

<https://doi.org/10.15407/alg36.01.025>

Ю.А. ТИМЧЕНКО *, О.П. ОЛЬШТИНСЬКА

*Інститут геологічних наук НАН України,
вул. Олеся Гончара, 55-б, Київ 01601, Україна*

* Адреса для листування: maeotica@ukr.net

КАНАЛОШОВНІ ДІАТОМОВІ (*BACILLARIOPHYCEAE*) ЯК ІНСТРУМЕНТ ПАЛЕООКЕАНОЛОГІЧНИХ РЕКОНСТРУКЦІЙ НА МІЛКОВОДНОМУ ШЕЛЬФІ ЧОРНОГО МОРЯ

Реферат. Аналіз викопних діатомових комплексів із верхньоплейстоценових і голоценових осадів мілководних акваторій північно-західного шельфу Чорного моря показав провідну роль бентосу в їхній екологічній структурі. Значна частка діатомових у цій автохтонній групі належить каналшовним видам генетично близьких порядків *Surirellales* і *Rhopalodiales*. Своєрідна будова структури каналного шва визначає стратегію адаптації й надає еволюційні переваги для існування у солонуватоводних біотопах естуаріїв і лиманів із мулистим дном. У досліджених пізньочетвертинних комплексах серед каналшовних діатомових трапляються епіфіти, але їхня більшість належить до епіпелону, характерному для дрібнозернистих субстратів. Рухливість клітин сприяє вільному пересуванню в пошуку оптимального рівня світла та кисню. За змінами таксономічного складу та екологічної толерантності каналшовних діатомових простежено знизу вгору по розрізу поступову заміну прісноводних і слабосолонуватоводних обстановок річкових гирл і лиманів пізнього плейстоцену на ранньо-середньоголоценові солоноводні лагунні обстановки та сучасні морські умови. Підвищенню достовірності та розширенню можливостей палеоекологічних реконструкцій на чорноморському шельфі сприяє урахування нових філогенетичних даних. Адаптивні особливості фізіології та морфології діатомових є опосередкованим показником умов середовища існування та оптимальної вегетації видів. Розуміння при-

Надійшла до редакції 20.11.2025. Після доопрацювання 28.11.2025. Опублікована 20.03.2026

Ц и т у в а н н я . Тимченко Ю.А., Ольштинська О.П. 2026. Каналошовні діатомові (*Bacillariophyceae*) як інструмент палеоокеанологічних реконструкцій на мілководному шельфі Чорного моря. *Альгологія*. 36(1): 25–42. <https://doi.org/10.15407/alg36.01.025>

This is open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

© Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2026

© Видавець ВД «Академперіодика» НАН України, 2026

роди та еволюційних зв'язків таксономічної групи, важливої для відтворення палеоумов середовища мілководного шельфу, сприяє підвищенню достовірності та розширенню можливостей при вивченні пізньочетвертинної історії Чорного моря.

Ключові слова: каналшовні діатомові, епіпелон, донні осади, Чорне море, пізній плейстоцен, голоцен

Вступ

Одним із ключових завдань палеоокеанології є реконструкція спрямованості та динаміки змін палеообстановок седиментації в океанах і морях. Найкращими індикаторами змін кліматичних, гідрологічних та інших абіотичних параметрів палеосередовища є послідовні трансформації комплексів мікрофосилій у морських осадах. Інформативним методом відновлення умов палеосередовища є діатомовий аналіз, оскільки таксономічний склад та екологічна структура діатомових комплексів указують напрям змін середовища їхнього існування і характеризують палеообстановки седиментації. Зважаючи на це, комплексний аналіз решток діатомових водоростей із донних осадів є одним із найбільш надійних та ефективних методів палеогеографічних реконструкцій на шельфі Чорного моря.

Систематичні дослідження діатомових із донних осадів Чорного моря розпочалися в 70-і роки ХХ ст. Вперше Є.К. Забеліна та В.В. Мухіна простежили зміни в складі комплексів від верхнього плейстоцену до сучасних осадів (Shimkus et al., 1973; Zabelina, 1974). Завдяки роботам Є.К. Забеліної, а згодом і О.П. Ольштинської, для зони прибережного шельфу було стратиграфічно обґрунтовано поділ відкладів верхнього плейстоцену й голоцену за змінами систематичного складу діатомових комплексів (Olshtynskaya, 1986, 2008). У подальшому дослідженню викопних діатомових комплексів мілководних акваторій північно-західного чорноморського шельфу (ПЗШ) присвячено роботи О.П. Ольштинської та Ю.А. Тимченко (Olshtynska, Tymchenko, 2014). Основна увага більшості дослідників зосереджена на вивченні розповсюдження та динаміці розвитку сучасних кременескелетних мікроорганізмів (Guslyakov et al., 1992; Gerasimyuk, 2005; Oksiyuk, Davydov, 2010; Snigireva, 2015; Snigireva, Kovaleva, 2015; Dirican et al., 2022; та ін.). Незважаючи на значну кількість праць, присвячених поширенню сучасних діатомових асоціацій, кременескелетні мікрофосилії з осадів мілководних акваторій ПЗШ вивчені недостатньо.

За сучасною систематикою, клас *Bacillariophyceae* належить до відділу *Heterokontophyta* царства *Chromista* (Guiry, Guiry, 2025). Результати

молекулярно-філогенетичних досліджень (Medlin, Kaczmarzka, 2004; Ruck, 2010; Watanabe et al., 2012; Ruck et al., 2016a) та більш детальні методи електронної мікроскопії викликали низку таксономічних ревізій (Ruck, Guiry, 2016; Ruck et al., 2016a, b), що дозволяє по-новому поглянути на еволюцію та систематику діатомових, а також екологію деяких видів. Урахування нових філогенетичних даних може сприяти підвищенню достовірності та розширенню можливостей палеоекологічних реконструкцій на шельфі Чорного моря.

Мета даної роботи — показати провідну роль каналованих бентосних діатомових у комплексах мілководного шельфу Чорного моря та їхнє значення як індикаторів для відновлення плейстоцен-голоценових палеообстановок.

Матеріали та методи

Досліджено кременескелетні мікроводорості з 9 розрізів (73 зразки) свердловин і колонок станцій верхньоплейстоценових і голоценових донних відкладень, розкритих на мілководних ділянках (глибина 10–60 м) ПЗШ та в акваторії Кілійської дельти Дунаю. Розташування точок опробування наведено на рис. 1. Для вилучення діатомових з осадів застосовано стандартну методику (Diatom..., 1949). Дослідження виконано в лабораторіях Інституту геологічних наук НАН України та геологічного факультету Київського національного університету імені Тараса Шевченка.



Рис. 1. Схема фактичного матеріалу: С.307, С.316, С.321, С.331, С.333, С.334 — свердловини ДРГП «Причорноморгеологія» (2002–2005 рр.); Ст.3, Ст.11 — станції НДС «Мечников» (1992 р.); С.60/1 — станція НДС «Професор Водяницький» (2010 р.)

Визначення таксономічного складу кременистих мікрофосилій (діатомових і діктіохових водоростей) проводили у світлових мікроскопах Olympus CX4 та Ломо. Більш детальне дослідження морфології та мікрофотографування здійснювали на скануючих електронних мікроскопах JEOL 6490LV і JEOL NeoScan JSM-5000 (другий — за сприяння офіційного представника в Україні фірми "TokioBoeki").

Для відновлення умов палеосередовища використано принципи та методи біоіндикації (Barinova et al., 2006, 2019; Letáková et al., 2018; Fayó et al., 2025). Біоіндикаційні методи дозволяють оцінити сумарний результат дії абіогенних процесів за відповіддю біоти на зміни трофічного стану басейну, що виявляється у чисельності та видовому складі асоціацій діатомових.

При аналізі таксономічного складу комплексів розраховували відсоток кожного виду та внутрішньовидового таксону (ввт), а також порівнювали співвідношення екологічних груп діатомових (%), виділених за галобністю та життєвими формами. Методика розрахунку співвідношень екологічних груп за Vos, de Wolf (1988, 1993) із розпізнаванням автохтонної та алохтонної складових комплексів дозволила реконструювати палеоекологічні та седиментаційні умови формування осадів впродовж верхнього плейстоцену та голоцену. Простежена вертикальна послідовність діатомових асоціацій у розрізі та динаміка співвідношень алохтонного й автохтонного компонентів відбиває зміни палеоекологічних обстановок у часі.

Для оцінки екологічної толерантності видів використано літературні джерела (Proshkina-Lavrenko, 1963; Round et al., 1990; Guslyakov et al., 1992; Gerasimuk, 2005; Barinova et al., 2006, 2019; Guiry, Guiry, 2025).

Результати та обговорення

Для реконструкцій седиментаційних обстановок у межах мілководних акваторій найбільше значення має автохтонна складова комплексів, а саме співвідношення екологічних груп бентосу, пристосованого для життя у ґрунті, на дні водойми, макрофітах, іншому рухомому й нерухомому субстраті. У кременескелетному бентосі з пізньоплейстоценових — голоценових відкладень досліджених мілководних акваторій ПЗШ переважають представники пенатних шовних діатомових. Вони мають двобічну симетрію та зазвичай видовжену форму, в будові характеризуються наявністю спеціалізованої структури — шва, що сприяє активному руху по субстрату за рахунок виділення слизу через стінку клітини й у різних таксонів має різне розташування (Round et al., 1990; Sims et al., 2006; Watanabe et al., 2012; Ruck et al., 2016a).

Серед пенатних діатомових за будовою панциря виділяється поліфілетична група каналошовних. Їхній шов має вигляд трубоподібного каналу, що назовні відкривається вузькою поздовжньою щілиною (Табл. I, 1, 2, 5; Табл. II, 1, 3; Табл. III, 1–3). Усередині стулки канал шва підтримується кременистими перемичками — фібулами (Round et al., 1990; Sims et al., 2006; Watanabe et al., 2012; Ruck et al., 2016a), див. Табл. I, 3, 4; Табл. II, 4, 5; Табл. III, 2–5. Система каналного шва може виступати над поверхнею стулки у вигляді кіля (Табл. I, 2; Табл. II, 4, б) або розташовуватися в крилоподібному вирості (Табл. I, 1; Табл. III, 1–3), часто знаходиться уздовж одного чи обох країв стулки. Каналошовні діатомові мають стулки різноманітної форми: лінійної, півмісяця, еліптичної, майже круглої, сідлоподібної, яйцеподібної, гітаровидної тощо, іноді зі вставочними обідками та септами; симетрія панцирів повздовжня, поперечна чи діагональна. За екологічними уподобаннями серед каналошовних зустрічаються роди планктонні та літоральні, багато з них заселяють середньосолоні води, існують суто морські та прісноводні (Proshkina-Lavrenko, 1963; Round et al., 1990; Sims et al., 2006; Ruck et al., 2016a). За допомогою аналізу ДНК встановлено (Ruck, 2010), що каналний шов не є гомологічною ознакою через відсутність монофілії груп *Bacillariales*, *Rhopalodiales* і *Surirellales*. Крім того, його будова має морфологічні відмінності (Sims et al., 2006; Watanabe et al., 2012): у *Surirellaceae* структура системи каналного шва із фібулами розташована по периметру піднятого краю зовнішньої поверхні стулки, що сприяє постійному контакту клітини із субстратом, а у *Nitzschia* Hassall s.l. вона не кругова й більш коротка. Проте така структура системи шва, очевидно, надає екологічні переваги, оскільки еволюційно виникла незалежно в двох споріднених лініях — у *Bacillariales* і *Surirellales* + *Rhopalodiales* (Ruck et al., 2016a).

За даними (Guiry, Guiry, 2025), на сьогодні до каналошовних видів віднесено представників порядків *Bacillariales* (понад 1300 видів), *Surirellales* (понад 700 видів) та *Rhopalodiales* (понад 120 видів). У викопних діатомових комплексах із пізньоплейстоценових — голоценових відкладів шельфу Чорного моря (діапазон сучасних глибин моря 10–60 м) нами виявлено види та внутрішньовидові таксони 12 родів трьох родин каналошовних діатомових (рис. 2): *Bacillariaceae* (38 видів і ввт 4 родів), *Surirellaceae* (28 видів і ввт 6 родів), *Rhopalodiaceae* (8 видів 2 родів). Серед представників *Bacillariaceae*, *Surirellaceae* та *Rhopalodiaceae* багато таксонів, що населяють солонуватоводні біотопи, такі як морські слабосолоні узбережжя і води з високим вмістом електролітів, що зазвичай характеризуються значним біорізноманіттям (Dirican et al., 2022).

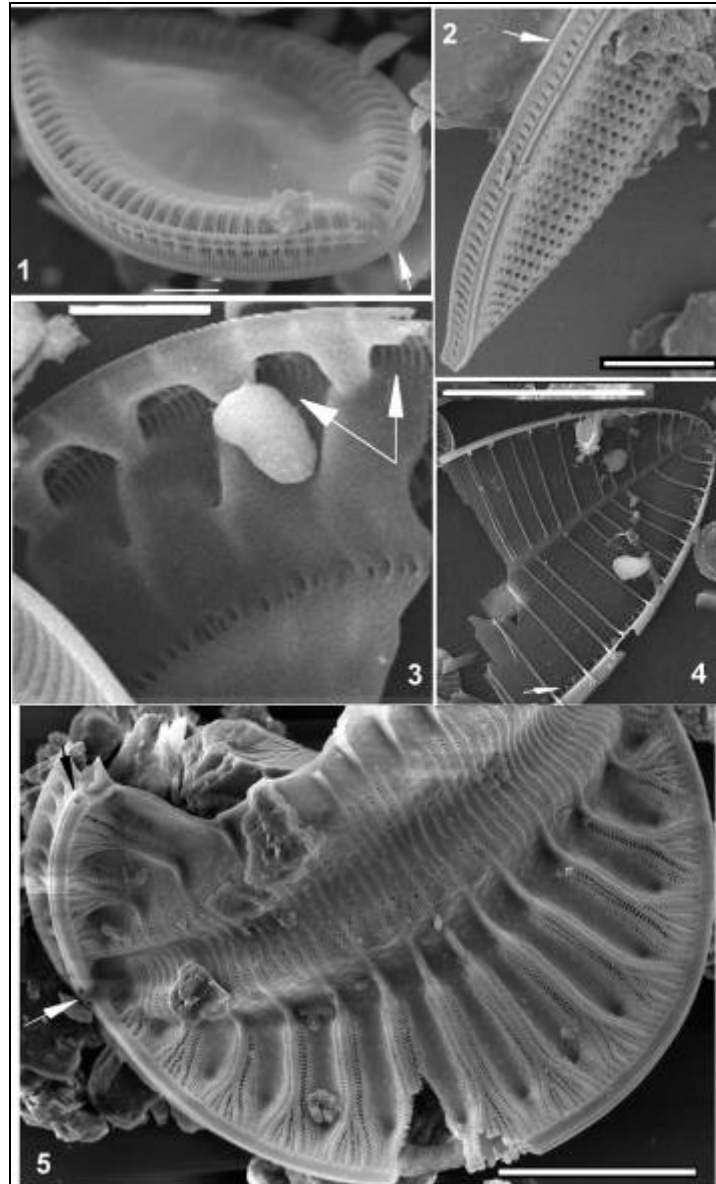


Табл. I. 1 — *Surirella ovalis* Bréb., стрілка показує кінці шва на ширшому полюсі зовнішньої поверхні стулки; 2 — *Tryblionella compressa* (J.W.Bailey) Poulin ex Poulin et al., зовнішній вид панциря, положення кіля й щілини канального шва (стрілка); 3 — *Campylodiscus neofastuosus* Ruck & Nakov (= *Surirella fastuosa* Ehrenb.), фрагмент стулки, внутрішній вид системи шва з фібулами (стрілки); 4 — *Petrodictyon gemma* (Ehrenb.) D.G.Mann, фрагмент стулки, внутрішній вид фібули та канал шва (стрілка); 5 — *Campylodiscus thuretii* Bréb., фрагментована стулка, зовнішня поверхня; біла стрілка вказує на кінці шва на полюсі, чорна — на відколотий край з каналом і щілиною шва. Масштабна лінійка: 1–3 — 10 мкм, 4 — 50 мкм, 5 — 20 мкм

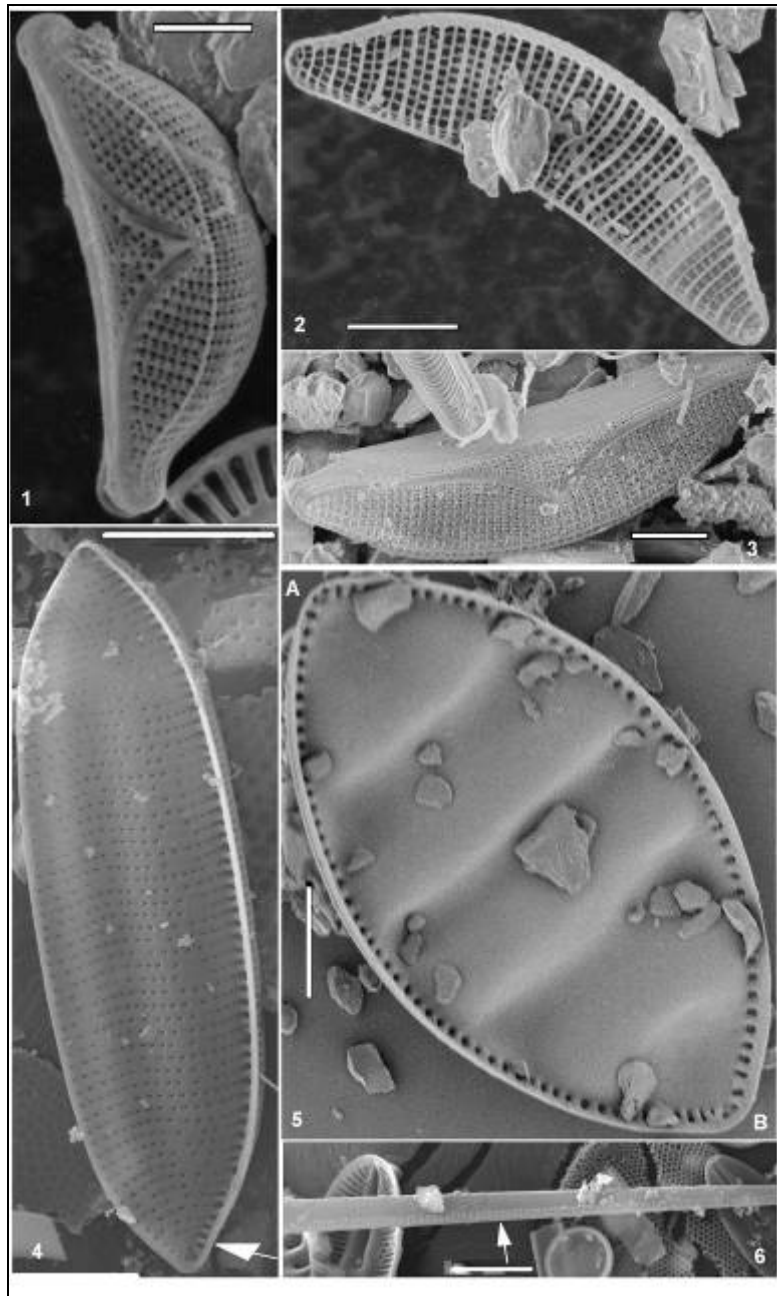


Табл. II. 1 — *Epithemia sorex* Kütz., зовнішній вид панциря, середні кінці шва наближені до вентрального краю; 2, 3 — *Epithemia turgida* (Ehrenb.) Kütz., внутрішній вид стулки з каналом шва (2), зовнішній вид панциря (3); 4 — *Tryblionella punctata* W.Smith, внутрішня поверхня стулки, системи каналного шва та фібули (стрілка); 5 — *Cymatopleura elliptica* (Bréb.) W.Sm., внутрішня поверхня стулки з гетерополярними полюсами А і В (за Watanabe et al., 2012); 6 — *Nitzschia* sp., стрілка вказує на положення кілю. Масштабна лінійка: 1 — 5 мкм, 2, 3 — 10 мкм, 4–6 — 20 мкм

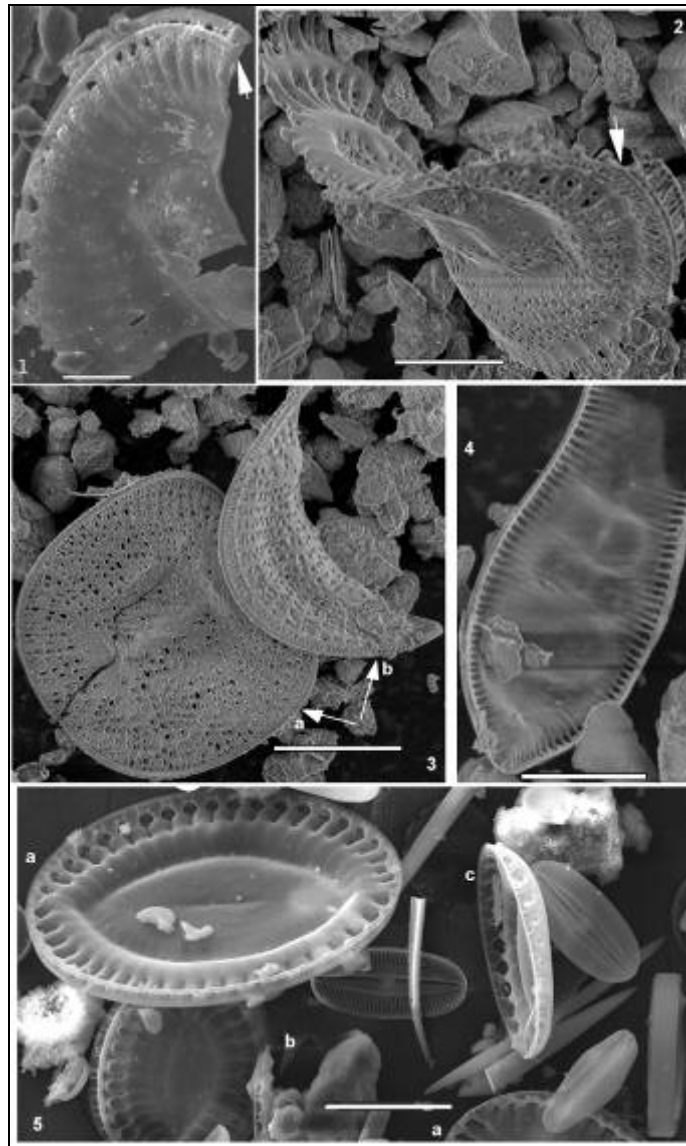


Табл. III. 1 — *Campylodiscus clypeus* (Ehrenb.) Ehrenb. ex Kütz., фрагмент зовнішньої поверхні стулки, стрілка вказує на відколотий край з каналом шва, піднятим над мантиєю (крило); 2 — *Coroniea daemeliana* (Grun.) Ruck & Guiry (= *Campylodiscus daemelianus* Grun.), фрагмент стулки, стрілка вказує на відколотий край зі щілиною і каналом шва на зовнішній поверхні; 3 — *Coroniea echeneis* (Ehrenb. ex Kütz.) Ehrenb. (= *Campylodiscus echeneis* Ehrenb.), стрілками вказано розташування щілини шва на зовнішній поверхні стулки (a) та каналу шва та фібул по краю внутрішньої (b); 4 — *Surirella librile* (Ehrenb.) Ehrenb. (= *Cumatopleura solea* (Bréb.) W.Sm.), фрагмент внутрішньої поверхні стулки; 5 — *Campylodiscus neofastuosus* Ruck & Nakov у діатомовому комплексі з верхньої частини бугазьких відкладів, С.60/1, інт. 1,04–1,14 м; внутрішня поверхня стулки (a), зовнішня поверхня (b), вид з пояска (c). Масштабна лінійка: 1, 2, 4 — 20 мкм, 3, 5 — 50 мкм

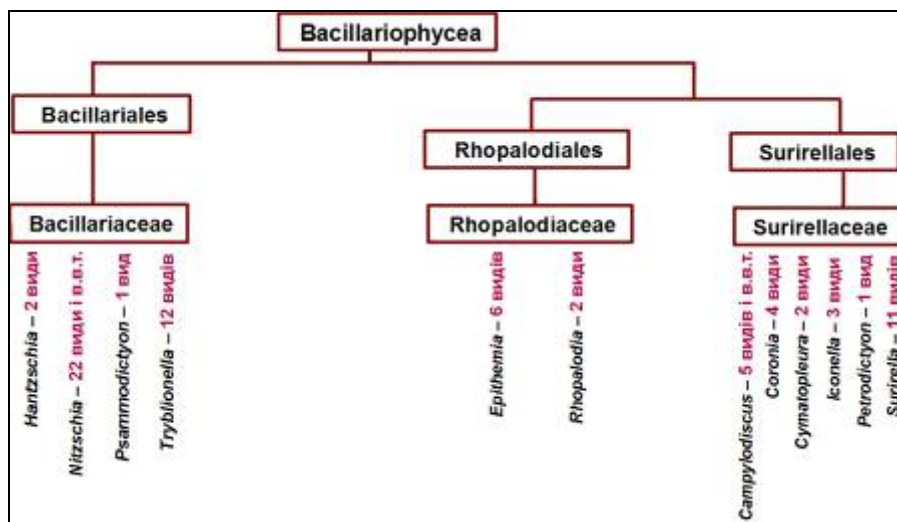


Рис. 2. Таксономічна схема розмаїття родів каналових діатомових із пізньоплейстоцен-голоценових комплексів мілководного шельфа Чорного моря

Внесок різних родів і видів у склад викопних комплексів ПЗШ не однаковий. Так, рід *Nitzschia* характеризується найбільшою різноманітністю (22 види і ввт.), але кількість представників цього роду в плейстоцен-голоценових комплексах зазвичай не перевищує 1,0–3,5%. Виняток становить поверхневий шар 0,05 м мулистих осадків в акваторії Кілійської дельти Дунаю з вмістом у комплексі понад 20% *Nitzschia sigmoidea* (Nitzsch) W.Smith, типового для пригирлових річкових рукавів степової зони з піщано-мулистими ґрунтами (Oksiyuk, Davydov, 2010). Водночас частка видів *Coronia* (Ehrenb. ex Grun.) Ehrenb., *Campylodiscus* Ehrenb. ex Kütz., *Epithemia* Kütz. та *Surirella* Turp. на деяких рівнях сягає 30–40% і вище.

У пізньочетвертинних комплексах Чорного моря серед каналових видів зустрічаються епіфіти, але безумовна більшість належить до епіпелону — екологічної групи мікрофітобентосу, що переважає на дрібно-зернистих субстратах (Letáková et al., 2018). За рахунок рухливості вони вільно існують серед часточок донного ґрунту й пересуваються між зернами зволоженого субстрату (Snigireva, 2015).

Таким чином, за змінами таксономічного складу та екологічної толерантності каналових діатомових мілководних акваторій Чорного моря нами простежено знизу вгору по розрізу поступову заміну прісноводних і слабосолонуватоводних обстановок річкових гирл і лиманів пізнього плейстоцену на періодичне заводнення раннього голоцену, а

згодом — на середньоголоценові солоноводні лагунні обстановки та сучасні морські умови.

1. Наприкінці пізнього плейстоцену в тодішніх естуаріях і лиманах існували умови, сприятливі для розвитку каналшовного діатомового бентосу. У північній частині Каркінітської затоки діатомові сформувалися в слабосолонуватоводних обстановках. Низькоенергетичні й помірно солоні води пригирлової частини річкової притоки (палео-Каланчак) призвели до переважання у викопних комплексах річкових гирл каналшовних епіфітів *Epithemia adnata* (Kütz.) Bréb. (до 38%), *E. turgida* (Ehrenb.) Kütz. (до 17%), *E. sorex* Kütz. (< 10%), *E. gibba* (Ehrenb.) Kütz., *Rhopalodia gibberula* (Ehrenb.) O. Müll., а також *Cocconeis placentula* Ehr., епіпелону *Navicula oblonga* (Kütz.) Kütz., *Tryblionella gracilis* W.Sm. та ін. (Olshtynska, Tymchenko, 2014). Усі ці види за галобністю належать до індіферентів, алкаліфілів і алкалібіонтів, що існують переважно в чистих стоячих прозорих водах з рН 5–9 (Barinova et al., 2006). Екологічна структура комплексів характерна для мілководних басейнів з рівнем солоності 0,1–0,5‰. Розвиток епіфітів характеризує низькодинамічні обстановки прісноводних лагун, запруд чи стариць під час існування діатомових (Vos, de Wolf, 1988, 1993). Прісноводні епіфіти також з'являються під час розпріснення морських лагун (Vos, de Wolf, 1988).

2. У проточних лиманах долини палео-Дніпра у цей час існували асоціації з поєднанням в екологічній структурі прісноводного планктону з епіпеломом та епіфітами. Серед епіпелону переважали великостулкові *Surirella librile* (Ehrenb.) Ehrenb. (2–35%), *S. ovalis* Bréb. (1–5%), *Iconella linearis* (W.Sm.) Ruck & Nakov (0,5–4%), *Cymatopleura elliptica* (Bréb.) W.Sm. (1–4%) та *Nitzschia sigma* (Kütz.) W.Sm. (2,0–3,5%). Ці види, мезогалоби й індіференти, тяжіють до естуаріїв і річкових гирл, розпріснених або з низькою солоністю, характерні для стояче-проточних вод з рівнем рН 7 і вище (Barinova et al., 2006, 2019). Домінування в бентосі видів *Surirella*, а також *C. elliptica*, типового для промитих і слабо-замулених, рідше — глинисто-мулистих ґрунтів, властиве альгоценозам глибокої річкової частини водосховищ, де коливання рівня води практично відсутні, а глибини 2 м і більше (Oksiyuk, Davydov, 2010). Частка до 30% прісноводних епіфітів (*Cocconeis placentula*, *Epithemia turgida* та ін.) свідчить про достатню прозорість води, а поява вгору по розрізу в складі епіфітів *E. gibba* — про поступове підвищення солоності водойми (до 0,5–2‰) (Vos, de Wolf, 1988). Таксономічний склад і екологічна структура виявлених діатомових комплексів відповідають обстановкам прісноводних лиманів, озер чи запруд (Vos, de Wolf, 1988) із глибиною понад 2,0 м (Oksiyuk, Davydov, 2010).

3. Упродовж раннього голоцену на південному заході Каркінітської затоки (сучасна глибина моря 58 м) існували біотопи з численними великостулковими діатомовими, видовий склад яких характерний для верхньої частини бугазьких відкладів ПЗШ (Zabelina, 1974; Olshtynskaya, 2008; Olshtynska, Tymchenko, 2014). В інтервалі колонки осадків 1,04–1,14 м рештки діатомових найбільш численні, стулки добре збережені (Табл. III, 5). В екологічній структурі діатомових комплексів переважає бентос, понад 60% якого становить солонуватоводно-морський епіпелон та епіфіти (Olshtynska, Tymchenko, 2014). Серед домінантів відмічені *Diploneis* spp. Ehrenb. ex Cl. та представники каналових *Campylodiscus*, *Surirella*, *Petrodictyon* D.G.Mann. За оцінкою чисельності «в масі» домінують планктонні мезогалоби *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenb.) Cl., *Paralia sulcata* (Ehrenb.) Cl. та евригалінний літоральний епіпелон *Diploneis smithii* (Bréb.) Cl., *Campylodiscus thuretii* Bréb. і *C. neofastuosus* Ruck & Nakov (Табл. III, 5), серед каналових численні також *Surirella striatula* Turpin, *S. pandura* H.Perag. et Perag. і *Petrodictyon gemma* (Ehrenb.) D.G.Mann ex Round et al. (Табл. I, 4) в епіпелоні.

Видовий склад та екологічна структура комплексу свідчать про його формування в низькодинамічних водах літоралі у відносній близькості до берега. Розвиток полі- й мезогалобів *Campylodiscus* і *Surirella* в епіпелоні вказують на умови лагуни чи естуарію з близькою до нормальної солоністю, а наявність значної кількості морського планктону — про достатню глибину та вільний водообмін (Olshtynska, Tymchenko, 2014). Поширення в складі бентосу β-мезосапробіонтів є показником помірного органічного забруднення середовища та аеробних умов, водночас серед планктонних видів домінують α-мезосапробіонти, індикатори органічного забруднення та розвитку анаеробних процесів (Gerasimyuk, 2005; Varinova et al., 2019).

4. У вітязівських-каламітських осадах, сформованих у ранньо-середньоголоценовий час, на півночі мілководного шельфу Каркінітської затоки поблизу о. Джарилгач було виявлено таксономічно збіднені комплекси діатомей з домінуванням великостулкових представників солонуватоводно-морського епіпелону (Olshtynska, Tymchenko, 2014). Основу комплексів складає група каналових видів, раніше віднесених до роду *Campylodiscus* (Табл. III, 1–3). За результатами дослідження ДНК, аналізу філогенії та будови структури каналного шва (Ruck, 2010; Ruck et al., 2016a), було запропоновано нову класифікацію групи *Surirellales* + *Rhopalodiales*, у результаті чого два види, *C. echeneis* Ehrenb. і *C. daemelianus* Grun., переведено в новий рід *Coronia*. На різних рівнях колонки осадів у автохтонній групі бентосу сумарна частка видів епіпелону

Coronia echeneis (Ehrenb. ex Kütz.) Ehrenb. та *C. daemeliana* (Grun.) Ruck & Guiry разом зі *Campylodiscus clypeus* Ehrenb. подекуди складає 88–95%, а епіфітів — близько 2–3% (Olshtynska, Tymchenko, 2014). Таке співвідношення вказує на умови мулистих рівнин з пригніченим розвитком макрофітів і відносно низькою чисельністю епіфітів (Vos, de Wolf, 1993). Домінування в комплексах бореальних мезогалобів і алкаліфілів (Guslyakov et al., 1992) вказує на існування їх в обстановках, характерних для естуаріїв, вузьких заток чи лагун із солоністю води близько 7–17‰ (Vos, de Wolf, 1988; Olshtynska, Tymchenko, 2014; Barinova et al., 2019).

5. У досліджених діатомових із джемтинських відкладень (пізній голоцен) ПЗШ, що залягають вище, частка епіпелону в бентосі не перевищує 10–25%, що вказує на підсилення турбулентності й мутності вод. У комплексах поширені види *Diploneis* spp., а серед каналшовних — численні мезогалоби *C. echeneis*, *Rhopalodia musculus* (Kütz.) O.Müll. і евритермний *Tryblionella punctata* W.Smith. (Olshtynska, Tymchenko, 2014), який вважається стійким до температурних коливань (Barinova et al., 2019). Домінують представники морського планктону й тихопланктону, α -мезо-сапробіонти *Paralia sulcata* та *Actinocyclus octonarius* Ehrenb. з індексом сапробності 3,0 (Gerasimyuk, 2005; Barinova et al., 2019), що свідчить про надходження у водойми органічних речовин. Серед епіфітів β -мезо-сапробіонт *Hyalodiscus scoticus* (Kütz.) Grun. (Guslyakov et al., 1992) і каналшовні *Epithemia turgida* (Табл. II, 2, 3) та *R. musculus*.

У цілому аналіз діатомових комплексів із осадків досліджених мілководних акваторій ПЗШ Чорного моря показав важливу роль групи епіпелону в їхній екологічній структурі. Значну, а іноді й основну частку діатомових, складають каналшовні види генетично близьких порядків *Surirellales* і *Rhopalodiales*. Своєрідна будова структури шва визначає стратегію адаптації та дає еволюційні переваги для вільного існування в солонуватоводних помірно забруднених біотопах естуаріїв і лиманів з мулистим дном.

Встановлено (Cano et al., 2016), що основними лімітуючими факторами вегетації епіпелону на мілководді моря є нестабільність субстрату під дією хвиль і конкуренція за світло з планктоном і епіфітоном. Крім того, для розвитку мікрофітобіонтів необхідне надходження достатньої кількості основних нутрієнтів. Мілководне середовище існування діатомових завдяки сильному впливу річкових і метеорних вод зазвичай характеризується високою концентрацією розчиненої кремневої кислоти та достатнім надходженням поживних речовин (Zuluaga-Astudillo et al., 2025). Тому за цих обставин нутрифікація достатня для розвитку бентосу (Cano et al., 2016). Додатковим джерелом фосфору, органічних речовин і

кремнезему для бентосу може слугувати субстрат — ґрунт в епіпелоні та рослини в прісноводному епіфітоні (Letáková et al., 2018).

Оскільки в сучасних біотопах домінування неприкріпленого епіпелону пов'язують з низькою хвильовою активністю та високим рівнем замуленості (Snigireva, Kovaleva, 2015), можна зробити висновок, що пізньоплейстоценові та голоценові відкладення на мілководному шельфі формувалися переважно в гідродинамічно спокійних умовах. А розвиток епіпелону, в свою чергу, сприяє стабілізації осадків і зниженню ресуспензії (Pouličková et al., 2008; Cano et al., 2016).

Здатність каналшовного епіпелону вільно пересуватися в осадку між зерен ґрунту створює умови для вертикальної міграції в пошуках оптимального освітлення й дозволяє клітині регулювати рівень отримання світла та кисню (Rizzo, 2024). Можна припустити, що саме рухливість у відкладеннях призвела до поєднання в голоценових танатоценозах Одеської та Каркінітської заток видів з різною толерантністю до органічного забруднення в планктоні та бентосі.

Особливості будови стулок каналшовних видів обумовлюють стратегію пристосування до палеоумов морського середовища. Форма стулок та деталі будови бентосних діатомових можуть сприяти чи перешкоджати заселенню певних біотопів (Cano et al., 2016). Відносно дрібностулкові види *Epithemia* зі специфічним V-подібним каналом шва (Табл. II, 1–3) мають сильну дорзівентральну симетрію стулок (Fayó et al., 2025), зустрічаються на макрофітах або вологому піску в усіх прісних водах, крім кислих, а рід *Rhopalodia* O.Müll. відрізняється розповсюдженням також у солонуватих і морських умовах (You et al., 2009). Шов у *Rhopalodia* розташований у неглибокому кілі на дорсальній стороні, а у *Epithemia* — вздовж вентрального краю (Rybak et al., 2020). Вид *Epithemia adnata* практично відсутній у кислих водах через нейтрально-лужний характер (pH 8,0–9,6) (You et al., 2009), досягає максимальної чисельності в чистих водах, збагачених кальцієм і фосфором (Rybak et al., 2020; Fayó et al., 2025). Вегетація в бентосі асоціацій інших епіфітів та представників роду *Nitzschia* може опосередковано вказувати на поширення у водоймі підводних макрофітів (Fayó et al., 2025). Наявність макрофітів зменшує ресуспензію; підвищення щільності ґрунту та вмісту піщаної фракції сприяє розвитку таких видів, як *Epithemia gibba*, а також *Nitzschia* spp. (Cano et al., 2016). Відомо (Rybak et al., 2020), що серед епіфітних угруповань діатомових на макрофітах у водах з пониженою доступністю азоту часто домінують види *E. adnata*, *E. sorex* (Табл. II, 1) та *E. gibba*.

Великостулкові діатомові, такі як *Campylodiscus* і *Surirella*, переважають на ділянках ґрунту з більш високими швидкостями седиментації завислої речовини, де розмір допомагає протидіяти зануренню в

пухкі, легкопроникні мулисті осади (Cano et al., 2016). Через розміри клітин такі таксони високочутливі до стабільності ґрунту, а підвищена гідродинаміка порушує його й лімітує вегетацію великих діатомових (Oksiyuk, Davydov, 2010). Альгоценози з великостулковою *Cymatopleura elliptica* і різноманітними видами роду *Surirella* виявлено на промитих піщаних і слабо замулених, рідше — щільних глинисто-мулистих ґрунтах водосховищ р. Дніпро. У місцях зі слабкою та помірною проточністю вони превалюють (Oksiyuk, Davydov, 2010). Представники *Surirellaceae* зазвичай займають епіпелічну нішу (Round et al., 1990) та трапляються в мілководних морських відкладах (Sims et al., 2006). В еволюційно вищих шовних діатомових спостерігається гетерополярність у розташуванні закінчень шва (Sims et al., 2006; Watanabe et al., 2012). Подібна до описаної у Watanabe et al. (2012) диференціація між двома полюсами стулків *Campylodiscus neofastuosus* (= *Surirella fastuosa* Ehrenb.) спостерігалася нами у спорідненого виду *Cymatopleura elliptica* (Табл. II, 5).

Таким чином, для палеоокеанологічних реконструкцій крім задовільних умов збереження мінеральних скелетів важливо враховувати особливості фізіології та морфології мікроорганізмів, які за життя дозволяють їм досягати високого рівня адаптації. Будова клітини та її елементів є важливим, хоча й опосередкованим показником тих умов середовища, в яких види, що існували на той час, мали конкурентну перевагу й досягали оптимального розвитку. Філогенетичні дослідження останніх років і пов'язані з ними таксономічні ревізії дозволяють виявляти більш точні критерії та врахувати більше різних аспектів при палеорекопструкціях на шельфі Чорного моря.

Висновки

1. Під час океанографічних реконструкцій у межах акваторій мілководного шельфа з використанням діатомових водоростей доцільно спиратися на бентос як автохтонну складову викопних комплексів.

2. Для біотопів мулистих рівнин північно-західного шельфа в кінці пізнього плейстоцену — голоцені характерне домінування в бентосі екологічної групи епіпелону, адаптивна стратегія цих видів передбачає вільне пересування між дрібними часточками ґрунту в пошуках оптимальних природних умов. У групі епіпелону мілководних шельфових заток і лагун Чорного моря часто переважають представники каналованих діатомових, які вирізняються специфічною будовою системи шва — структури, що забезпечує вільний рух організму й постійний контакт із субстратом.

3. Сучасні молекулярно-біологічні дослідження дозволяють по-новому поглянути на таксономічний склад проаналізованого викопного матеріалу. Розуміння природи та еволюційних зв'язків таксономічної групи, важливої для відтворення палеоумов мілководного середовища шельфу, сприяє підвищенню достовірності та розширенню можливостей палеоокеанологічних реконструкцій на пізньочетвертинному шельфі Чорного моря.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Ю.А. Тимченко <https://orcid.org/0000-0001-9840-6583>

О.П. Ольштинська <https://orcid.org/0000-0003-3211-2106>

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Barinova S.S., Medvedeva L.A., Anisimova O.V. 2006. *Biodiversity of algae-indicator of the environment*. Tel-Aviv: PiliesStud. 498 p. [Барінова С.С., Медведєва Л.А., Анисимова О.В. 2006. *Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды*. Тель-Авив: PiliesStud. 498 с.]
- Barinova S.S., Belous O.P., Tsarenko P.M. 2019. *Algal indication of water bodies in Ukraine: Metods and perspectives*. Haifa, Kyiv: Univ. Haifa Publ. 367 p. [Барінова С.С., Білоус Е.П., Царенко П.М. 2019. *Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы*. Хайфа, Киев: Изд-во Хайф. ун-та. 367 с.]
- Cano M.G., Casco M.A., Claps M.C. 2016. Epipelon dynamics in a shallow lake through a turbid- and a clear- water regim. *J. Limnol.* 75(2): 355–368.
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1340>
- Diatom analysis*. Vol. 1. *General and paleobotanical characteristics of diatoms*. 1949. Ed. A.N. Kristofovich. Moscow, Leningrad: Gosgeollitizdat. 240 p. [Диаомовый анализ. Т. 1. *Общая и палеоботаническая характеристика диатомовых водорослей*. 1949. Под ред. А.Н. Криштофовича. М., Л.: Гос. изд-во геол. лит. 240 с.]
- Dirican S., Kaleli A., Yilmaz E., Özer A., Dayioğlu H. 2022. New Records of Diatoms (*Bacillariales*, *Rhopalodiales* & *Surirellales*) with Ultrastructure Details from the Black Sea Coast of Turkey. *Aquat. Sci. Eng.* 37(1): 19–28. <https://doi.org/10.26650/ASE2021983449>
- Fayó R., Espinosa M.A., Velez-Agudelo C.A. 2025. Paleoenvironmental reconstruction of a Neogene diatomite deposit from La Pampa Province (Argentina). *Geobios.* 88–89: 91–101. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2024.02.009>
- Gerasimyuk V.P. 2005. Microphytobenthos of coastal waters of the Zmeinyy Island. *Bull. ONU.* 10(4): 205–221. [Герасимюк В.П. 2005. Микрофитобентос прибрежных вод острова Змеиный. *Вісн. ОНУ*. 10(4): 205–221.]
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2025. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway.

- Guslyakov N.Ye., Zakordonets O.A., Gerasimiyuk V.P. 1992. *Atlas of benthic diatoms of the north-western part of the Black Sea and adjoining reservoirs*. Kyiv: Nauk. Dumka. 112 p. [Гусляков Н.Е., Закардонец О.А., Герасимюк В.П. 1992. *Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов*. Киев: Наук. думка. 112 с.]
- Letáková M., Fránková M., Pouličková A. 2018. Ecology and applications of freshwater epiphytic diatoms – review. *Cryptogamie, Algologie*. 39(1): 3–22. <https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss1.2018.3>
- Medlin L.K., Kaczmarska I. 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and taxonomic revision. *Phycologia*. 43(3): 245–270. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-3-245.1>
- Oksiyuk O.P., Davydov O.A. 2010. Algocenoses of microphytobenthos of the Dnieper reservoirs and the Dnieper-Bug estuary region. *Hydrobiol. J.* 46(2): 48–70. [Оксиук О.П., Давыдов О.А. 2010. Альгоценозы микрофитобентоса водохранилищ Днепра и Днепро-Бугской устьевой области. *Гидробиол. журн.* 46(2): 48–70.]
- Olshtynskaya A.P. 1986. Features of the distribution of diatoms in the Upper Quaternary sediments of the Black Sea. In: *Actual issues of modern paleoalgology*. Kyiv: Nauk. Dumka. Pp. 87–90. [Ольштинская А.П. 1986. Особенности распространения диатомовых водорослей в верхнечетвертичных осадках Черного моря. В кн.: *Актуальные вопросы современной палеоальгологии*. Київ: Наук. думка. С. 87–90.]
- Olshtynskaya A.P. 2008. Correlation of different facies Upper Quaternary deposits of the Black Sea region by diatoms. In: *News of Paleontology and Stratigraphy*. Novosibirsk: SB RAS. Pp. 451–454. [Ольштинская А.П. 2008. Корреляция разнофациальных верхнечетвертичных отложений Черноморского региона по диатомеям. В кн.: *Новости палеонтологии и стратиграфии*. Новосибирск: СО РАН. С. 451–454.]
- Olshtynska O.P., Tymchenko Yu.A. 2014. Fossil Holocene Diatoms of the Karkinit Bay, the Black Sea, Ukraine. *Int. J. Algae*. 16(2): 193–206. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i2.90>
- Pouličková A., Hašler P., Lysáková M., Spears B. 2008. The ecology of freshwater epipelagic algae: an update. *Phycologia*. 47: 437–450. <https://doi.org/10.2216/07-59.1>
- Proshkina-Lavrenko A.I. 1963. Diatoms of the Black Sea benthos. Moscow, Leningrad: Publ. Acad. Sci. USSR. 244 p. [Прошкина-Лавренко А.И. 1963. *Диатомовые водоросли бентоса Черного моря*. М., Л.: Изд-во АН СССР. 244 с.]
- Rizzo A. 2024. *Photo-physiological and optical properties of benthic diatoms in hydrogels*: Dr. Sci. (Biol.) Thesis. 246 p.
- Round E.E., Crawford R.M., Mann D.G. 1990. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 747 p.
- Ruck E.C. 2010. *Phylogenetic systematics of the canal raphe bearing orders Surirellales*: Dr. Sci. (Philos.) Thesis. 835 p.
- Ruck E.C., Guiry M.D. 2016. Validation of the diatom genus name *Coronia* (Surirellaceae, Bacillariophyta). *Not. Algar.* 11: 1–3.
- Ruck E.C., Nakov T., Alverson A.J., Theriot E.C. 2016a. Phylogeny, ecology, morphological evolution, and reclassification of the diatom orders Surirellales and Rhopalodiales. *Mol.*

- Phyl. Evol.* 103: 155–171. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.023>
- Ruck E.C., Nakov T., Alverson A.J., Theriot E.C. 2016b. Nomenclatural transfers associated with the phylogenetic reclassification of the *Surirellales* and *Rhopalodiales*. *Not. Algar.* 10: 1–4.
- Rybak M., Kochman-Kędziora N., Pęczuła W. 2020. Diversity of the *Rhopalodiaceae* Diatoms (*Bacillariophyta*) on Macrophytes of different architecture in small and shallow oxbow lakes (SE Poland). *J. Ecol. Eng.* 21(5): 164–173. <https://doi.org/10.12911/22998993/122486>
- Shimkus K.M., Mukhina V.V., Trimonis E.S. 1973. On the role of diatoms in the late Quaternary sedimentation of the Black Sea. *Oceanology.* 13(6): 1066–1071. [Шимкус К.М., Мухина В.В., Тримонис Э.С. 1973. О роли диатомей в позднечетвертичном осадкообразовании Черного моря. *Океанология.* 13(6): 1066–1071.]
- Sims P.A., Mann D.G., Medlin L.K. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia.* 45(4): 361–402. <https://doi.org/10.2216/05-22.1>
- Vos P.C., de Wolf H. 1988. Methodological aspects of paleoecological diatom research in coastal areas of the Netherlands. *Geol. Mijnbouw.* 67: 31–40.
- Vos P.C., de Wolf H. 1993. Diatoms as a tool for reconstructing sedimentary environments in coastal wetlands; methodological aspects. *Hydrobiologia.* 296(1): 285–296. <https://doi.org/10.1007/BF00028027>
- Watanabe T., Mayama Sh., Idei M. 2012. Overlooked heteropolarity in *Surirella* cf. *fastuosa* (*Bacillariophyta*) and relationships between valve morphogenesis and auxospore development. *J. Phycol.* 48(5): 1265–1277. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01216.x>
- You Q., Liu Y., Wang Y., Wang Q. 2009. Taxonomy and distribution of diatoms in the genera *Epithemia* and *Rhopalodia* from the Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. *Nova Hedw.* 89(3–4): 397–430. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2009/0089-0397>
- Zabelina E.K. 1974. Distribution of diatoms in sediment cores from the northwestern Black Sea. In: *Micropaleontology of oceans and seas*. Moscow: IO RAS. Pp. 173–177. [Забелина Э.К. 1974. Распределение диатомей в колонках осадков из северо-западной части Черного моря. В кн.: *Микропалеонтология океанов и морей*. Moscow: ИО РАН. С. 173–177.]
- Zuluaga-Astudillo D., Ruge J.C., Caicedo-Hormaza B. 2025. Micromechanical Characterization of Diatom Frustules of Multiple Origin. *Appl. Sci.* 15(2): 749. <https://doi.org/10.3390/app15020749>

Yu.A. Tymchenko, O.P. Olshtynska

Institute of Geological Sci. NAS of Ukraine,
55-b, Olesya Honchara Str., Kyiv 01601, Ukraine

The raphe-canal diatoms (*Bacillariophyceae*) as a tool for paleocenological reconstructions on the shallow shelf of the Black Sea

Analysis of fossil diatom assemblages from Upper Pleistocene and Holocene sediments of shallow water areas of the northwestern Black Sea shelf showed the leading role of benthos in their

ecological structure. A significant proportion in this autochthonous group belong to raphe-canal species of genetically close orders *Surirellales* and *Rhopalodiales*. The specific structure of the canal raphe determines the adaptation strategy and provides evolutionary advantages for existence in brackish-water biotopes of estuaries and lagoons with a muddy bottom. In the Late Quaternary assemblages, epiphytes are found among canal-raphe diatoms, but the absolute majority belong to the epipelon, characteristic of fine-grained substrates. Cell motility contributes to free movement in search of the optimal level of light and oxygen. Changes in the taxonomic composition and ecological tolerance of raphe-canal diatoms have been traced from bottom to top along the section, showing a gradual replacement of the fresh- and brackishwater Late Pleistocene riverine and estuarine environments with early-middle Holocene brackish lagoons and modern marine conditions. The increase in the reliability and possibilities of paleoecological reconstructions on the Black Sea shelf is facilitated by the consideration of new phylogenetic data. Adaptive features of the diatom physiology and morphology are an indirect indicator of the habitat conditions and optimal growth. The nature and evolutionary relationships of a taxonomic group important for the paleoreconstruction of the shallow shelf environment contributes to increasing the reliability and new possibilities in the study of the Black Sea Late Quaternary history.

Key words: raphe-canal diatoms, epipelon, bottom sediments, Black Sea, Late Pleistocene, Holocene

Citation. Tymchenko Yu.A., Olshtynska O.P. 2026. The raphe-canal diatoms (*Bacillariophyceae*) as a tool for paleoenological reconstructions on the shallow shelf of the Black Sea. *Algologia*. 36(1): 25–42. <https://doi.org/10.15407/alg36.01.025>