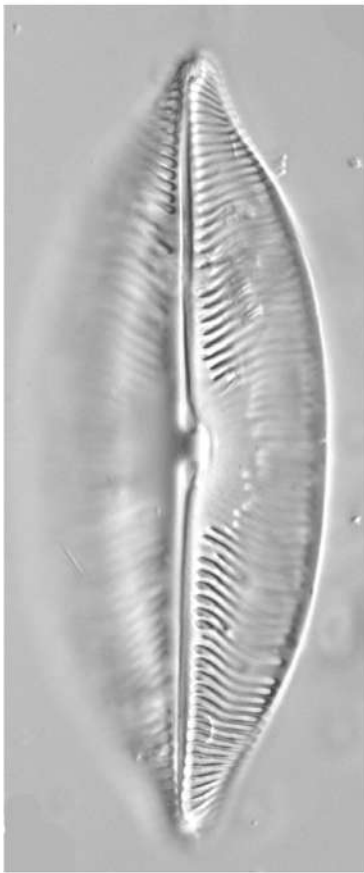
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

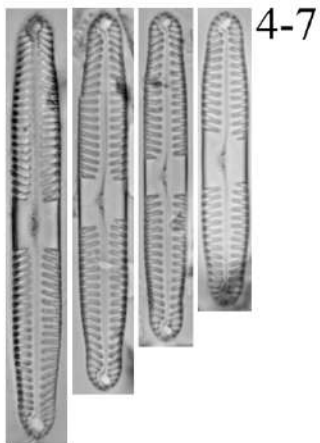
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

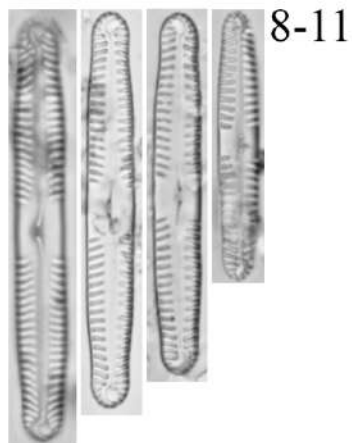
Таблица 44



1-3



4-7



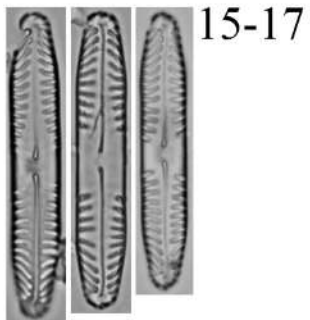
8-11



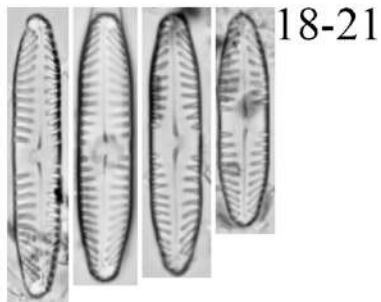
12



13-14



15-17



18-21



22

Таблица 45

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Stauroneis circumborealis* Lange-Bertalot & Krammer (УС)

2-3 *Stauroneis medioasiatica* Metzeltin, Lange-Bertalot & Soninkhishig (УС)

4 *Stauroneis amphicephala* Kützing (УС)

5 *Stauroneis livingstonii* C.W.Reimer (УС)

6 *Stauroneis* cf. *barrowiana* R.M.Patrick & Freese (К)

7-9 *Stauroneis* cf. *producta* Grunow (К)

10-11 *Stauroneis* cf. *kriegeri* R.M.Patrick (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 45

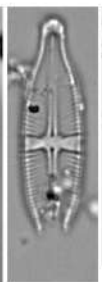
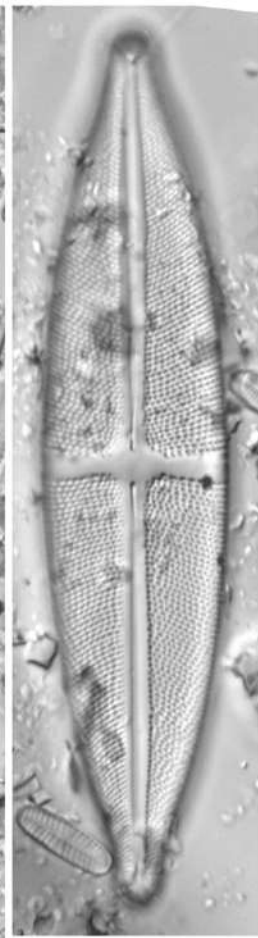
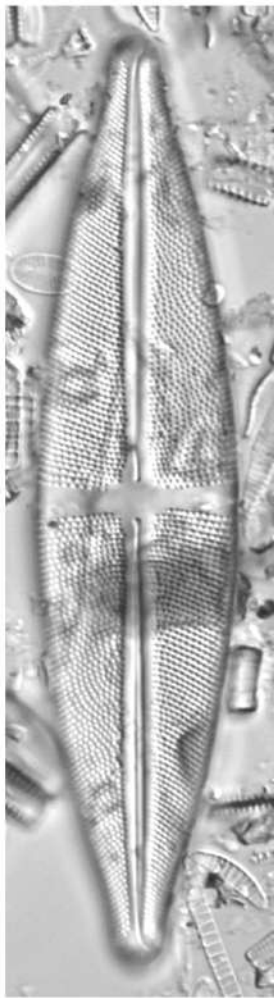


Таблица 46

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Stauroneis pergracilis* Van de Vijver & Lange-Bertalot (УС)

3 *Rexlowea navicularis* (Ehrenberg) Kociolek & E.W.Thomas (Ш)

4-5 *Stauroneis siberica* (Grunow) Lange-Bertalot & Krammer (УС)

6-7 *Stauroneis smithii* var. *incisa* Pantocsek (УС)

8 *Stauroneis smithii* Grunow (УС)

9-10 *Stauroneis* sp. (Ш)

11 *Sellaphora bacillum* (Ehrenberg) D.G.Mann (У)

12 *Sellaphora insolita* (É.Manguin ex Kociolek & B.de Reviere)
P.B.Hamilton & D.Antoniades (УС)

13-14 *Sellaphora blackfordensis* D.G.Mann & S.Droop (УС)

15-18 *Sellaphora laevissima* (Kützing) D.G.Mann (15-16 У; 17-18
УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 46

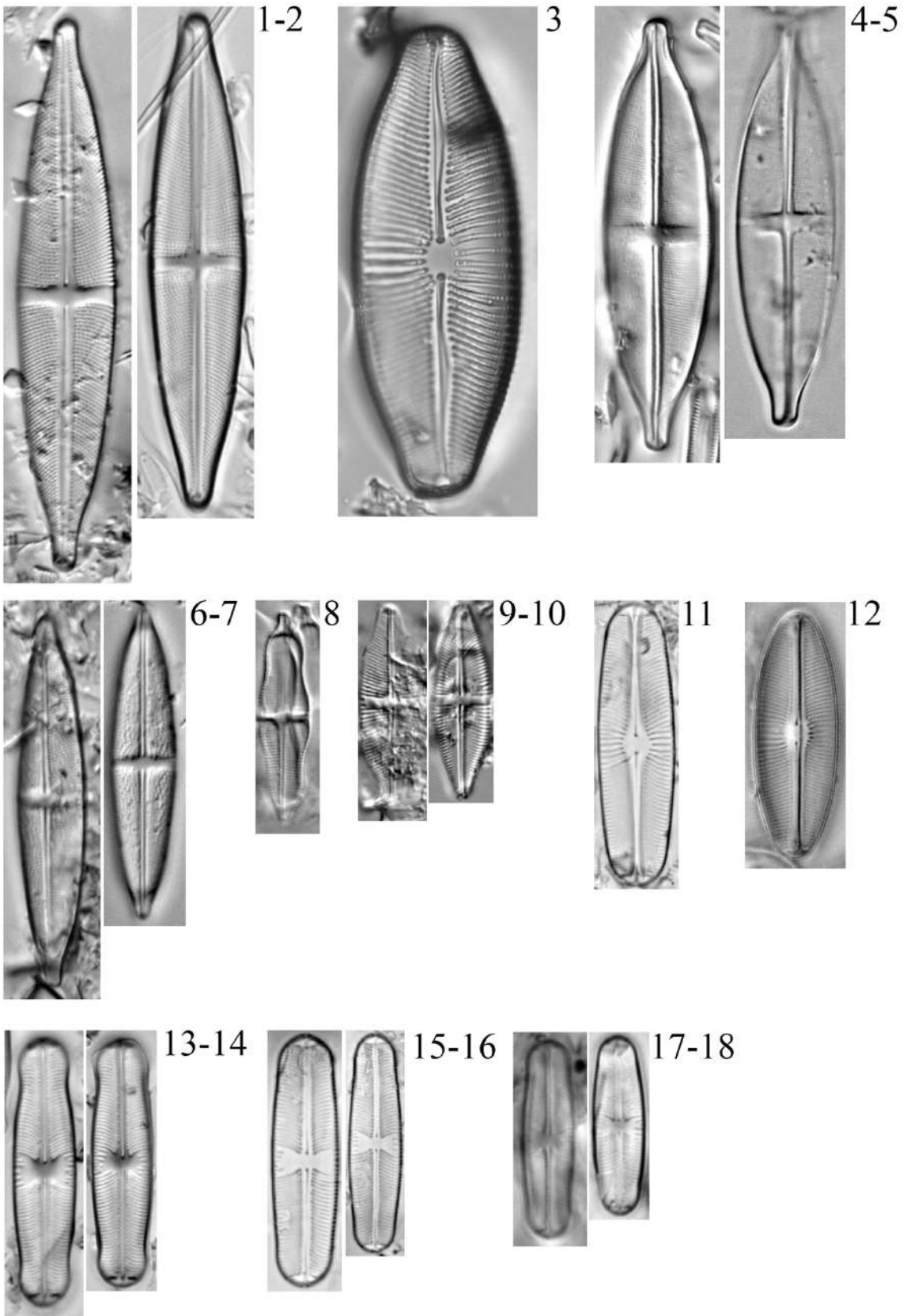


Таблица 47

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1 *Achnanthes parvula* Kützing (K),
- 2 *Achnanthes coarctata* (Brébisson ex W.Smith) Grunow (Y)
- 3-4 *Achnanthes* sp. 1 (K),
- 5 *Achnanthes pseudogroenlandica* Hendey (K)
- 6 *Achnanthes* sp.2 (K),
- 7-9 *Achnanthidium* sp. (УС)
- 10-11 *Achnanthidium kranzii* (Lange-Bertalot) Round & Bukhtiyarova (УС),
- 12-15 *Achnanthidium rosenstockii* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (12-13 Y; 14-15 УС)
- 16-22 *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki (16-18 УС; 19-22 Y),
- 23-26 *Cocconeis neothumensis* Krammer (Y)
- 27 *Cocconeis islandica* Ehrenberg (Y),
- 28 *Cocconeis thumensis* A.Mayer (УС)
- 29-30 *Cocconeis californica* Grunow (K),
- 31-35 *Cocconeis lineata* Ehrenberg (31-32 УС; 33 A; 34-35 Y)
- 36-40 *Cocconeis pseudolineata* (Geitler) Lange-Bertalot (36-38 УС; 39-40 Y)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 47

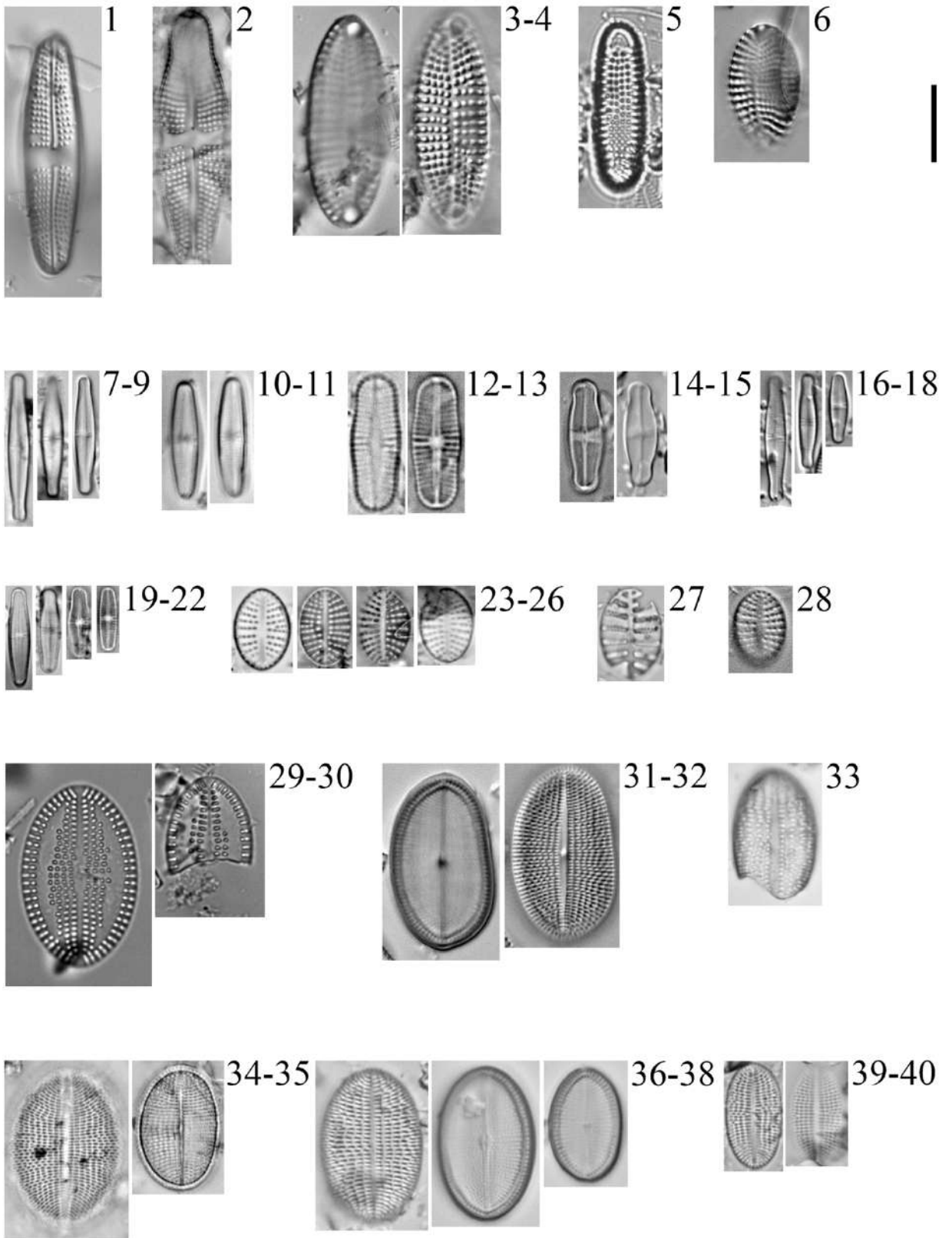


Таблица 48

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Cocconeis antiqua* Tempère & Brun (К)

2 *Cocconeis costata* var. *hexagona* Grunow (К)

3-4 *Cocconeis scutellum* Ehrenberg (3 К; 4 Ш)

5-6; 8-17 *Cocconeis placentula* Ehrenberg (5 К; 6 УС; 8-12 У; 13-17 Ш)

7 *Cocconeis costata* var. *pacifica* (Grunow) Cleve (К)

18-20 *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehrenberg) Cleve (УС)

21 *Cocconeis scutellum* var. *parva* (Grunow) Cleve (К)

22-23 *Gliwiczia calcar* (Cleve) M.Kulikowski, Lange-Bertalot & A.Witkowski (22 УС; 23 У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 48

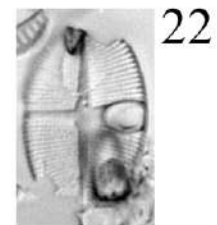
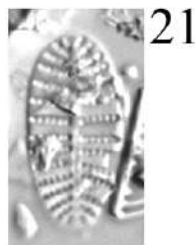
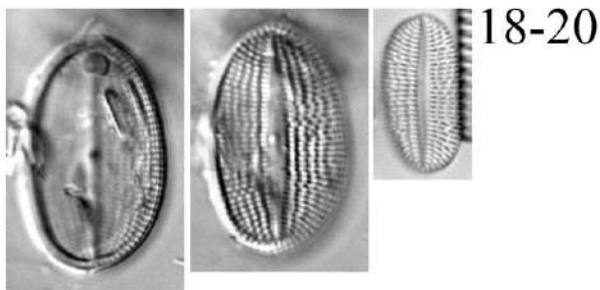
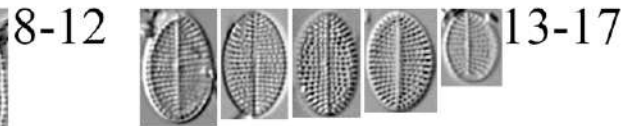
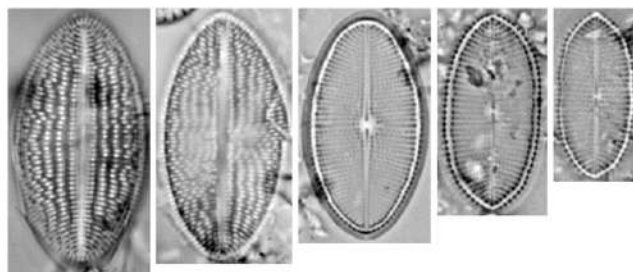
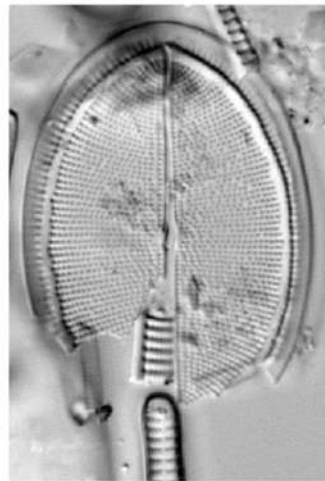
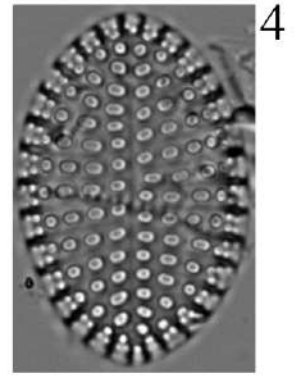
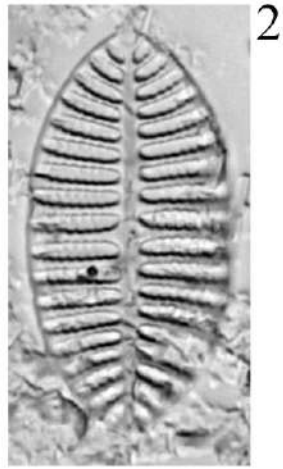
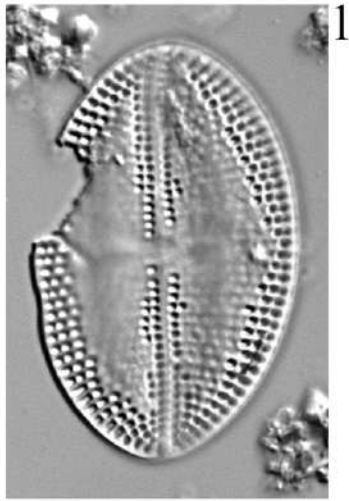


Таблица 49

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Eucocconeis americana* Enache & Potapova (УС), **2-4** *Eucocconeis alpestris* (Brun) Lange-Bertalot (2-3 УС; 4 А)

5-7 *Eucocconeis laevis* (Østrup) Lange-Bertalot (5-6 УС; 7 У), **8-10** *Eucocconeis* sp. (УС)

11-15 *Karayevia laterostrata* (Hustedt) Bukhtiyarova (УС), **16** *Lemnicola hungarica* (Grunow) Round & Basson (УС)

17-20 *Karayevia nitidiformis* (Lange-Bertalot) Bukhtiyarova (УС), **21** *Karayevia oblongella* (Østrup) Aboal (УС)

22-26 *Karayevia suchlandtii* (Hustedt) Bukhtiyarova (УС), **27-30** *Planothidium holstii* (Cleve) Lange-Bertalot (УС)

31-32 *Planothidium biporumum* (M.H.Hohn & Hellerman) Lange-Bertalot (УС), **33-34** *Platessa rupestris* (Krasske) Lange-Bertalot (УС)

35-38 *Planothidium amphibium* C.E.Wetzel, L.Ector & L.Pfister (УС), **39-42** *Planothidium* sp. (К)

43-44 *Platessa lutheri* (Hustedt) Potapova (Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 49

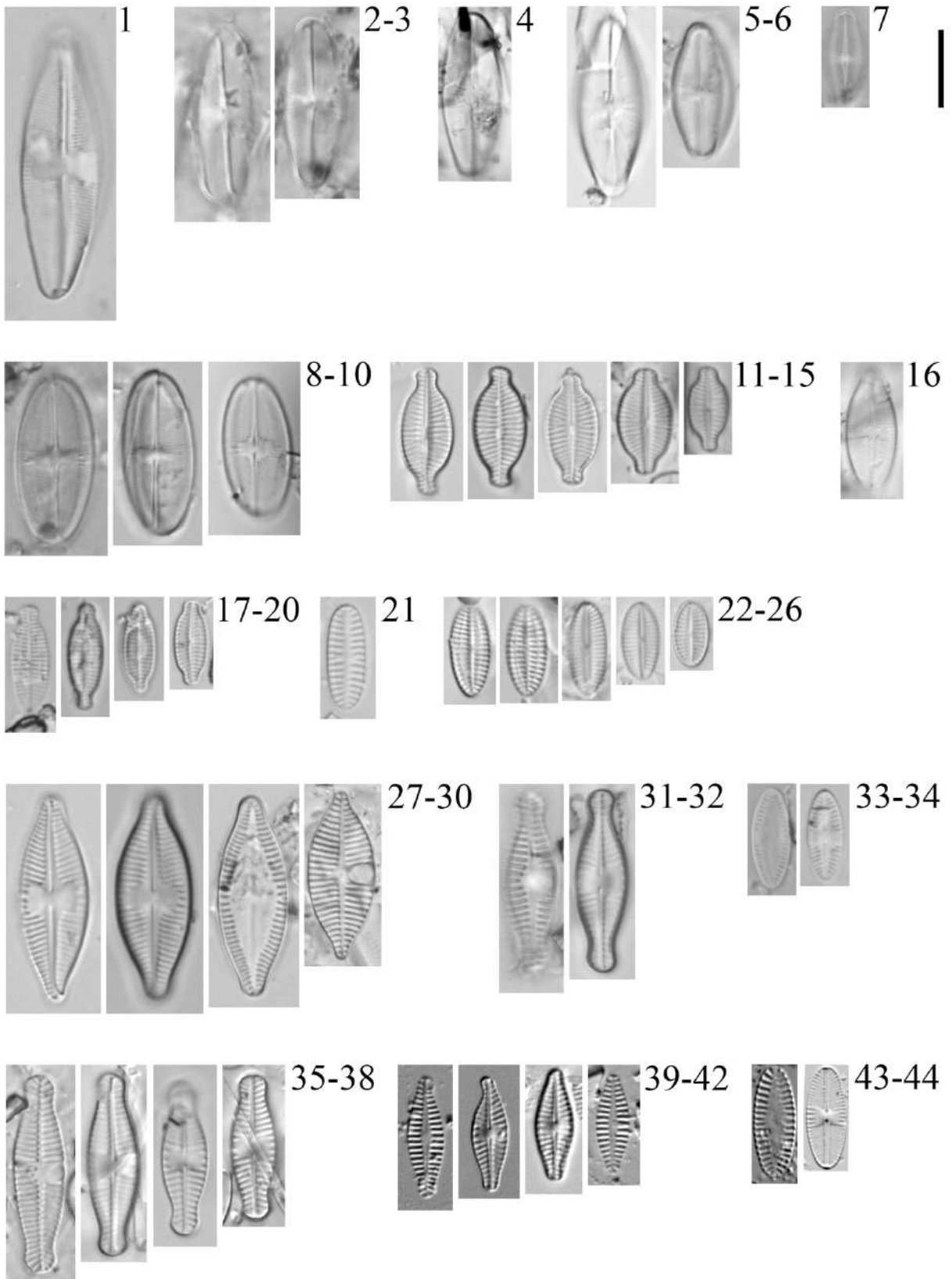


Таблица 50

Масштабный отрезок = 10 мкм.

- 1-11** *Planothidium frequentissimum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (1-5 УС; 6 А; 7-8 Ш; 9-11 У),
12-15 *Psammothidium helveticum* (Hustedt) Bukhtiyarova & Round (УС)
16-20 *Psammothidium acidoclinatum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (УС),
21-22 *Psammothidium levanderi* (Hustedt) Bukhtiyarova & Round (А)
23-28 *Psammothidium daonense* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (23-25 У; 26-28 УС),
29-31 *Psammothidium ventrale* (Krasske) Bukhtiyarova & Round (УС)
32-33 *Psammothidium* sp. 3 (УС),
34-36 *Psammothidium* sp. 2 (УС)
37-40; 49-51 *Psammothidium didymum* (Hustedt) Bukhtiyarova & Round (37-40 У; 49-51 УС)
41-48 *Rossithidium nodosum* (Cleve) Aboal (41 У; 42-48 УС)
52-55; 61-64 *Rossithidium pusillum* (Grunow) Round & Bukhtiyarova (52-55 У; 61-64 УС)
56-58 *Trifonovia nathorstii* (J.Brun) Kulikovskiy & Lange-Bertalot (К),
59-60 *Skabitschewskia peragalloi* (Brun & Héribaud) Kuliskovskiy & Lange-Bertalot (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 50

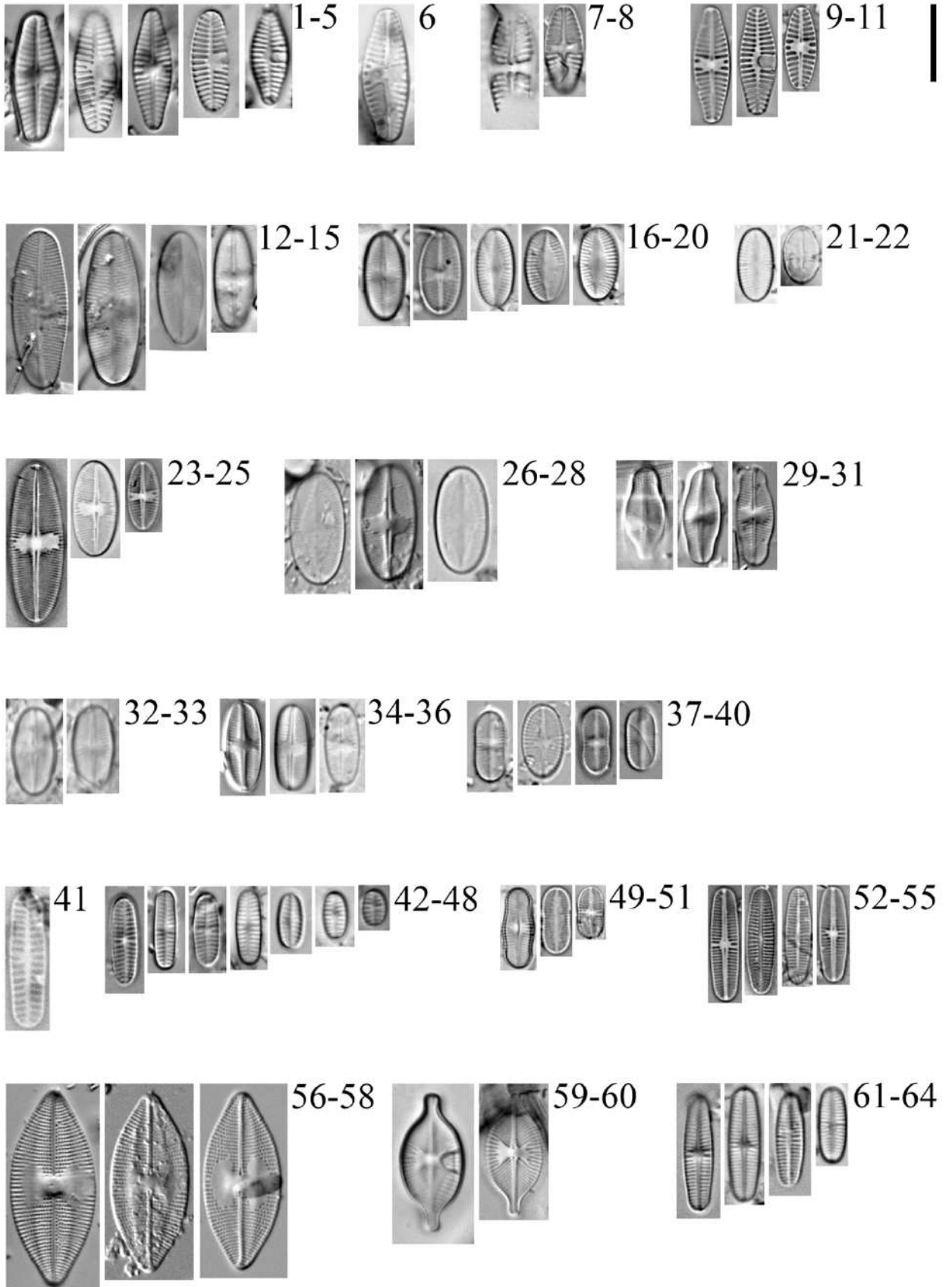


Таблица 51

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-7 *Skabitschewskia oestrupii* (A.Cleve) Kuliskovskiy & Lange-Bertalot (1-4 УС; 5-7 У)

8 *Amphora indistincta* Levkov (УС)

9-11 *Amphora ovalis* (Kützing) Kützing (УС)

12-15 *Amphora copulata* (Kützing) Schoeman & R.E.M.Archibald (12-14 УС; 15 У)

16 *Amphora* sp. (Ш)

17-20 *Amphora indistincta* Levkov (17-19 УС; 20 У)

21-23 *Halamphora kevei* Levkov (К)

24-28 *Reimeria sinuata* (W.Gregory) Kociolek & Stoermer (24-26 УС; 27-28 А; 29-30 У)

29-30 *Reimeria ovata* (Hustedt) Levkov & Ector(У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 51

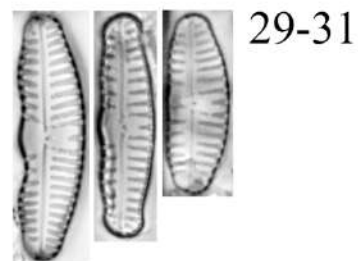
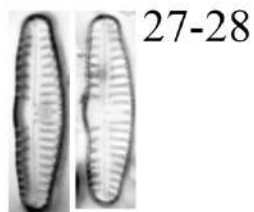
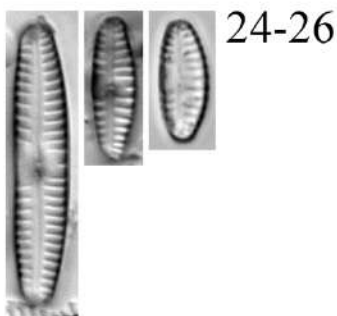
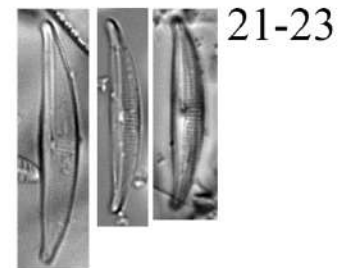
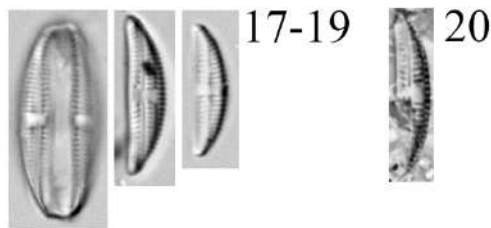
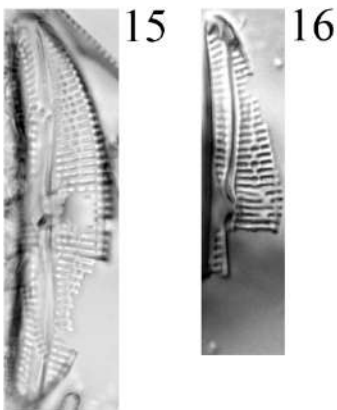
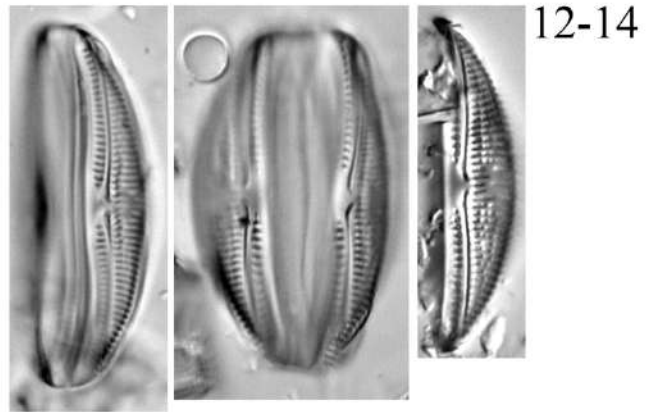
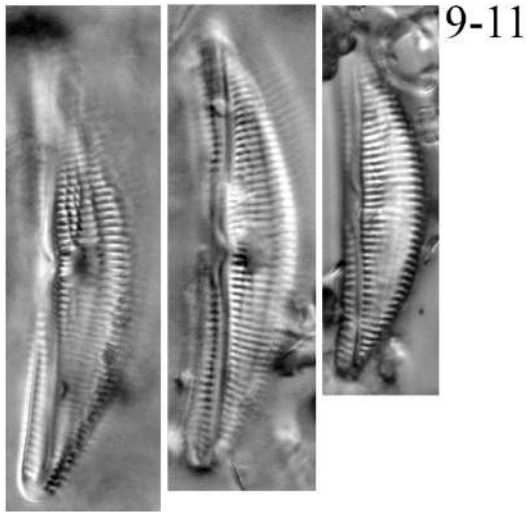
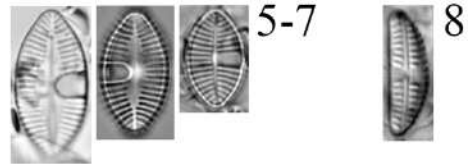
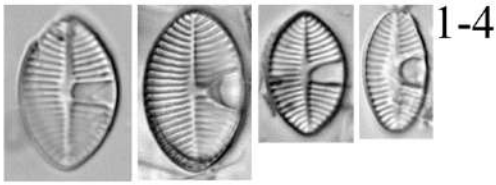


Таблица 52

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Symbella neocistula* var. *islandica* Krammer (УС)

2-5; 7-9 *Symbella neocistula* Krammer (2-5 У; 7-9 УС)

6 *Symbella mexicana* (Ehrenberg) Cleve (Ш)

10-12 *Symbella blinnii* Bahls (УС)

13 *Symbella neoleptoceros* Krammer (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

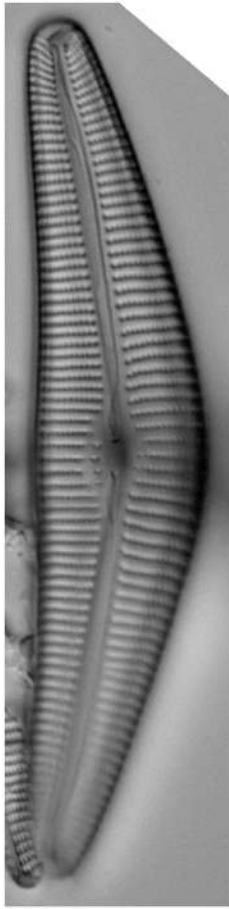
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

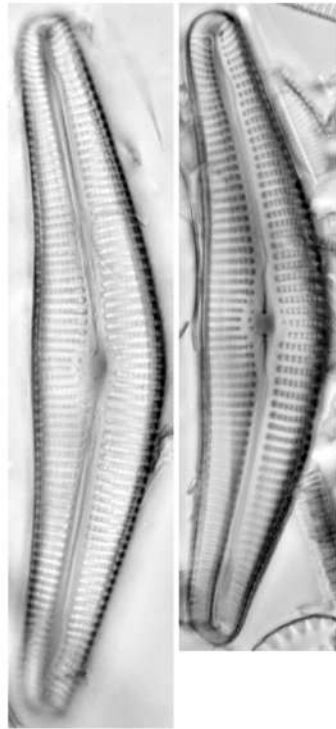
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

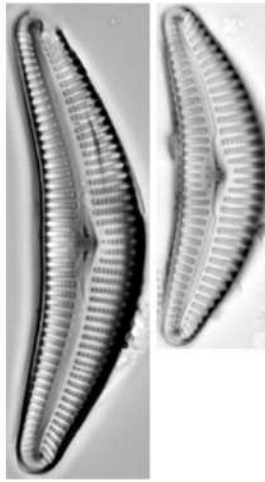
Таблица 52



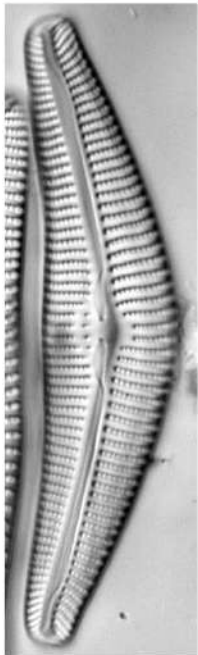
1



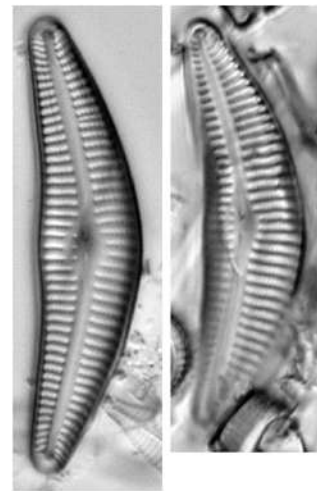
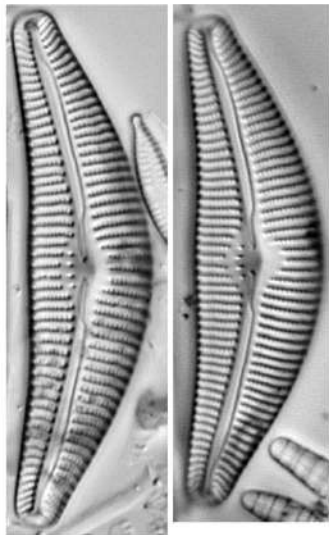
2-5



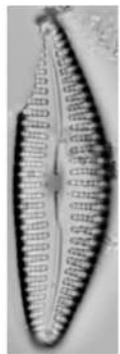
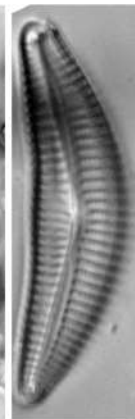
6



7-9



10-12



13

Таблица 53

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Cymbella* sp. 2 (У)

2 *Cymbella proxima* Reimer (УС)

3-6 *Cymbopleura metzeltinii* Krammer (3 У; 4-6 УС)

7 *Cymbella* sp. 4 (УС)

8 *Cymbopleura anglica* (Lagerstedt) Krammer (У)

9-12 *Cymbopleura naviculiformis* (Auerswald ex Heiberg) Krammer (УС)

13-14 *Cymbopleura elliptica* Krammer (У)

15 *Cymbopleura* sp.1 (Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 53

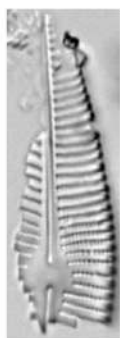
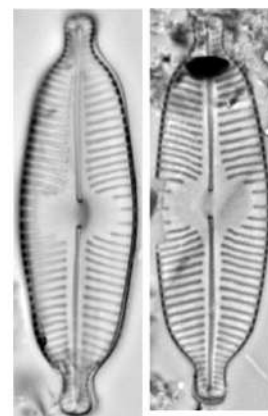
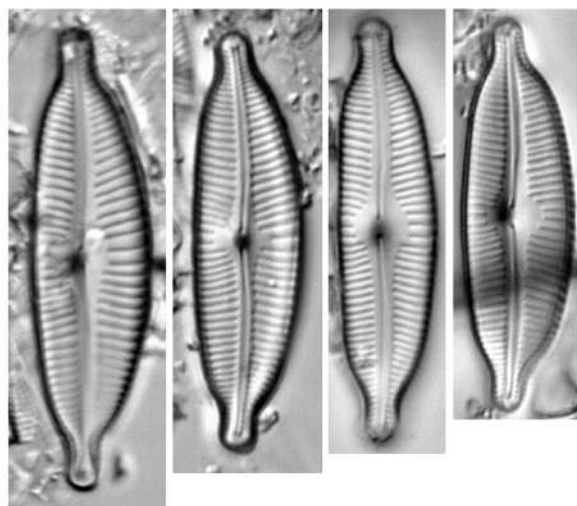
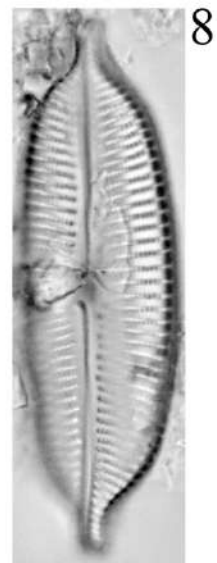
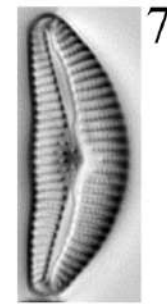
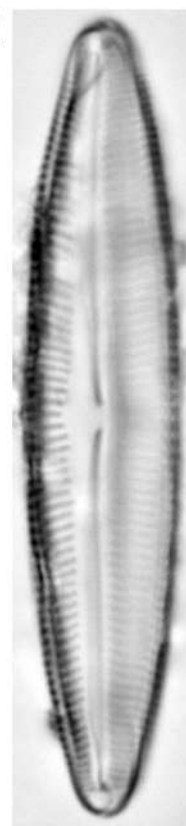
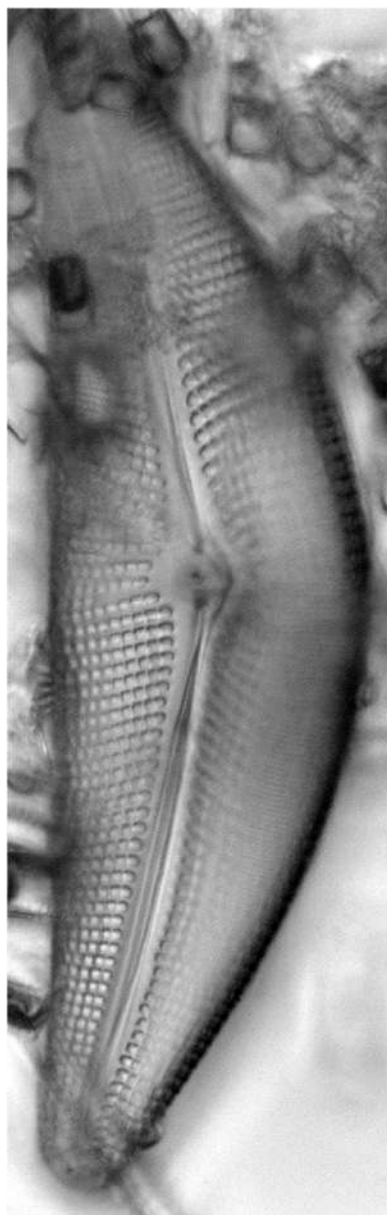


Таблица 54

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Symbopleura subrostrata* (Cleve) Krammer (УС)

2-4 *Symbopleura tynni* (Krammer) Krammer (УС)

5 *Encyonema hebridicum* (УС)

6-12 *Encyonema pergracile* Krammer (6-9 УС; 10-12 У)

13-14 *Symbopleura* sp. 2 (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

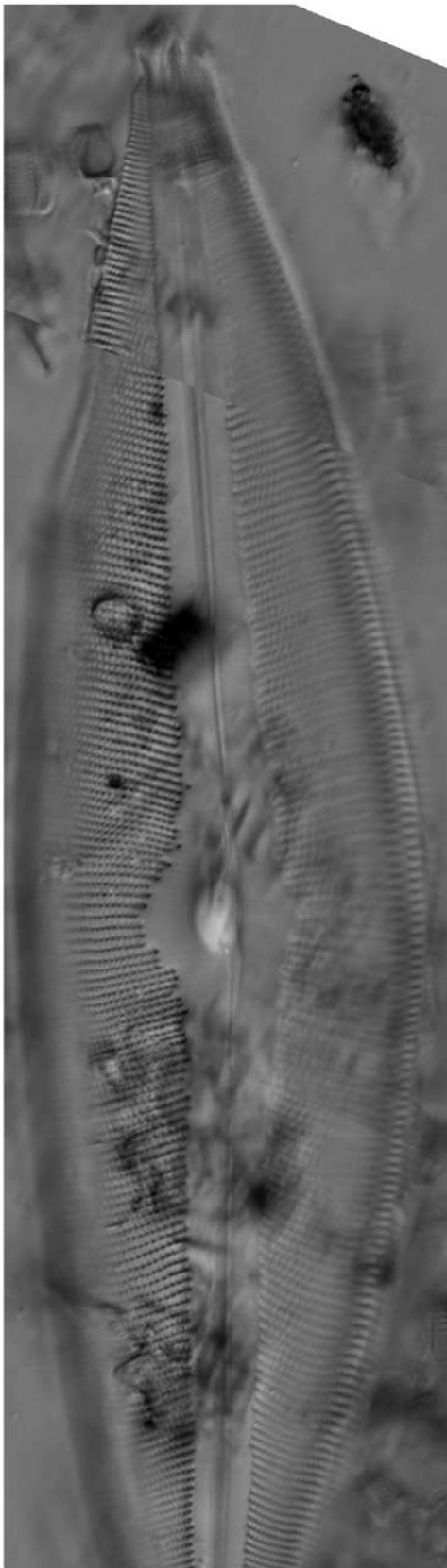
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

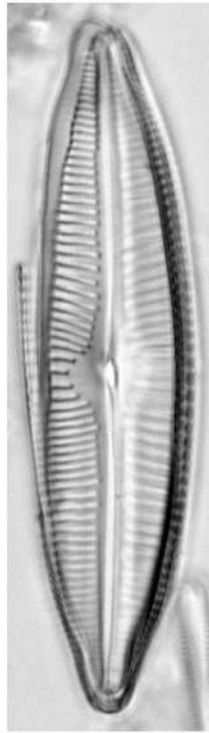
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

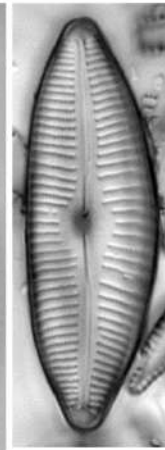
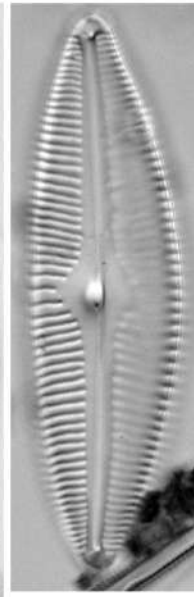
Таблица 54



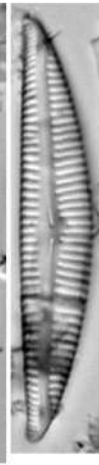
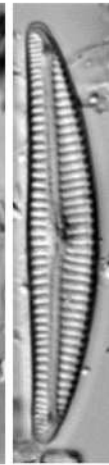
1



2-4



5



6-9



10-12



13-14

Таблица 55

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Encyonema* cf. *subelginense* Krammer (УС)

4-10 *Encyonema gaeumannii* (F.Meister) Krammer (4-7 УС; 8-10 У)

11-13 *Encyonema montanum* Bahls (УС)

14-17 *Encyonema brevicapitatum* Krammer (УС)

18-20 *Encyonema rostratum* Krammer (УС)

21-27 *Encyonema minutum* (Hilse) D.G.Mann (21-24 УС; 25-27 Ш)

28-30 *Encyonema obscuriforme* Krammer (У)

31-35 *Encyonema neogracile* Krammer (У)

36-37 *Encyonema procerum* Krammer (УС)

38-47 *Encyonema silesiacum* (Bleisch) D.G.Mann (38-40 У; 41-43 Ш; 44 А; 45-47 УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 55

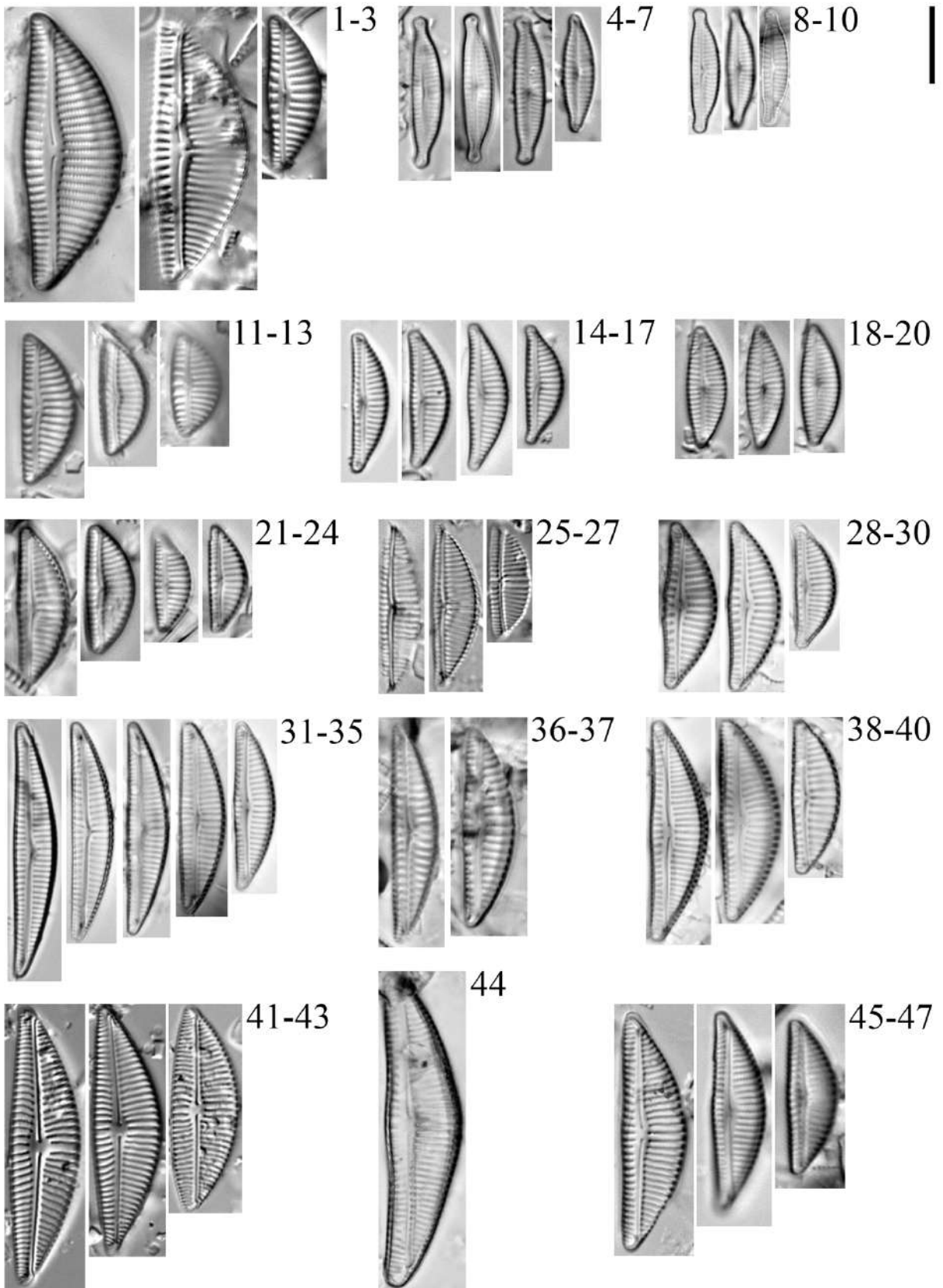


Таблица 56

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-4 *Encyonema yellowstonianum* Krammer (1-2 УС; 3-4 У)

5-6 *Encyonema* sp. 3 (А)

7 *Encyonema ventricosum* (C.Agardh) Grunow (А)

8 *Encyonema* sp. 2 (У)

9 *Encyonema* sp. 8 (У)

10-12 *Encyonema* sp. 7 (У)

13 *Encyonema* sp. 9 (У)

14-16 *Encyonema* sp. 1 (Ш)

17 *Gomphoneis eriensis* (Grunow) Skvortzov & K.I.Meyer (У)

18 *Encyonema* sp. 5 (У)

19-21 *Encyonema* sp. 4 (А)

22-23 *Encyonema* sp. 6 (А)

24 *Encyonema* sp. 10 (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 56

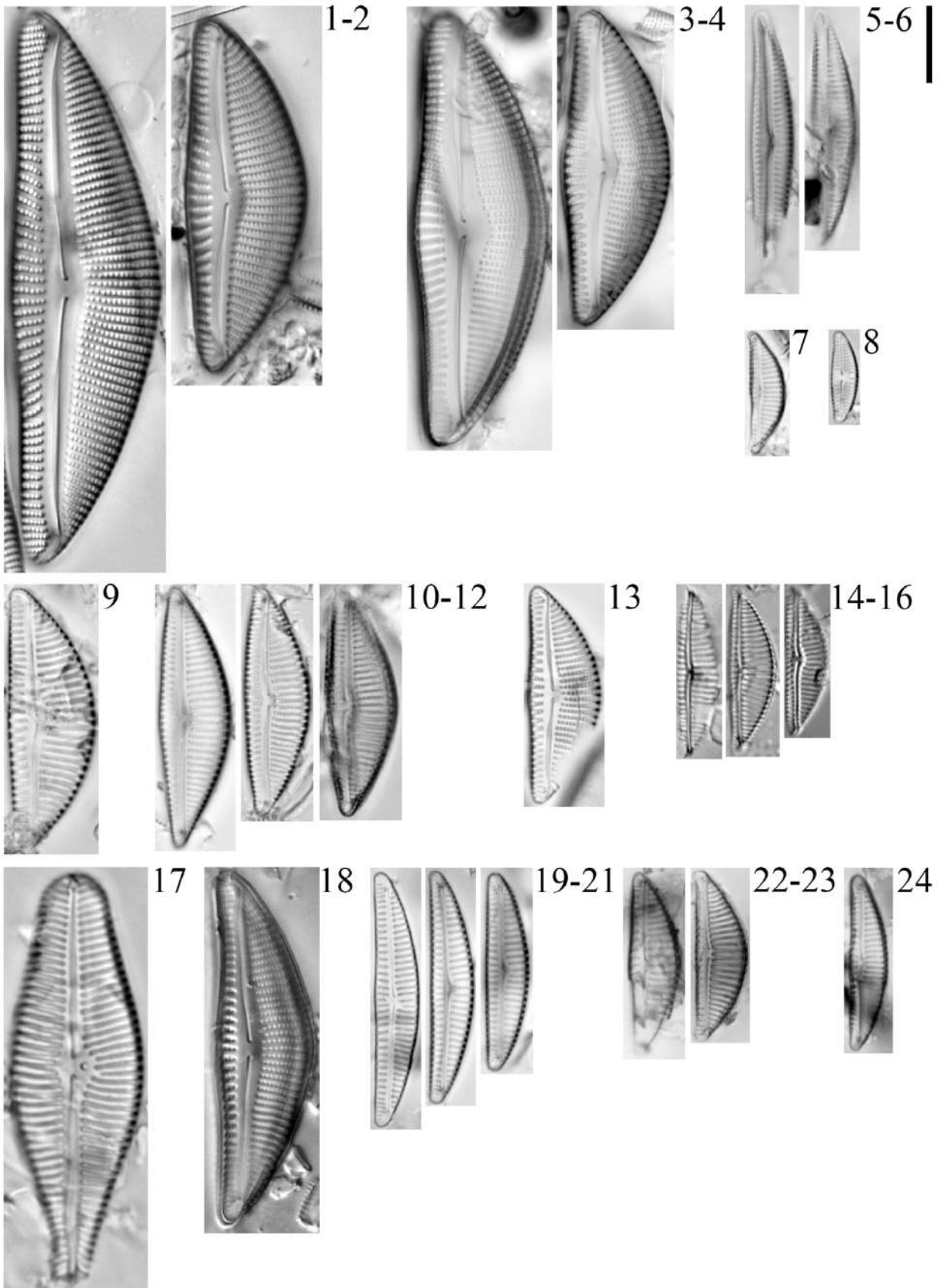


Таблица 57

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Encyonema* sp. 12 (УС), **3-5** *Encyonema* sp. 11 (УС)

6-7 *Encyonopsis cesatiformis* Krammer (У)

8 *Encyonopsis montana* Bahls (УС)

9-13 *Encyonopsis cesatii* (Rabenhorst) Krammer (УС)

14 *Pseudogomphonema kamtschaticum* (Grunow) Medlin (К)

15 *Gomphoneis* sp. (А), **16** *Gomphosinica* sp. (А)

17-21 *Encyonopsis subminuta* Krammer & E.Reichardt (У)

22 *Gomphonema laticollum* Reinhardt (У)

23 *Gomphonema lagerheimii* Cleve (У)

24 *Gomphonema* cf. *paracapitatum* Kulikovskiy, Kociolek & Solak (У)

25-28 *Gomphonema utae* Lange-Bertalot & E.Reichardt (У)

29 *Gomphonema pygmaeum* J.Kociolek & E.Stoermer (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 57

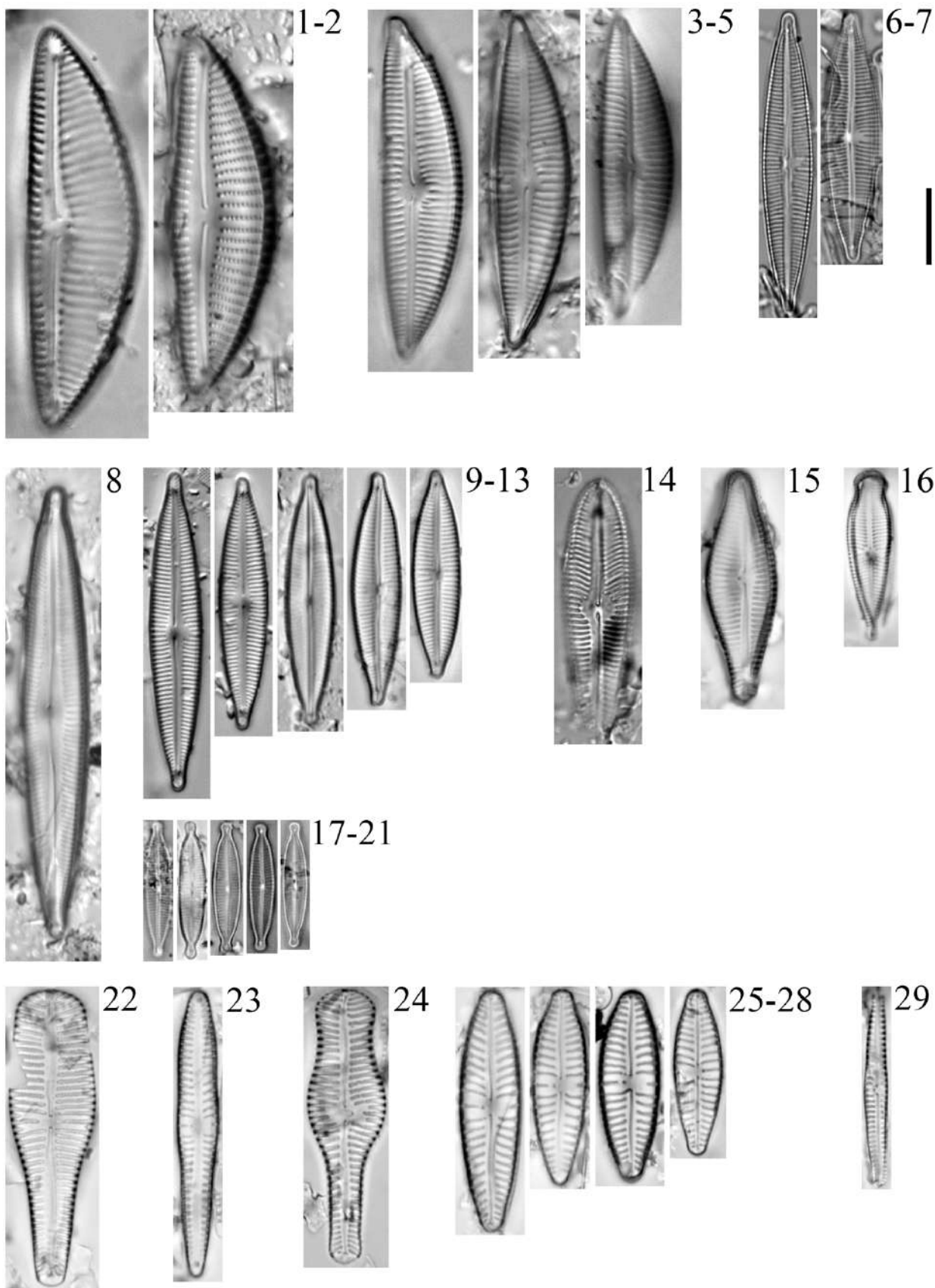


Таблица 58

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-3 *Gomphonema coronatum* Ehrenberg (У)

4-7 *Gomphonema gracile* Ehrenberg (У)

8-9 *Gomphonema reichardtii* Lange-Bertalot (УС)

10; 19-22 *Gomphonema exilissimum* (Grunow) Lange-Bertalot & E.Reichardt (10 А; 19-22 УС)

11-12 *Gomphonema duplipunctatum* Lange-Bertalot & E.Reichardt (У)

13-15 *Gomphonema brebissonii* Kützing (13 УС; 14-15 У)

16-18 *Gomphonema olivaceoides* var. *densestriatum* Foged (У)

23-25 *Gomphonema parvulum* var. *exilissimum* Grunow (УС)

26-28 *Gomphonema* sp. 3 (У)

29-32 *Gomphonema* sp. 1 (У)

33 *Gomphonema* sp. 2 (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 58

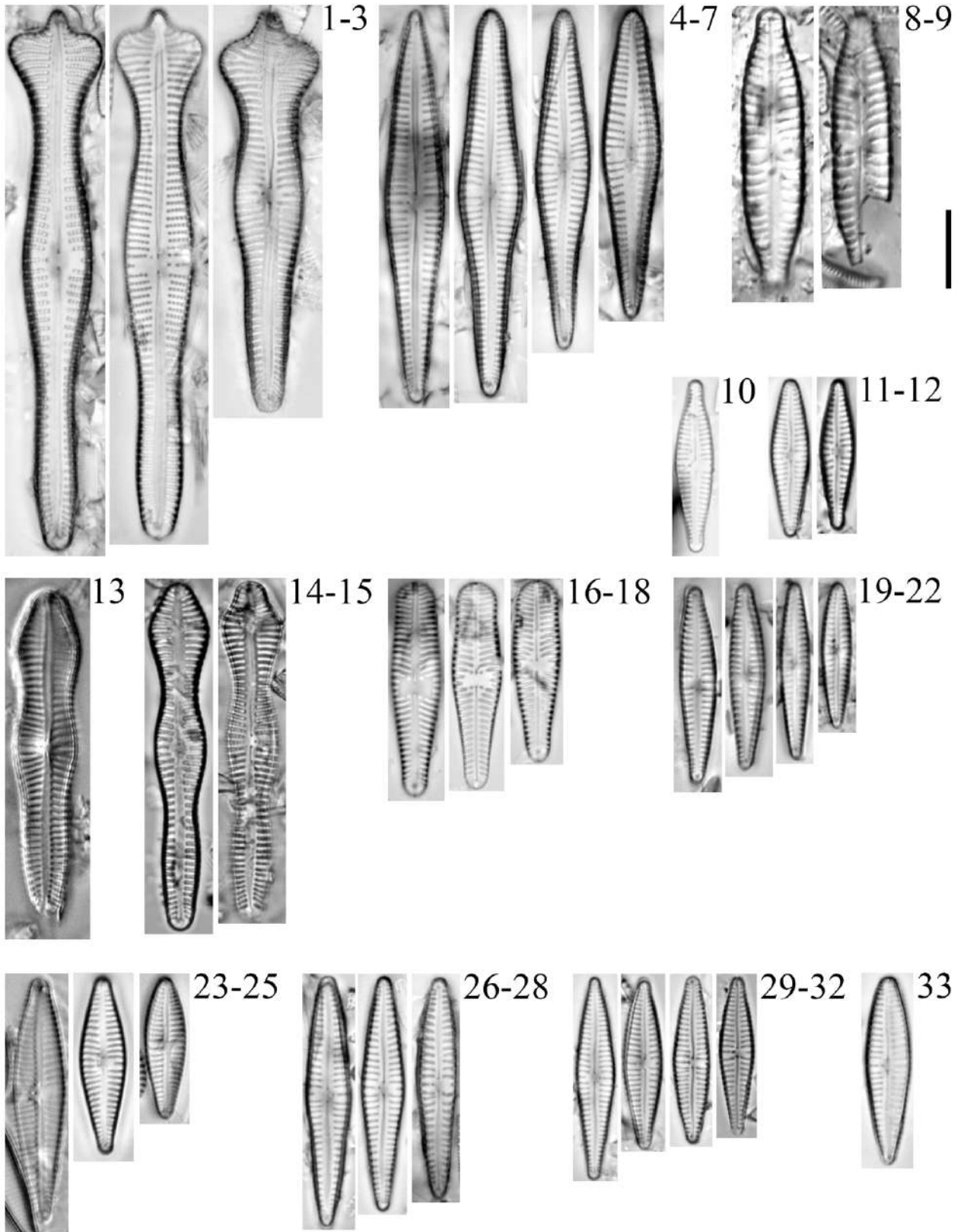


Таблица 59

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Gomphonema* sp. 7 (У)

2 *Gomphonema* sp. 8 (У)

3 *Gomphonema* sp. 9 (У)

4-5 *Gomphonema* sp. 4 (У)

6-8 *Gomphonema* sp. 6 (У)

9-10 *Gomphonema* sp. 5 (У)

11-14 *Gomphonema* sp. 11 (У)

15-17 *Gomphonema* sp. 12 (УС)

18 *Gomphonema* sp. 10 (А)

19-21 *Gomphonema* sp. 14 (УС)

22-23 *Gomphonema* sp. 15 (УС)

24-27 *Gomphonema* sp. 13 (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 59

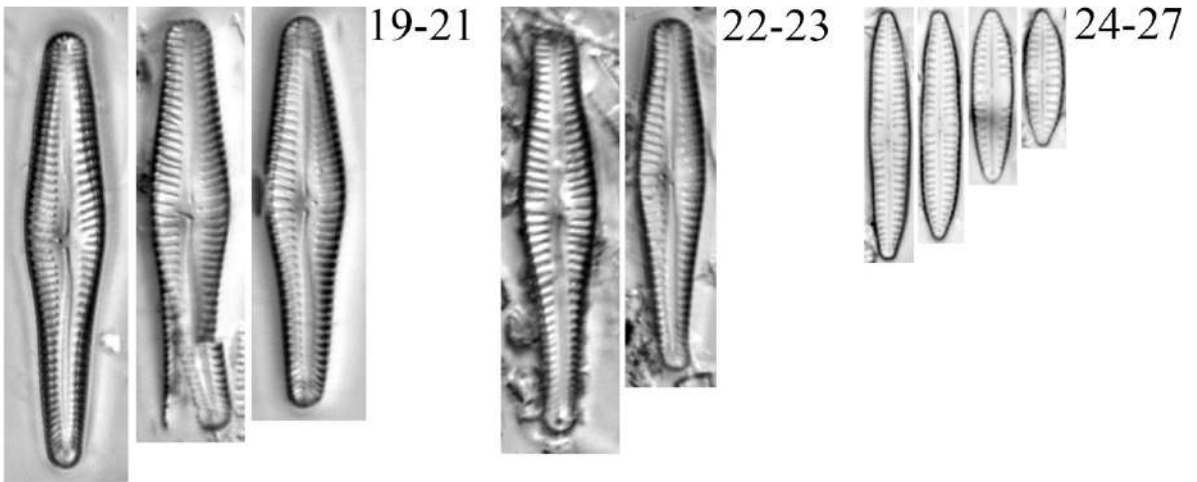
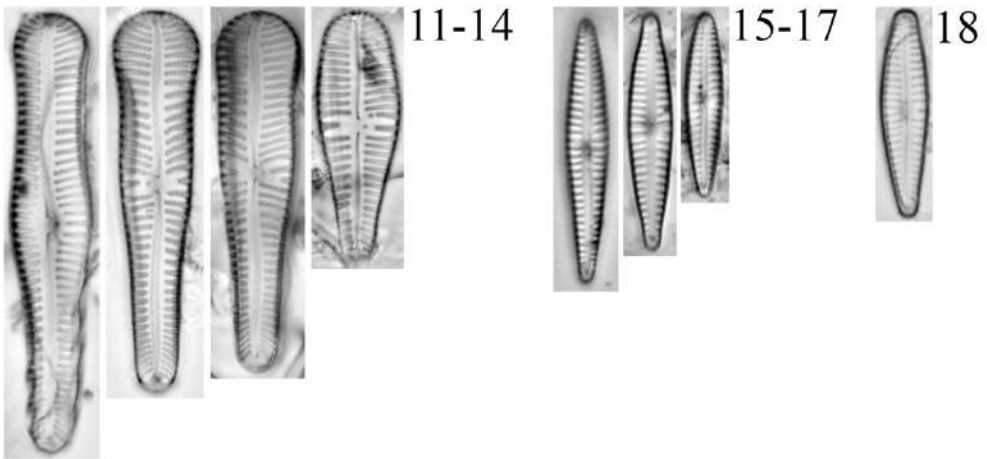
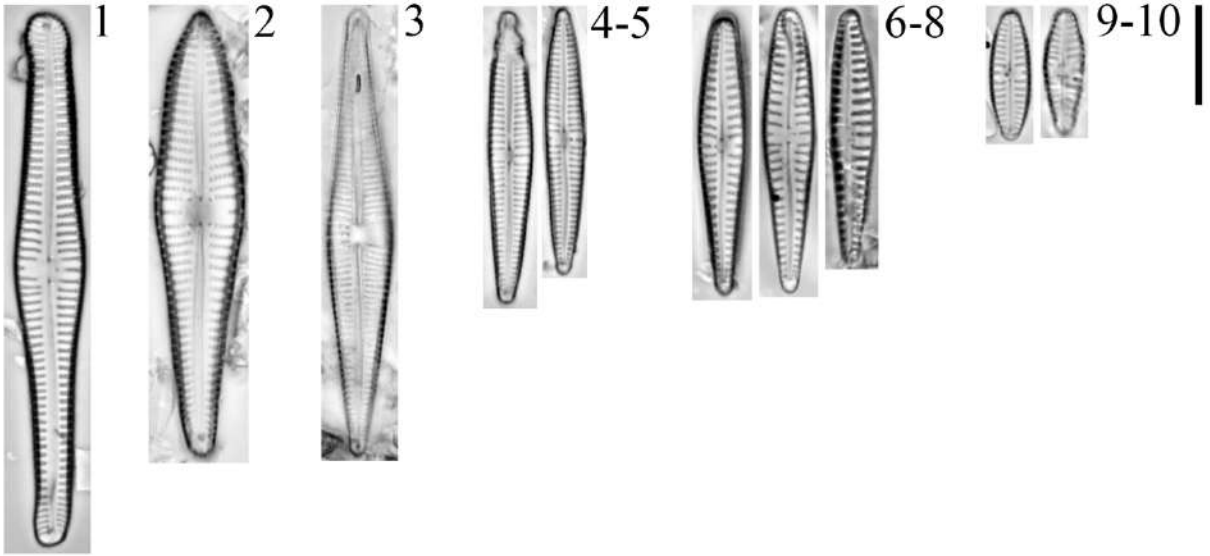


Таблица 61

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1-2 *Epithemia turgida* (Ehrenberg) Kützing (1 УС; 2 А)

3 *Epithemia amphicephala* (Østrup) Kobayasi & Kobayashi (А)

4 *Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O.Müller (У)

5 *Rhopalodia rupestris* (W.Smith) Krammer (УС)

6-10 *Epithemia sorex* Kützing (6 УС; 7-9 У; 10 Ш)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 61

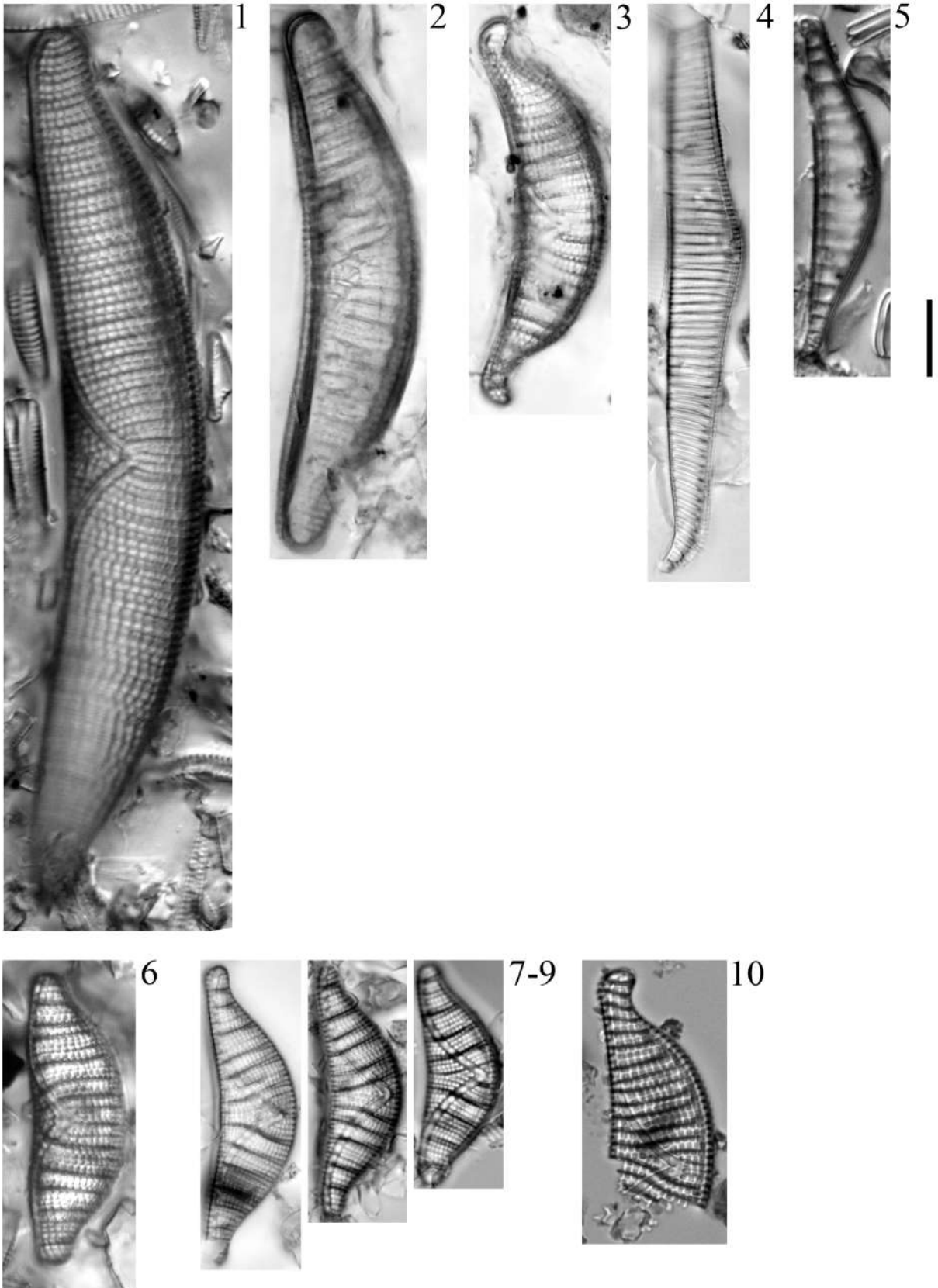


Таблица 62

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Hantzschia* cf. *calcifuga* E.Reichardt & Lange-Bertalot (У), **2-3**
Hantzschia sp. 1 (У)

4 *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow (К), **5** *Hantzschia* sp. 2
(У)

6-9 *Denticula kuetzingii* Grunow (У)

10-14 *Nitzschia angusteforaminata* Lange-Bertalot (У)

15-18 *Nitzschia alpina* Hustedt (15-16 УС; 17-18 А)

19-32 *Nitzschia acidoclinata* Lange-Bertalot (19-22 А; 23-25 УС;
26-28 У; 29-32 К)

33 *Nitzschia valdestriata* Aleem & Hustedt (УС)

34 *Nitzschia amphibia* Grunow (У)

35-36 *Nitzschia brevissima* Grunow (К)

37-40 *Nitzschia palea* (Kützing) W.Smith (УС)

41-44 *Nitzschia bryophila* (Hustedt) Hustedt (У)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 62

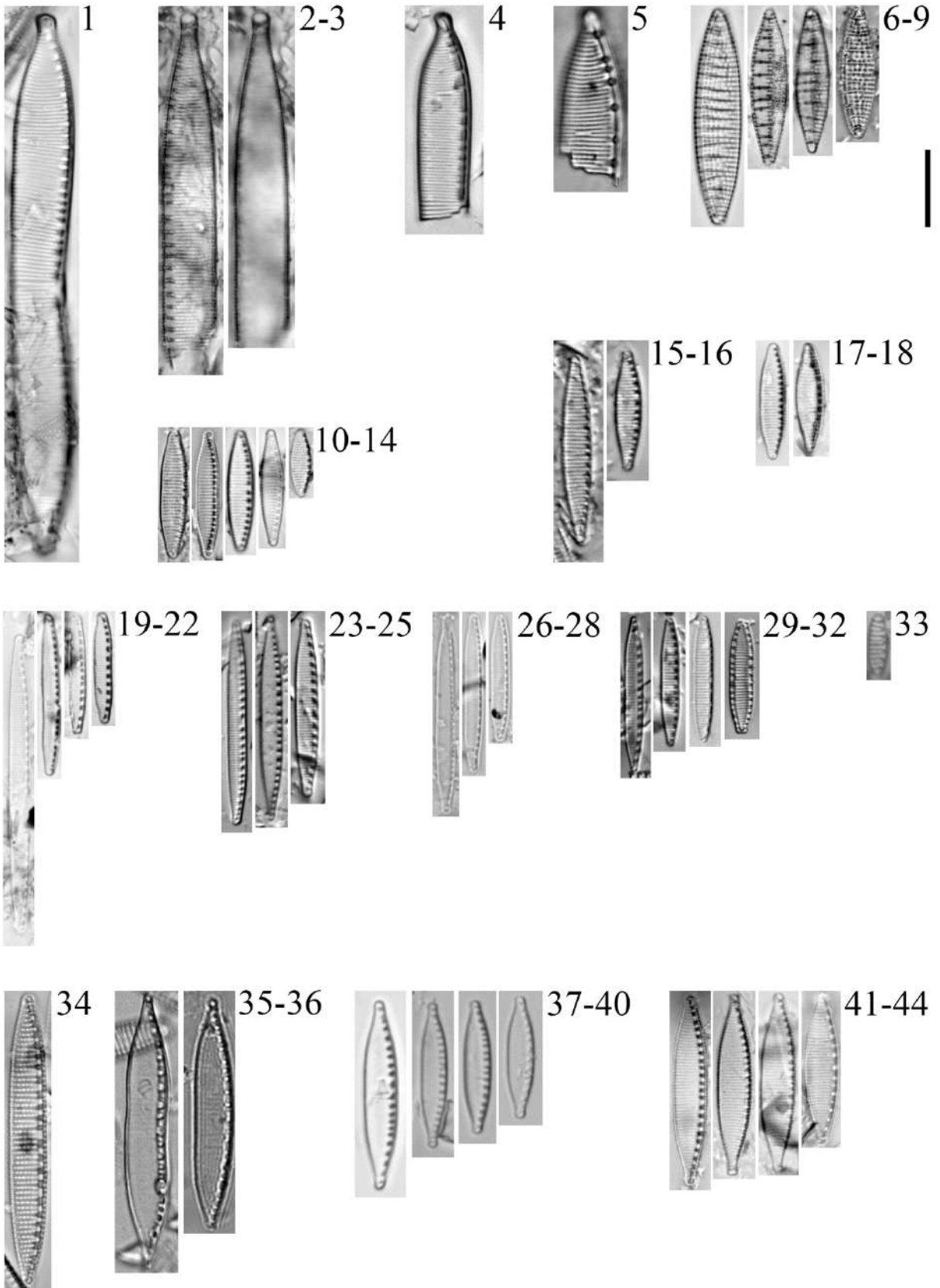


Таблица 63

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Nitzshia vermicularis* (Kützing) Hantzsch (УС)

2 *Tryblionella acuta* (Cleve) D.G.Mann (УС)

3 *Nitzschia intermedia* Hantzsch ex Cleve & Grunow (УС)

4 *Nitzschia nana* Grunow (К)

5-8 *Nitzschia tubicola* Grunow (К)

9 *Nitzschia paleacea* (Grunow) Grunow (А)

10-12 *Tryblionella debilis* Arnott ex O'Meara (К)

13 *Nitzschia fossilis* (Grunow) Grunow (УС)

14-16 *Tryblionella angustata* W.Smith (УС)

17-18 *Nitzschia fonticoloides* Sovereign (УС)

19-26 *Nitzschia perminuta* Grunow (19-22 УС; 23-26 А)

27-29 *Nitzschia velazqueziana* Hamsher, Kopalová, Kociolek, Zidarova & Van de Vijver (К), **30** *Nitzschia suchlandtii* Hustedt (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 63

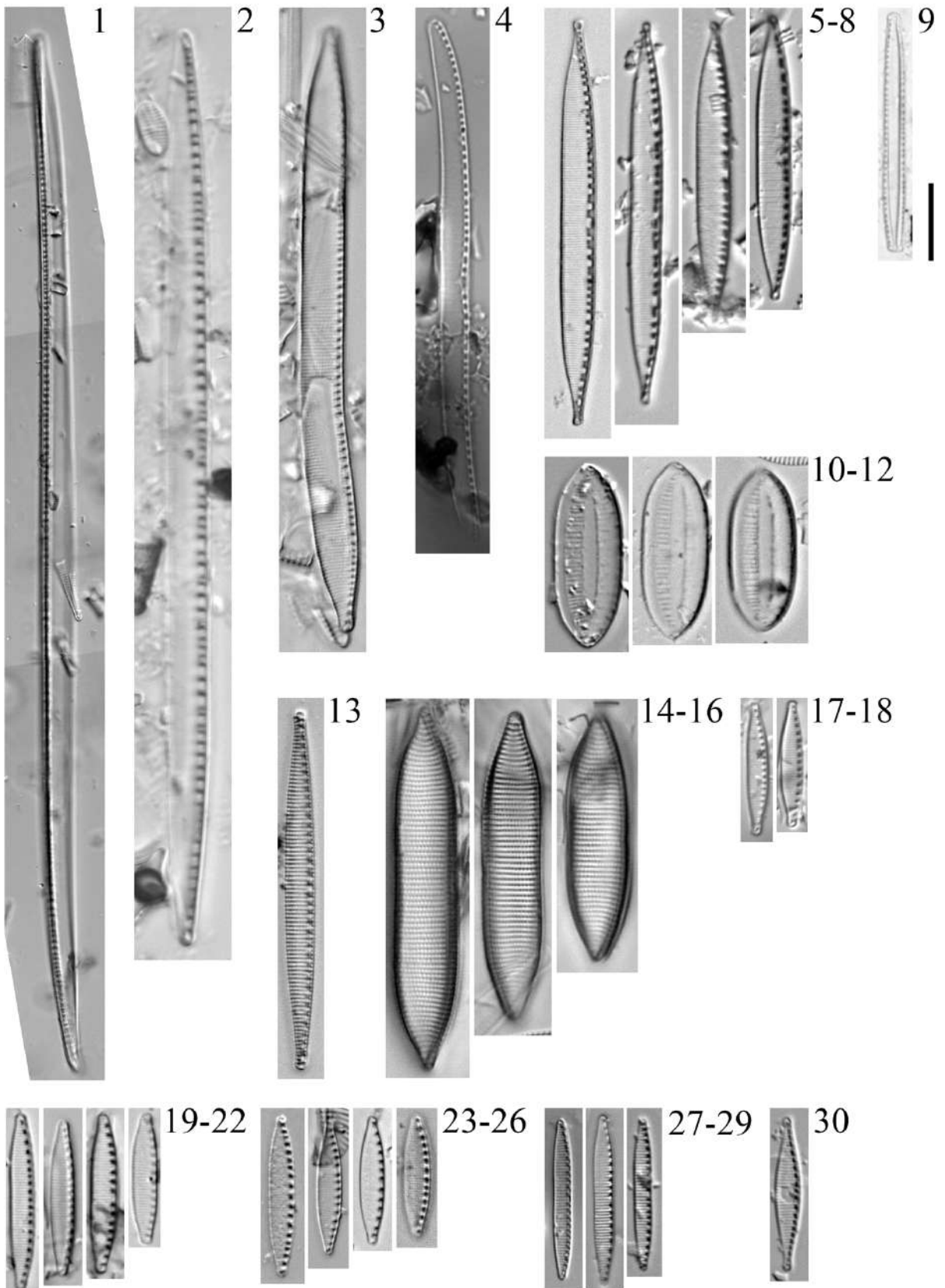


Таблица 64

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Nitzschia* sp. 3 (У), **2** *Nitzschia* sp. 4 (У)

3-5 *Nitzschia* sp. 7 (УС), **6-8** *Nitzschia* sp. 8 (УС)

9-10 *Nitzschia* sp. 6 (У), **11** *Nitzschia* sp. 2 (А)

12-13 *Nitzschia* sp. 5 (У), **14-15** *Nitzschia* sp. 9 (УС)

16-20 *Iconella amphioxys* (W.Smith) D.Kapustin & O.Kryvosheia
(16-17 К; 18-20 УС)

21 *Iconella linearis* (W.Smith) Ruck & Nakov (УС)

22-23 *Surirella arctica* (R.M.Patrick & Freese) Veselá & Potapova
(УС)

24 *Iconella delicatissima* (F.W.Lewis) Ruck & Nakov (УС)

25-26 *Surirella roba* Leclercq (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 64

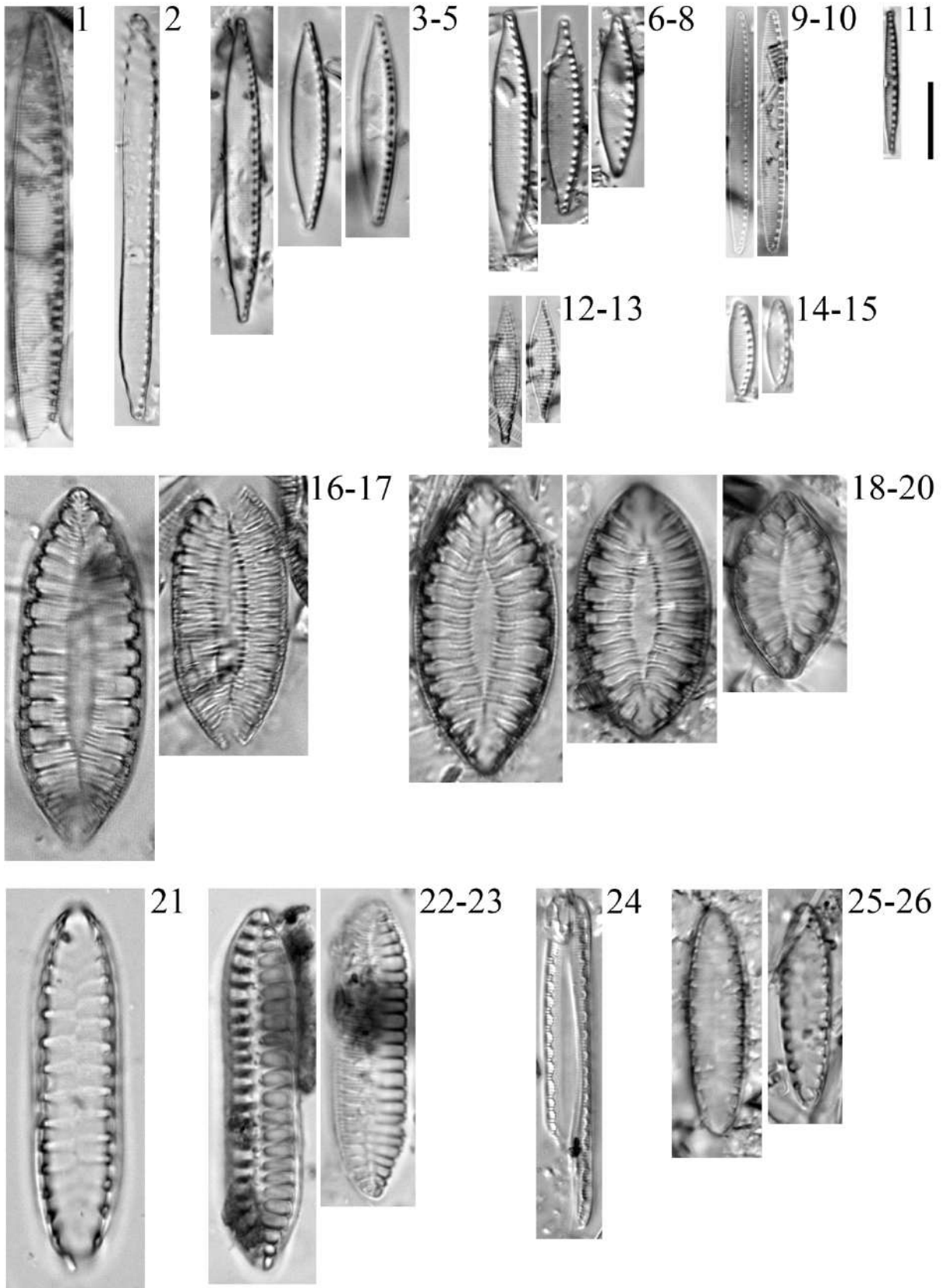


Таблица 65

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Iconella hibernica* (Ehrenberg) Ruck & Nakov (УС)

2 *Surirella grunowii* Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Witkovski (УС)

3-4 *Iconella helvetica* (Brun) Ruck & Nakov (УС)

5 *Surirella sp. 1* (УС)

6 *Stenopterobia curvula* (W.Smith) Krammer

7-9 *Surirella cf. marina* Krammer (УС)

10 *Surirella brebissonii* Krammer & Lange-Bertalot (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 65

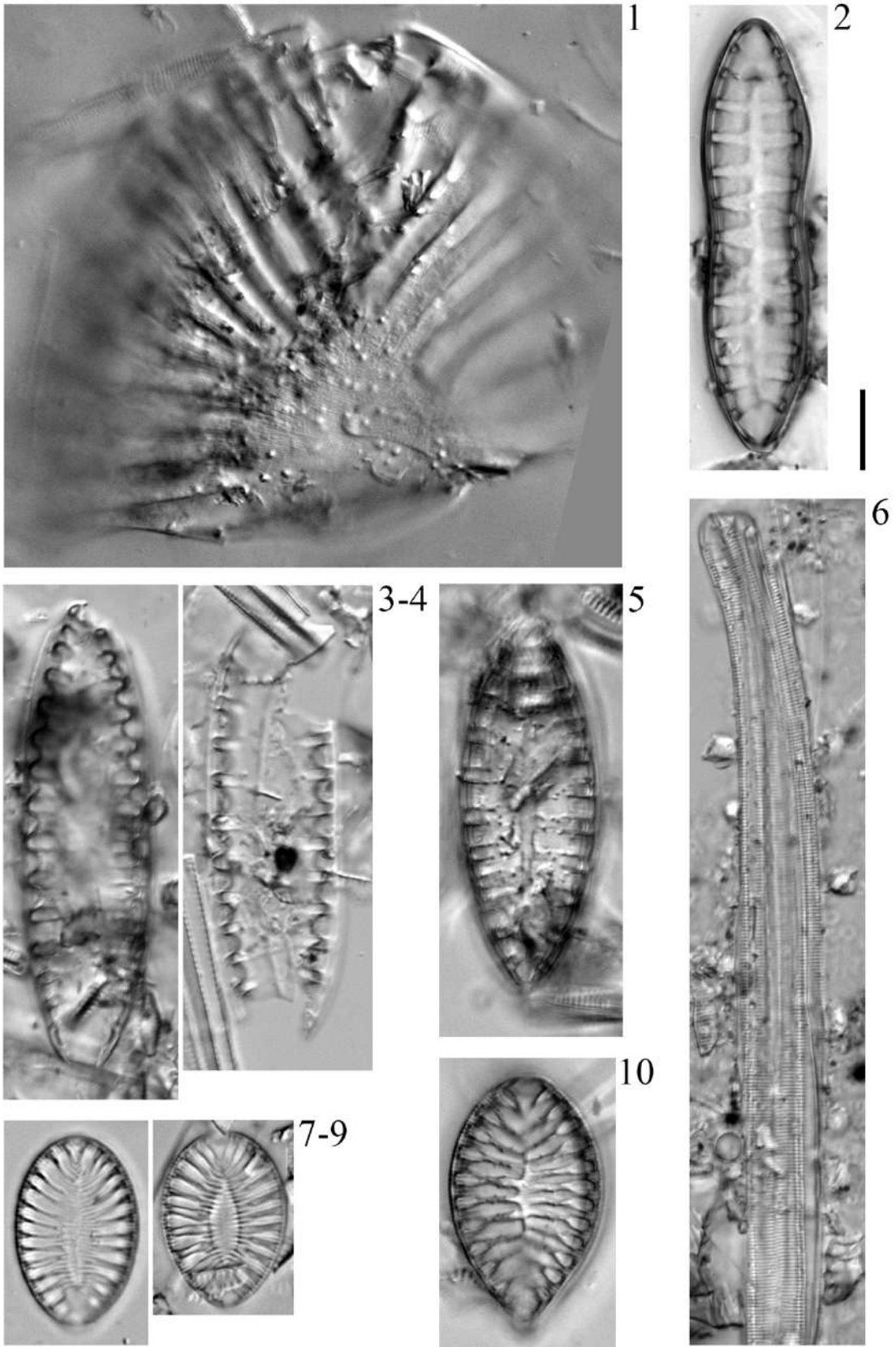


Таблица 66

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Surirella elegans* Ehrenberg (УС)

2 *Surirella* sp. 2 (УС)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 66



1



2

Таблица 67

Масштабный отрезок = 10 мкм.

1 *Surirella* cf. *robusta* Ehrenberg (A)

2-3 *Sphynctoletus* cf. *vesicarius* (N.Strelnikova) P.A.Sims (K)

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

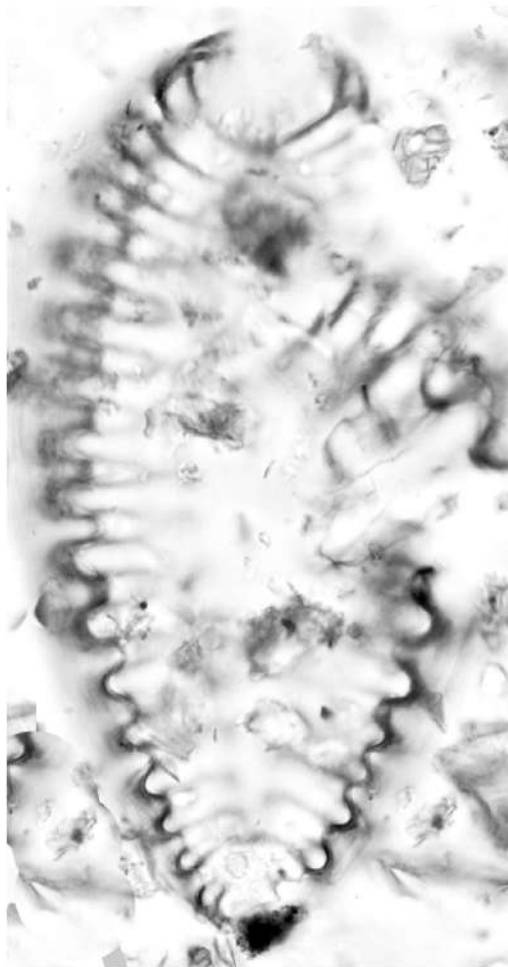
А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

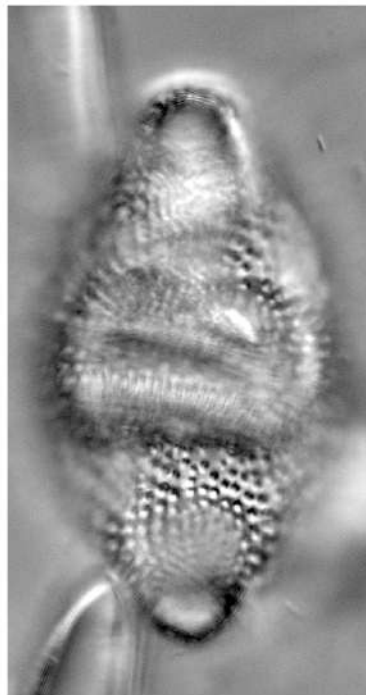
У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 67



1



2-3



1

Таблица 68

1 *Aulacoseira crenulata* (Ehrenberg) Thwaites (УС)

2 *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (УС)

3 *Aulacoseira crassipunctata* Krammer (Ш)

4, 5 *Aulacoseira alpigena* (Grunow) Krammer (**4** - У, **5** - УС)

Масштабный отрезок = 2 мкм для **5**, 5 мкм для **3, 4**, и 10 мкм для **1, 2**.

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 68

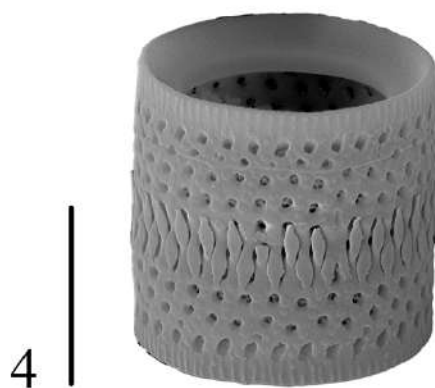
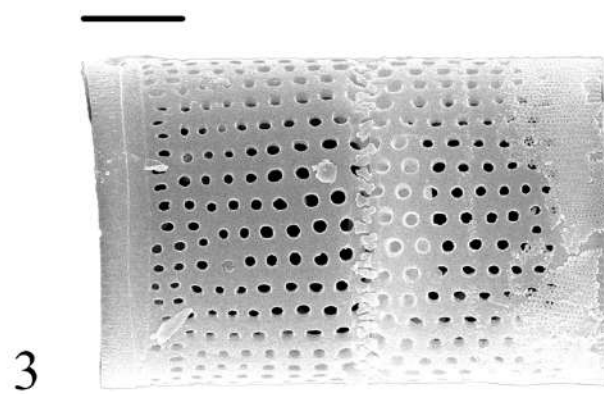
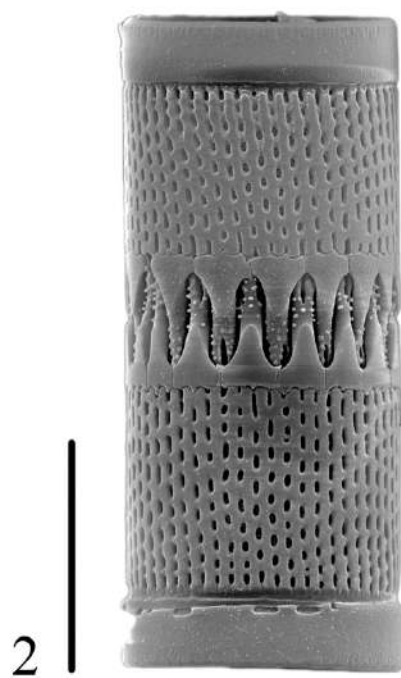
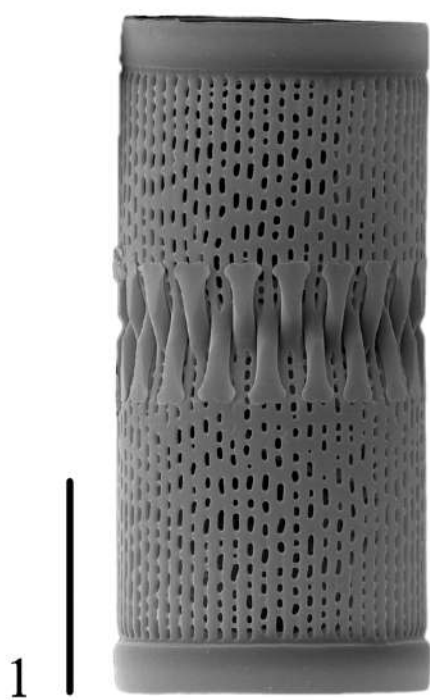


Таблица 69

1 *Cavinula pseudoscutiformis* (Hustedt) D.G.Mann & Stickle
(УС)

2 *Cavinula jaernefeltii* (Hustedt) D.G.Mann & A.J.Stickle
(УС)

3 *Cavinula lapidosa* (Krasske) Lange-Bertalot (У)

4 *Cavinula cocconeiformis* f. *elliptica* (Hustedt)
Lange-Bertalot (Ш)

5 *Diploneis krammeri* Lange-Bertalot & E.Reichardt (У)

6 *Diploneis smithii* (Brébisson) Cleve (УС)

Масштабный отрезок = 2 мкм для **1,2**, 5 мкм для **3, 4, 5** и
10 мкм для **1, 2**.

Ш - о. Шемья, торфяное отложение МакДональд Поинт

А - о. Адак, торфяное отложение 6/97

К - о. Карлайл, торфяное отложение CR-03

У - о. Уналашка, торфяное отложение Илиулиук

УС - о. Уналашка, современная флора

Таблица 69

