

Spatial and temporary differences in the development of *Ulnaria danica*, *Ulnaria acus*, and *Fragilaria radians* in Lake Baikal



Petrova D.P.^{*✉}, Galachyants Yu.P.[✉], Firsova A.D.[✉]

Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya St., 3, Irkutsk, 664033, Russia

ABSTRACT. The assessment of phytoplankton diversity in freshwater bodies strongly depends on the methods used for taxonomic identification. Araphid diatoms of the genera *Ulnaria* (Kützinger) Compère and *Fragilaria* Kützinger are often dominate the phytoplankton composition of freshwater ecosystems. To use of an integrated approach, including metabarcoding using analysis of fragments of the V3-V4 region of 18S rRNA, light and scanning electron microscopy, made it possible to assess the differences of these species. It was shown that in 2017, a gradual change of the studied species occurred in the Southern and Middle parts of Lake Baikal, which is due to the fact that the high development of *Fragilaria radians* is early then ones of *Ulnaria acus*. Thus, during the hydrological spring in the pelagic zone of the lake in these areas, and in the Chivyrkuisky and Barguzinsky Bays, *U. acus* dominated among diatoms. The population development in the Northern part of the lake did not correspond to the revealed trends, according to which a high number of both species should be expected here in the late spring, but it did not exceed 3% of the total number. In the summer, the number of *U. acus* decreased significantly and reached its minimum in the autumn. *Ulnaria danica* was present in the phytoplankton of large bays throughout the entire study period.

Keywords: Metabarcoding, Microscopy, Diatoms, 18S rRNA, Lake Baikal

For citation: Petrova D.P., Galachyants Yu.P., Firsova A.D. Spatial and temporary differences in the development of *Ulnaria danica*, *Ulnaria acus*, and *Fragilaria radians* in Lake Baikal // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 5. - P. 1178-1195. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-5-1178

1. Introduction

Phytoplankton is the main player in the creation of organic matter for aquatic ecosystems, providing half of the global primary production (Field et al., 1998; Käse and Geuer, 2018; Naselli-Flores and Padisák, 2023). Its variability determines the development and dynamics of all subsequent trophic levels, directly affecting the nutrition, growth, reproduction and survival of various organisms (Smetacek, 1985; Smetacek, 1998; Hällfors and Uusitalo, 2013). It is known that changes in environmental conditions affect the development of phytoplankton (Irwin et al., 2006), and as a consequence, the entire biogeochemical cycle in water bodies (Behrenfeld et al., 2006). Analysis of phytoplankton abundance and biomass, together with physical parameters such as upwelling and mixing, suggests the possibility of dividing the ocean into major biomes and then predicting how they will change in response to climate warming (Sarmiento et al., 2004; Boyd, 2002). Thus, understanding the mechanisms that

regulate the structure of phytoplankton communities provides insight into the potential consequences of environmental change and its impact on higher trophic levels.

Lake Baikal is the deepest and largest oligotrophic lake in the world. The lake's phytoplankton is characterized by a heterogeneous spatial distribution throughout the lake water area. Continuous long-term studies have shown that pelagic phytoplankton is characterized by sharp interannual and seasonal fluctuations in abundance and biomass (Popovskaya, 1977; Popovskaya et al., 2015; Bondarenko et al., 2019; Usoltseva et al., 2023). The sub-ice period (February – April) for Lake Baikal is characterized by the mass development of diatoms and dinoflagellates at the ice-water interface (Obolkina et al., 2000; Popovskaya, 2000; Bondarenko et al., 2006; Annenkova et al., 2015; Bashenkhaeva et al., 2025). The mass development of diatoms continues until July (Mikhailov et al., 2022), while in the summer period (July and August) the main production depends on cyanoprokaryotes of the gen-

*Corresponding author.

E-mail address: daryapetr@gmail.com (D.P. Petrova)

Received: September 05, 2025; **Accepted:** October 10, 2025;
Available online: October 31, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



era *Synechocystis* and *Synechococcus* (Popovskaya and Belykh, 2003; Belykh et al., 2007), as well as on dinoflagellates, green and chrysophyte algae (Mikhailov et al., 2022). In September – October, a second peak in the overall diversity of diatoms is observed (Popovskaya, 2000; Mikhailov et al., 2022; Bashenkhaeva et al., 2023; Grachev et al., 2021).

Pennate araphid diatoms are among the main producers of Lake Baikal, they play an important role in the spring bloom of phytoplankton. Previously, the dominant diatom species included *Synedra acus* subsp. *radians* (Kützing) Skabitchevsky (Popovskaya, 2000; Popovskaya et al., 2015; Bondarenko et al., 2019; Usoltseva et al., 2023), *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg (Popovskaya, 2000; Shishlyannikov et al., 2018) and *Synedra acus* Kützing (Popovskaya et al., 2015; Rusanovskaya et al., 2020). The genus *Synedra* was considered widespread in various types of terrestrial water bodies, but no type species was selected when describing the genus (Ehrenberg, 1830). Later, D. Williams and F. Round revised the genera *Fragilaria* and *Synedra* based on electron microscopy data (Williams, 1986; Williams and Round, 1987; Round et al., 1990). This led to some species being transferred to the genus *Fragilaria*, in particular the freshwater species *S. acus* subsp. *radians*, which became *Fragilaria radians* (Kützing) D.M. Williams & Round (Williams and Round, 1987). In 2001, P. Compère elevated the name *Synedra* subgen. *ulnaria* Kützing to generic rank and selected the species *Synedra ulna* as the type species, which led to the emergence of the genus *Ulnaria* (Kützing) Compère (Compère, 2001). As a result of the taxonomic revision, the genus *Ulnaria* is formed by freshwater pennate seamless species. *Synedra acus* is currently known as *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal (Lange-Bertalot and Ulrich, 2014), and *Synedra ulna* is *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère (Williams, 2011). However, it is believed that the Western part of the Eurasian continent is inhabited by *U. ulna*, the Eastern part by *Ulnaria danica* (Kützing) Compère & Bukhtiyarova (Bukhtiyarova and Compère, 2006). Populations of *U. ulna* are capable of interspecific hybridization with populations of *U. danica* located in the West Siberian Lowland and to the east of it up to Lake Baikal. Baikal (Podunay et al., 2021; Podunay, 2022). According to previously obtained data, only *U. danica* was found in Lake Baikal (Zakharova et al., 2023).

The separation of species within the genera *Fragilaria* and *Ulnaria* is difficult. According to various authors, this is partly due to the morphological descriptions of the species, which are not always made in sufficient detail and unambiguously, which has led to the fact that in some cases there is an overlap of morphological features (Kahlert et al., 2019; Zakharova et al., 2023). Traditionally, phytoplankton taxa have been identified using light microscopy (LM). However, using only this method for the correct identification of *Fragilaria* and *Ulnaria* species in the phytoplankton structure turns out to be clearly insufficient and leads to data merging and underestimation of the abundance of *U. acus* and *F. radians* species in the Baikal phytoplankton due to their morphological similarity. Thus, a more

labor-intensive method is required - scanning electron microscopy (SEM) (Zakharova et al., 2023). In recent years, the use of metabarcoding with marker gene amplification in the study of freshwater phytoplankton has opened up great prospects for studying diversity, including for Lake Baikal. At the same time, the choice of primers and markers, as well as their specificity for influencing specific groups of algae, is an important step, which strictly depends on the research goals and the availability of relevant databases (Hadziavdic et al., 2014; Latz et al., 2022; Bukin et al., 2023). Previously, we also showed that the use of metabarcoding based on the analysis of the variable fragment V3-V4 of 18S rRNA allows reliable identification and qualitative comparisons between these two species in natural populations (Zakharova et al., 2023; Morozov et al., 2023).

Thus, the aim of this work was to estimate the relative abundance of the species *Ulnaria danica*, *Ulnaria acus* and *Fragilaria radians* at different stations of Lake Baikal. Baikal during three seasons (hydrological spring, summer and autumn) based on the analysis of metabarcoding and microscopy data.

2. Materials and methods

2.1. Sampling

Sampling was carried out from the research vessels “G.Yu. Vereshchagin” and “Akademik V.A. Koptug” (Center for Comprehensive Ship Research of Baikal LIN SB RAS) at 7 stations of Lake Baikal during the period of spring mixing (May, June), direct stratification in summer (July) and autumn (September) of 2017 (Table 1, Fig. 1) using an SBE 32 Carousel water sampler (Sea-Bird Electronics, USA). Equal volumes of water were collected from depths of 0, 5, 10, 15, 20, 25 m and used for further analysis.

2.2. Phytoplankton analysis

Phytoplankton analysis was performed for complex water samples (200 ml of water from different layers). For quantitative determination and identification of phytoplankton using light microscopy, 1.2 l of each combined sample was fixed with Lugol's solution (final concentration of KI - 0.66%, I₂ - 0.33%) (Guseva, 1959). Samples were concentrated by settling and subsequent siphoning. Microalgae were counted using an Axiostar Plus light microscope (Zeiss, Germany) at a magnification of ×200 in two replicates. The abundance was calculated using the method of G.V. Kuzmin (Kuzmin, 1975), biomass - using the “true volume” method of cells (Makarova and Pichkily, 1970; Belykh et al., 2011). For electron microscopy analysis, 20 ml of the sample were filtered through 1 µm polycarbonate filters (Whatman, USA) and then passed through the filter with 20 ml of 70% ethanol for dehydration. The filter was dried at room temperature, attached to a scanning electron microscope (SEM) stage, sputtered with gold in an SDC 004 vacuum setup (Balzers, Liechtenstein) and analyzed using a FEI Quanta 200 scanning electron microscope (FEI, USA) at the shared-use instrument cen-

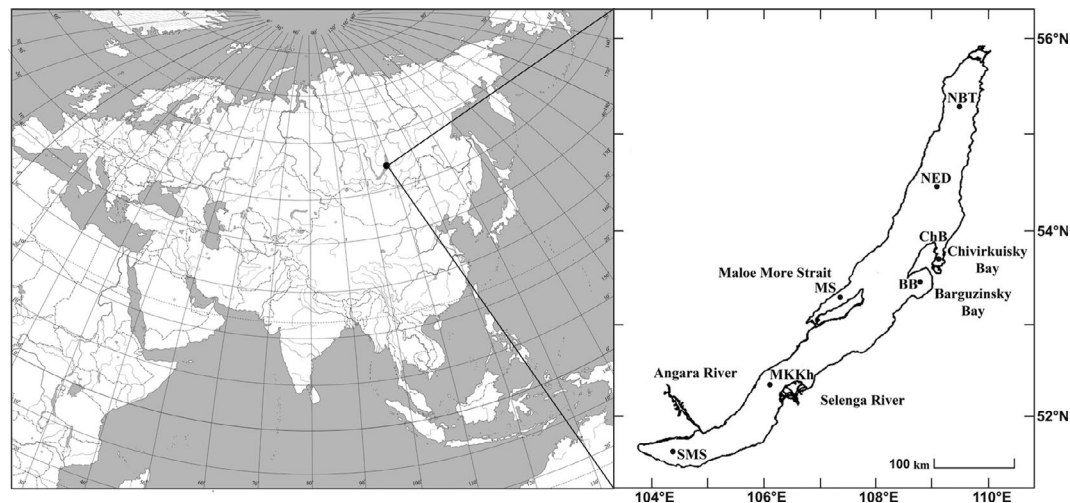


Fig.1. Phytoplankton sampling scheme.

ter for physicochemical ultramicroanalysis of the LIN SB RAS (Ultramicroanalysis Shared-Use Center). The valves of *U. acus*, *F. radians* and *U. danica* were counted twice among 100 randomly encountered valves.

2.3. DNA extraction, amplification and sequencing

To isolate DNA, integral water samples with a total volume of 20 L (equal sample volumes from different depths) were collected. The samples were pre-filtered using a 27 µm prefilter and then through polycarbonate filters with a 0.2 µm pore diameter (Whatman, USA). The biomass from the membrane was washed into sterile TE buffer (10 mM Tris-HCl, 1 mM EDTA, pH8.0) and stored at -80°C. Before DNA extraction, the samples were thawed at 4°C. The biomass from the TE buffer was concentrated by centrifugation at 16,100 rpm, 4°C for 30 min. DNA from the cell pellet was isolated as described previously (Bukin et al., 2023). Amplicon libraries of fragments of the V3-V4 region of 18S rRNA were obtained using primers TAREuk454FWD1

5'-CCAGCASCYGGTAATTCC-3' and TAREukREV3 5'-ACTTTCGTTCTTGAT-3' (Stoeck et al., 2010). The libraries were sequenced on an Illumina Miseq using the MiSeq® v3 reagent kit (2x300 bp). The study was carried out using the equipment of the resource center "Genomic Technologies, Proteomics and Cell Biology" of ARRIAM (Saint-Petersburg, Russia).

2.4. Metabarcoding data analysis

The 18S rRNA amplicon libraries were analyzed in mothur 1.44.11 (Schloss, 2020). The sequencing data for obtaining 97% identical ASVs (Amplicon Sequence Variant) were analyzed in Usearch 11.0.667. In this case, R1 and R2 reads were combined, flanking primer sequences were trimmed and filtered by the expected error level of less than one per fragment, and ASVs were generated using the Unoise 3 algorithm. ASVs were generated with a cutoff of 4 substitutions. An ASV occurrence table by samples was generated by mapping the raw data to the obtained ASVs with a 99% identity level. Taxonomic classification was performed

Table 1. Stations and calendar of sampling in Lake Baikal in 2017.

Location		Stations	Coordinates		Sampling dates		
			Latitude	Longitude	Spring	Summer	Autumn
The pelagic zone of the lake	South basin	The central station of the Maritui settlement –Solzan settlement transverse section (SMS)	51 38.710	104 13.715	26.05.2017	18.07.2017	26.09.2017
	Middle basin	The central station of the Cape Krasny Yar – the channel Kharauz transverse section (MKKh)	52 20.722	106 03.870	29.05.2017	20.07.2017	29.09.2017
	North basin	The central station of the Cape Elovkhin – Davsha settlement transverse section (NED)	54 27.052	109 04.164	01.06.2017	22.07.2017	01.09.2017
		The central station of the Baikalskoye settlement – Cape Turali transverse section (NBT)	55 19.487	109 28.707	02.06.2017	23.07.2017	02.09.2017
Bays and strait		Barguzinsky Bay (BB)	53 27.245	108 44.387	31.05.2017	25.07.2017	31.09.2017
		Chivirkuisky Bay* (ChB)	53 42.564	109 06.384	04.06.2017	25.07.2017	04.09.2017
		Maloe More Strait (MS)	53 14.500	107 15.416	05.06.2017	21.07.2017	05.09.2017

Note: *At ChB samples were collected from 0 m and 8 m depths.

for the obtained ASVs using the mothur program and the SILVA v.138 database. Since this database does not offer a taxonomic definition below the genus, all ASVs assigned to the genera *Ulnaria* and *Fragilaria* were compared with 18S rRNA sequences sequenced from monoclonal strains of the Baikal diatoms *U. acus*, *U. danica* and *F. radians* (Zakharova et al., 2023) using blastn 2.2.31 + (Camacho et al., 2009). The blast analysis results (matches with an identity level of >98.5%) and ASV abundances were used to calculate the relative occurrence of *U. acus*, *U. danica* and *F. radians* in the analyzed communities.

3. Results
3.1. Species composition of phytoplankton

Using light microscopy (LM), the species structure, quantitative indicators and spatial distribution of phytoplankton were determined at seven stations of Lake Baikal during the hydrological spring (May - June), summer and autumn of 2017 (Table 1; Fig. 1).

It was revealed that the spring phytoplankton of 2017 was mainly represented by diatoms, chrysophytes and green algae (Fig. 2A). The total abundance of phytoplankton at the studied stations during this period varied in a wide range from 193.5 thousand cells/l in the North of the lake (NBT) to 1027 thousand cells/l in Barguzinsky Bay (BB) (Fig. 2B). The main abundance at stations SMS in South Baikal and MKKh in the Middle Basin was made up of diatoms *U. acus* and *F. radians*, which are considered together in the LM analysis due to similar morphological features. These species accounted for 90% and 78% of the total phytoplankton at these stations. In the Northern part of the lake, at stations NEB and NBT, as well as in the bays and Maloye More Strait (stations ChB, BB and MS), the abundance of these species was low and did not exceed 3%. The dominant species was the chrysophyte *Dinobryon cylindricum* Imhof., which accounted for 59% and 63%, respectively, of the total phytoplankton at stations NBT and BB. The codominant complex of algae was green algae of the genus *Monoraphidium* (Fig. 2A). Among the diatoms, the species *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot & Simonsen was the most abundant.

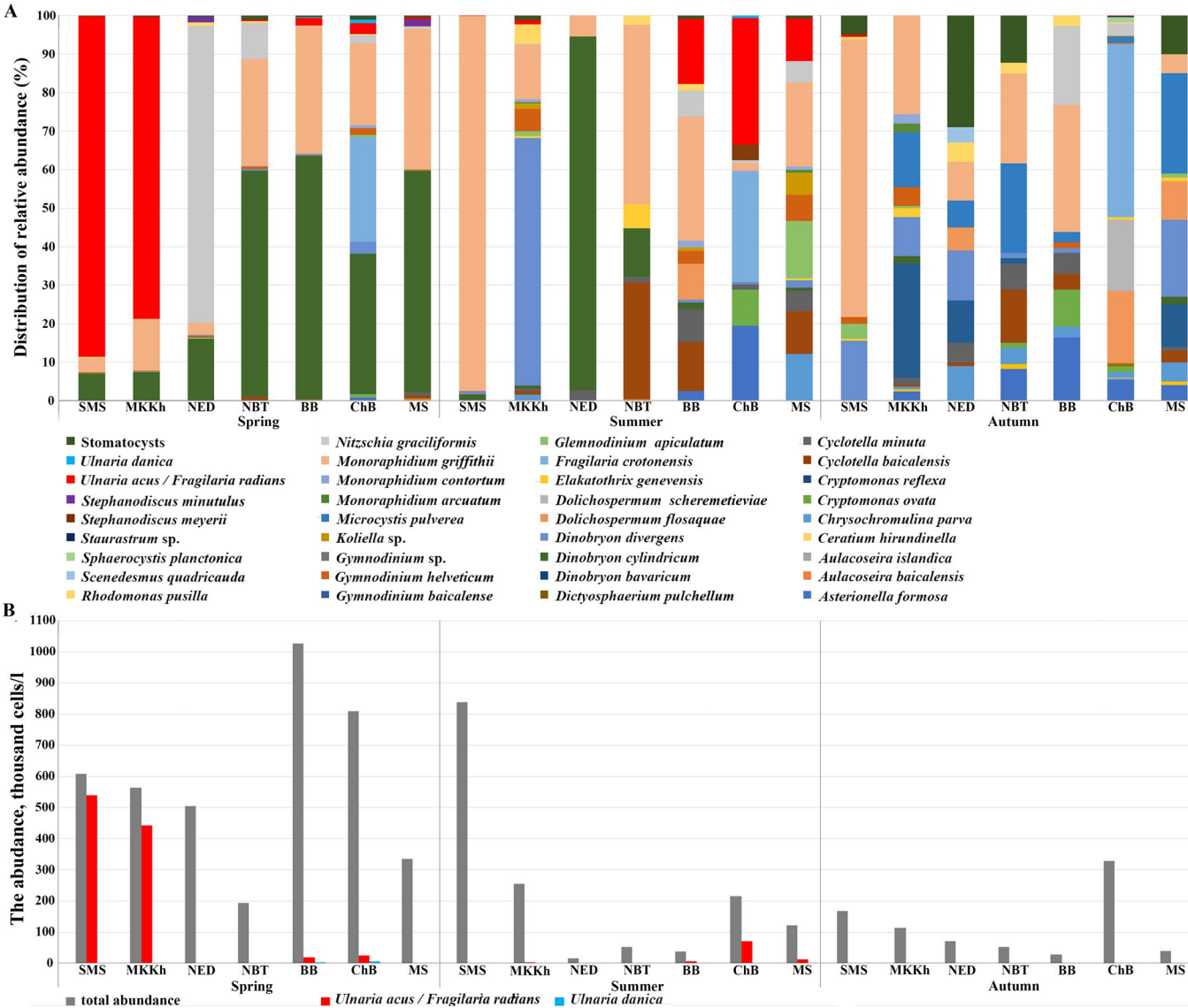


Fig.2. Dynamics of phytoplankton abundance in Lake Baikal in 2017. A – Distribution of individual taxa in the phytoplankton structure; B – Total abundance and abundance of representatives of the genera *Ulnaria* and *Fragilaria*.

In summer, the total abundance of phytoplankton at the stations studied decreased. The maximum of this indicator of 424 thousand cells/l was recorded at the SMS station in South Baikal (Fig. 2B), where the green alga *Monoraphidium griffithii* (Berkeley) Komárková-Legnerová dominated, accounting for up to 97% of the total phytoplankton. In the Middle and Northern parts of the lake, chrysophyte algae of the genus *Dinobryon* and green algae of the genus *Monoraphidium* dominated (Fig. 2A). At the same time, the minimum values of the total abundance were recorded at the NEB station of 15 thousand cells/L (Fig. 2B). At the NBT station, the diatom alga *Lindavia baicalensis* (Skvortsov & K.I.Meyer) Nakov, Guillory, M.L.Julius, E.C.Theriot & A.J.Alverson was recorded, accounting for 30% of the total number. In the bays and strait, the abundance of *U. acus* and *F. radians* increased slightly compared to the spring period. At the ChB station, the proportion of these species increased to 33% of the total abundance (Fig. 2A).

Quantitative indices of autumn phytoplankton in the Baikal pelagic zone varied in a small range from 27 to 83 thousand cells/l. Whereas in the bays this range was significantly greater from 27 thousand cells/L in BB to 329 thousand cells/l in ChB (Fig. 2B). A heterogeneous structure was observed at all stations, with representatives of chrysophyte and green algae dominating (Fig. 2A). *U. acus* and *F. radians* were absent or only single cells were observed. The species *U. danica* was noted by LM at stations ChB and BB in spring, and at station ChB in summer (Fig. 2), however, its numbers did not exceed 0.8% of the total numbers. In autumn, the species was not recorded by the LM method at any of the stations.

Since the morphology of *F. radians* and *U. acus* is almost identical and therefore cannot be reliably identified without electron microscopy and marker gene sequencing data (Zakharova et al., 2023), an SEM analysis of the species content was performed. It was found that *U. acus* dominated in the samples at all stations in spring (Fig. 3). *F. radians* was presented in the Southern (SMS) and Middle Baikal (MKKh), as well as in the bays

(ChB, BB) and the Maloye More Strait (MS), whereas this species was absent from the Northern stations NED and NBT. The highest abundance of *F. radians* according to SEM data was in Chivyrkuisky Bay (ChB) and accounted for 29% of the total number of analyzed cells (Fig. 3). In summer, *F. radians* was found only at three stations, with its proportion decreasing at SMS and MKKh stations, but increasing almost threefold at MS station compared to spring. In autumn, the species was found only at SMS and MKKh in quantities comparable to summer. It should be noted that *U. danica* valves were detected in samples from all three seasons using the SEM method. The maximum quantity of *U. danica* in all seasons was noted for samples collected in Chivyrkuisky and Barguzinsky Bays (ChB, BB), where it reached 76% and 80%, respectively (Fig. 3). In the Northern Basin and Maloye More Strait, the species appeared in summer and increased its proportion in the phytoplankton structure in autumn (Fig. 3). In autumn, a small quantity (up to 1%) was noted in Southern and Middle Baikal, where the species was completely absent in the spring-summer periods.

Since *F. radians* and *U. acus* share some similar morphological features, they cannot be reliably identified by LM alone without electron microscopy data and marker gene sequencing (Zakharova et al., 2023). An analysis of the abundance of the studied species was conducted using SEM. As a result, it was found that *U. acus* dominated in the samples at all stations in spring (Fig. 3). The presence of *F. radians* was noted in Southern (SMS) and Middle Baikal (MKKh), as well as in the bays (ChB, BB) and the Maloye More Strait (MS), whereas this species was absent from the Northern stations NED and NBT. The highest abundance of *F. radians*, according to SEM data, was in Chivyrkuisky Bay (ChB) and accounted for 29% of the total number of analyzed valves (Fig. 3). During the summer, *F. radians* was detected at only three stations. Its proportion decreases at SMS and MKKh stations, and increases almost threefold at MS station compared to spring. In autumn, the species was found only at SMS and MKKh, in numbers comparable to summer.

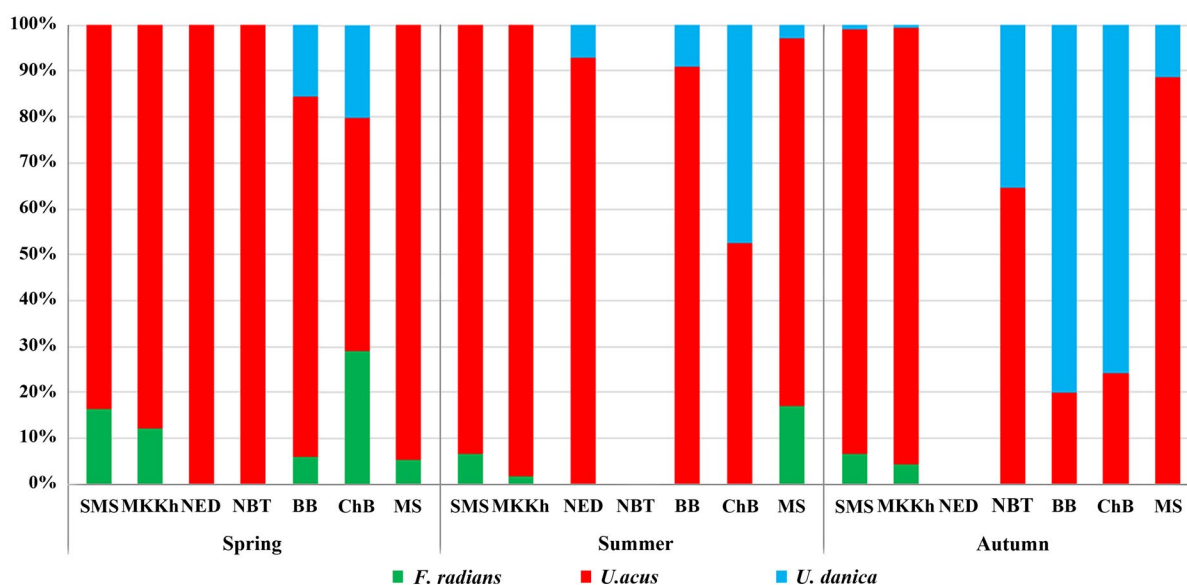


Fig.3. The ratio of *U. acus*, *F. radians* and *U. danica* species in the phytoplankton of Lake Baikal in 2017 according to SEM data.

Using the SEM method, *U. danica* valves were detected in samples from all three seasons. The maximum abundance of *U. danica* in all seasons was observed in samples collected in Chivyrkuisky and Barguzinsky Bays (ChB, BB), where it reached 76% and 80%, respectively (Fig. 3). In the Northern Basin and the Maloye More Strait, the species appeared in summer and increased its share in the phytoplankton structure in autumn (Fig. 3). In autumn, small quantities (up to 1%) were recorded in Southern and Middle Baikal, where the species was completely absent during the spring and summer periods.

3.2. Sequencing data analysis

The data on the number of reads in the analyzed communities are presented in Table 2. ASVs with an identity level of more than 98.5% with the 18S rRNA sequences of *U. acus*, *U. danica* and *F. radians* were used to calculate the relative abundance of these species. Based on the data obtained, it can be concluded that *U. acus* dominated at all sampling stations in the spring and summer. A small number of *F. radians* ASVs were present in the spring samples from Southern and Middle Baikal, as well as in Chivyrkuisky Bay (SMS, MKKh and ChB) (Fig. 4). In summer, ASV of this species is recorded in South Baikal (SMS) in trace amounts, while in the Northern part of the lake at the NED station and in the Maloye More Strait (MS) it reaches 13.3% and 6.6%, respectively, of the total number of reads attributed to the studied species. In autumn, ASV attributed to the species *U. acus*, *U. danica* and *F. radians* were recorded only at four stations out of seven. At the same time, in Middle Baikal (MKKh) and Maloye More (MS), *U. acus* dominated, while in the bays (BB and ChB), ASV of *U. danica* dominated, which was present in the samples of these stations in spring and summer in smaller proportions. In the spring, ASV *U. danica* was detected in SMS and MKKh samples, but their number did not exceed 0.5% of the total number of ASV of the *Ulnaria* and *Fragilaria* genera (Fig. 4).

4. Discussion

Modern ecological research aims to understand the structure of communities and their seasonal variability (community succession), as these factors influence the subsequent food chain. In aquatic ecosystems, the characteristics of the phytoplankton community also have important biogeochemical consequences (Hällfors and Uusitalo, 2013; Behrenfeld et al., 2006). Phytoplankton studies have focused mainly on interannual changes, but that time, changes during the year are rarely taken into account.

According to the data obtained, high phytoplankton concentrations were recorded at the studied stations in spring 2017 (Fig. 2), which, according to the previously adopted classification (Popovskaya, 1977), characterizes this year as highly-moderately productive. According to the LM analysis, the phytoplankton of 2017 was mainly represented by diatoms, chrysophytes and green algae. Among diatoms, the dominance of diatoms of the two-species complex *U. acus* and *F. radians* was noted in the spring (the population counts were conducted for both species together), but their population declined in the summer. In the fall, *U. acus* and *F. radians* were recorded at only two stations out of seven (Fig. 2). This seasonal change coincides with that described earlier for *S. acus* subsp. *radians* (renamed *F. radians*): blooming in the spring, followed by a gradual decrease in population during the summer and an almost complete absence in the fall. However, the LM method, which is widely used to analyze the species composition of phytoplankton, failed to obtain data on the population of each species separately due to their morphological similarity, and *U. danica* was recorded only in the bays. The SEM method and metabarcoding data analysis allowed us to make significant data adjustments, since in the spring of 2017 *U. acus* dominates, while *F. radians* is present in small quantities at all stations, except for the Northern part of the lake (Fig. 3). The seasonal dynamics of the development of species of the *Ulnaria* and *Fragilaria* genera, as well as other representatives of phytoplankton, occurs

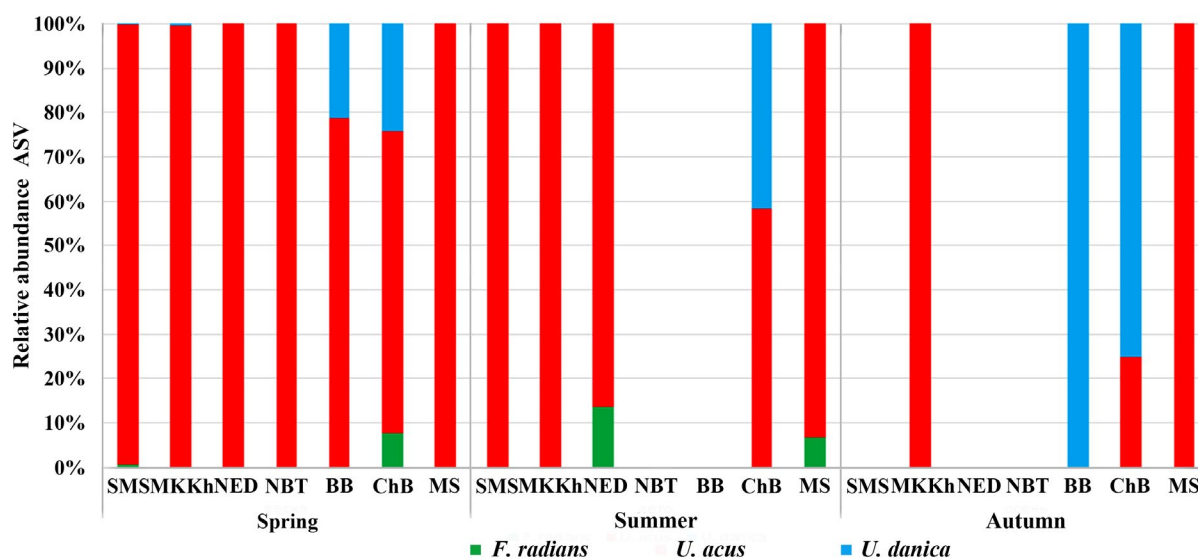


Fig.4. Relative abundance of ASVs assigned to the species *U. acus*, *U. danica* and *F. radians*.

depending on physicochemical factors and the biology of the species. Earlier, when analyzing metabarcoding data, we found that the peaks in the abundance of both species are located close to the period of ice release from the lake. At the same time, the development of the *U. acus* population lags behind *F. radians* by about a month (Morozov et al., 2023). According to the analysis of data obtained during the analysis of the seasonal succession of microeukaryotes and bacteria for the central station of the Listvyanka - Tankhoy settlement section of the Southern Basin of Lake Baikal, the abundance of both species in the *Ulnaria* and *Fragilaria* genera is approximately 1.5 times higher than that of *F. radians*. In the period from March to September 2017 in Lake Baikal (Mikhailov et al., 2022), it was found that the peak of *F. radians* development this year in Southern Baikal occurred in mid-April, while the maximum abundance of *U. acus* shifted to May (Morozov et al., 2023). We assume that it is this fact that led to the fact that in the samples of the hydrological spring of 2017 (late May, early June) we observe the dominance of *U. acus*, which still maintains a high abundance in Southern and Middle Baikal, while *F. radians* ends its vegetation and its proportion is much lower. Nevertheless, the obtained data cannot explain the observed distribution in the northern part of the lake. If we assume that the water warms up later in the northern basin, which should delay the change of species, then the proportion of *F. radians* in the NED and NBT samples should be quite high, however, in the phytoplankton structure of the northern stations, according to the data of two methods, only *U. acus* was noted. At the same time, its abundance was almost 1000 times lower than the abundance in South and Middle Baikal, as well as in the bays. The summer population of the pelagic stations includes both species *U. acus* and *F. radians*. Since the species complete blooming around July (Fig. 2), their abundance is low and they do not dominate the phytoplankton composition. In autumn, when the abundance is still decreasing, the SEM method in the pelagic zone notes the reappearance of *F. radians*, but this does not compare with the metabarcoding data, where only *U. acus* ASVs are recorded for the MKKh station. Despite the fact that the diatom bloom in Lake Baikal occurs at an earlier period, a similar situation was noted in July 2019, when the authors recorded a fairly high abundance of *F. radians*. According to their data, it was suggested that this phenomenon is a result of upwelling (Grachev et al., 2021). *F. radians* cells that have completed their vegetation period sink much more slowly than large-celled diatom species. This phenomenon is the reason why the shells of this species can be observed in the water column throughout the year (Bondarenko et al., 2019). This explains well the fact that we see *F. radians* valves in the SEM analysis, but do not detect ASV *F. radians* in the metabarcoding data analysis.

Interestingly, the SEM and metabarcoding methods note the presence of *U. danica* in the samples from Chivyrkuisky (ChB) and Barguzinsky Bays (BB) in all three seasons (Fig. 3), with a gradual increase in its share relative to *U. acus* and *F. radians*. Despite the obvious differences in the morphology of this species, it was not identified in autumn samples by the SM

Table 2. Read count statistics. Legend: EC – read count after error correction; Tax – reads assigned to *Fragilaria/Ulnaria* taxa.

Samples	Season	Read count	
		EC	Tax
SMS	Spring	26378	2872
MKKh		26600	2958
NED		26413	4
NBT		31285	2
BB		25820	218
ChB		33968	66
MS		30803	8
SMS	Summer	70070	524
MKKh		60515	21
NED		26345	2
NBT		22635	0
BB		N/D	N/D
ChB		23157	3
MS		23753	15
SMS	Autumn	24625	0
MKKh		58273	14
NED		17154	0
NBT		19669	0
BB		14892	221
ChB		24471	2
MS		24580	1

method (Fig. 2), which suggests that using only the LM method distorts the recorded species diversity, especially in seasons with low phytoplankton abundance.

5. Conclusion

The use of molecular methods in combination with scanning electron microscopy data allowed us to reveal the presence of hidden diversity in the structure of phytoplankton in Lake Baikal using diatoms of the genera *Ulnaria* and *Flagilaria* as an example. It is shown that *U. acus* and *F. radians* demonstrate time period differences in distribution. We assume that during the ice-covered period the population is a mixture of these species, but the abundance of *F. radians* decreases by the beginning of the hydrological spring period, while *U. acus* is still at its peak. In the following summer and autumn periods, the abundance of *U. acus* gradually decreases. The reappearance of *F. radians* valves in the Southern and Central parts of the lake in July is not associated with a bloom or active growth of this species. We only note the presence of valves, but do not detect their ASVs in the metabarcoding data. The population of the Northern part of the lake does not follow the identified pattern of replacement of these species and requires additional research with sampling, including during the ice period. *U. danica* is present in the phytoplankton of the bays throughout the open water period, unlike pelagic stations. Its abundance peaks in the autumn.

Acknowledgements

The research was funded by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, project No. 121032300191-3. Analysis of phytoplankton using the LM method were carried out within the framework of project No. 121032300186-9. The authors express their gratitude to the teams of the research vessels “G.Yu. Vereshchagin” and “Akademik V.A. Koptuyug” (The Center for Collective Use «Research vessels Center of LIN SB RAS on Lake Baikal») for assistance in sampling. The study was carried out at the Center for Collective Use of Physicochemical Ultramicroanalysis of the Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (“Ultramicroanalysis”). We express our gratitude to Maslennikova M.M. for assistance in operating the SEM; Klimenkov I.V. and Zakharova Yu.R. for sampling; Mikhailov I.S. for assistance in sampling, DNA extraction and valuable advice when working with the text; Titova L.A. and Usoltseva M.V. for assistance in analyzing phytoplankton using the LM method.

Conflict of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Annenkova N.V., Hansen G., Moestrup Ø. et al. 2015. Recent radiation in a marine and freshwater dinoflagellate species flock. *ISME Journal* 9(8): 1821–1834. DOI: [10.1038/ismej.2014.267](https://doi.org/10.1038/ismej.2014.267)
- Bashenkhaeva M.V., Titova L.A., Martsinechko A.S. et al. 2023. Seasonal changes of phyto-, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the photic layer of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 31–47. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-31](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-31)
- Bashenkhaeva M.V., Zakharova Yu.R., Galachyants Yu.P. et al. 2025. High abundance and diversity of flagellates under ice cover in Lake Baikal revealed by microscopy and metabarcoding. *Journal of Great Lakes Research* 51(3): 1–13. DOI: [10.1016/j.jglr.2025.1025](https://doi.org/10.1016/j.jglr.2025.1025)
- Belykh O.I., Bessudova A.Yu., Gladkih A.S. et al. 2011. *Rukovodstvo po opredeleniyu biomassy vidov fitoplanktona pelagiali ozera Baikal* [Manual for determination of biomass of pelagial phytoplankton species of Lake Baikal]. Irkutsk: Izdatelstvo IGU. (in Russian)
- Belykh O.I., Pomazkina G.V., Tikhonova I.V. et al. 2007. Characteristics of Lake Baikal summer phytoplankton and autotrophic picoplankton. *International Journal on Algae* 9: 247–263.
- Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A. et al. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444: 752–755. DOI: [10.1038/nature05317](https://doi.org/10.1038/nature05317)
- Bondarenko N.A., Timoshkin O.A., Röpstorff P. et al. 2006. The under-ice and bottom periods in the life of *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, a principal Lake Baikal alga. *Hydrobiologia* 568:107–109. DOI: [10.1007/s10750-006-0325-7](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0325-7)
- Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkina L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal. *Limnologica* 75: 19–29.
- Boyd P.W. 2002. Environmental factors controlling phytoplankton processes in the southern ocean. *Journal of Phycology* 38(5): 844–861. DOI: [10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x)
- Bukhtiyarova L.N., Compère P. 2006. New taxonomical combinations in some genera of Bacillariophyta. *Algologia* 16(2): 280–283.
- Bukin Y.S., Mikhailov I.S., Petrova D.P. et al. 2023. The effect of metabarcoding 18S rRNA region choice on diversity of microeukaryotes including phytoplankton. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 39(229): 1–18. DOI: [10.1007/s11274-023-03678-1](https://doi.org/10.1007/s11274-023-03678-1)
- Camacho C., Coulouris G., Avagyan V. et al. 2009. BLAST+: Architecture and applications. *BMC Bioinformatic* 10: 421. DOI: [10.1186/1471-2105-10-421](https://doi.org/10.1186/1471-2105-10-421)
- Compère P. 2001. *Ulnaria* (Kütz.) Compère, a new genus name for *Fragilaria* subgen. *Altera-synedra* Lange-Bertalot with comments on the typification of *Synedra* Ehrenb. In: Ja Hällfors hn R., Kociolek J.P., Witkowski A., Compère P. (Eds.), *Lange-Bertalot Festschrift. Studies on diatoms dedicated to Prof. Dr. h.c. Horst Lange-Bertalot on the occasion of his 65th birthday*. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., pp. 97–101.
- Ehrenberg C.G. 1830. *Organisation, Systematik und geographisches Verhältniss der Infusionsthierchen. Zwei Vorträge*. In: C.G. Ehrenberg. Berlin: Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften.
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T. et al. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–240. DOI: [10.1126/science.281.5374.237](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237)
- Grachev M., Bukin Yu., Blinov V. et al. 2021. Is a high abundance of spring diatoms in the photic zone of Lake Baikal in July 2019 due to an upwelling event? *Diversity* 13(10): 504. DOI: [10.3390/d13100504](https://doi.org/10.3390/d13100504)
- Guseva K.A. 1959. On the methodology of phytoplankton accounting. *Trudy Instituta biologii vodokhranilishch* [Proceedings of the Institute of Reservoir Biology] 5: 44–51. (in Russian)
- Hällfors H., Uusitalo L. 2013. Early warning indicators: phytoplankton. In: Uusitalo L., Hällfors H., Peltonen H. et al. (Eds.), *Indicators of the Good Environmental Status of food webs in the Baltic Sea. GES-REG project, WP3*. pp. 83.
- Hadziavdic K., Lekang K., Lanzen A. et al. 2014. C. Characterization of the 18S rRNA gene for designing universal eukaryote specific primers. *PLoS One* 9(2): e87624. DOI: [10.1371/journal.pone.0087624](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087624)
- Irwin A.J., Finkel Z.V., Schofield O.M.E. et al. 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 28: 459–471.
- Kahlert M., Kelly M.G., Mann D.G. et al. 2019. Connecting the morphological and molecular species concepts to facilitate species identification within the genus *Fragilaria* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology* 55: 948–970. DOI: [10.1111/jpy.12886](https://doi.org/10.1111/jpy.12886)
- Käse L., Geuer J.K. 2018. Phytoplankton Responses to Marine Climate Change – An Introduction. In: Jungblut S., Liebig V., Bode M. (Eds.), *YOU MARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*. Springer, Cham. DOI: [10.1007/978-3-319-93284-2_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_5)
- Kuzmin G.V. 1975. *Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies*. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Lange-Bertalot H., Ulrich S. 2014. Contributions to the taxonomy of needle-shaped *Fragilaria* and *Ulnaria* species. *Lauterbornia* 78: 1–73.
- Latz M.A.C., Grujcic V., Brugel S. et al. 2022. Short- and long-read metabarcoding of the eukaryotic rRNA operon: Evaluation of primers and comparison to shotgun metagenomics sequencing. *Molecular Ecology Resources* 22(6): 2304–2318. DOI: [10.1111/1755-0998.13623](https://doi.org/10.1111/1755-0998.13623)

- Makarova I.V., Pichkily L.O. 1970. On some issues of the methodology for calculating phytoplankton biomass. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal] 55(10): 1488–1494. (In Russian)
- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal Succession and Coherence Among Bacteria and Microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84(2): 404–422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Morozov A., Galachyants Y., Marchenkov A. et al. 2023. Revealing the Differences in *Ulnaria acus* and *Fragilaria radians* Distribution in Lake Baikal via Analysis of Existing Metabarcoding Data. *Diversity* 15(280): 1–10. DOI: [10.3390/d15020280](https://doi.org/10.3390/d15020280)
- Naselli-Flores L., Padisák J. 2023. Ecosystem services provided by marine and freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia* 850(12-13): 2691–2706. DOI: [10.1007/s10750-022-04795-y](https://doi.org/10.1007/s10750-022-04795-y)
- Obolkina L.A., Bondarenko N.A., Doroshchenko L.F. et al. 2000. On the discovery of a cryophilic community in Lake Baikal. *Doklady Akademii Nauk* [Reports of the Academy of Sciences] 371 (6): 815–817. (in Russian)
- Podunay Y.A., Davidovich O.I., Davidovich N.A. 2021. Reproductive compatibility of European populations of two species of *Ulnaria* (Bacillariophyta). *Moscow University Biological Sciences Bulletin* 76(2): 59–64. DOI: [10.3103/S009639252102005X](https://doi.org/10.3103/S009639252102005X)
- Podunay Y.A. 2022. Sexual reproduction, crossing system and biogeography of representatives of the genus *Ulnaria* (Bacillariophyta). Cand. Sc. Dissertation, Institute of biology of the south sea named A.O. Kovalevsky RAS, Sevastopol, Russia. (in Russian)
- Popovskaya G.I. 1977. Phytoplankton dynamics of pelagic of Baikal (1964–1974). In: Afanas'yeva E.L. (Ed.), *Biological productivity of the pelagia of Baikal and its variability*. Novosibirsk: Nauka, pp. 5–39. (in Russian)
- Popovskaya G.I. 2000. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 3: 215–225.
- Popovskaya G.I., Belykh O.I. 2003. Stages of the study of autotrophic picoplankton of Lake Baikal. *Hydrobiological Journal* 39: 12–24.
- Popovskaya G.I., Usoltseva M.V., Domysheva V.M. et al. 2015. The spring phytoplankton in the pelagic zone of Lake Baikal during 2007–2011. *Geography and Natural Resources* 36(3): 253–262. DOI: [10.1134/S1875372815030051](https://doi.org/10.1134/S1875372815030051)
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. 1990. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rusanovskaya O.O., Shimaraeva S.V., Karnaukhov D.Y. et al. 2020. Analysis of long-term dynamics of the plankton community of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 748–749. DOI: [10.31951/2658-3518-2020-A-4-748](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-748)
- Sarmiento J.L., Slater R., Barber R. et al. 2004. Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochemical Cycles* 18: GB3003. DOI: [10.1029/2003GB002134](https://doi.org/10.1029/2003GB002134)
- Schloss P.D. 2020. Reintroducing mothur: 10 years later. *Applied and environmental microbiology* 86(2): e02343-19.
- Shishlyannikov S.M., Nikonova A.A., Bukin Y.S. et al. 2018. Fatty acid trophic markers in Lake Baikal phytoplankton: A comparison of endemic and cosmopolitan diatom-dominated phytoplankton assemblages. *Ecological Indicators* 85: 878–886. DOI: [10.1016/j.ecolind.2017.11.052](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.11.052)
- Smetacek V. 1985. Role of sinking in diatom life history cycles. *Marine Biology* 84: 239–251.
- Smetacek V. 1998. Biological oceanography: Diatoms and the silicate factor. *Nature* 391: 224–225.
- Stoeck T., Bass D., Nebel M. et al. 2010. Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. *Molecular ecology* 19: 21–31.
- Usoltseva M.V., Titova L.A., Firsova A.D. et al. 2023. Long-term dynamics of dominant diatom species abundance of spring phytoplankton in three basins of the pelagic zone of Lake Baikal in 1964–1984 and 2007–2016. *Limnology and Freshwater Biology* 6(2): 55–62. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-55](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-55)
- Williams D.M. 1986. Comparative morphology of some species of *Synedra* Ehrenb. with a new definition of the genus. *Diatom Research* 1(1): 131–152.
- Williams D.M. 2011. *Synedra*, *Ulnaria*: definitions and descriptions – a partial resolution. *Diatom Research* 26(2): 149–153. DOI: [10.1080/0269249X.2011.587646](https://doi.org/10.1080/0269249X.2011.587646)
- Williams D.M., Round F.E. 1987. Revision of the genus *Fragilaria*. *Diatom Research* 2(2): 267–288.
- Zakharova Y., Marchenkov A., Petrova D. et al. 2023. Delimitation of Some Taxa of *Ulnaria* and *Fragilaria* (Bacillariophyceae) Based on Genetic, Morphological Data and Mating Compatibility. *Diversity* 15(271): 1–26. DOI: [10.3390/d15020271](https://doi.org/10.3390/d15020271)

Пространственные и временные различия в развитии видов *Ulnaria danica*, *Ulnaria acus* и *Fragilaria radians* в озере Байкал

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYПетрова Д.П.^{*}, Галачянц Ю.П.^{*}, Фирсова А.Д.^{*}

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, г. Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. Оценка разнообразия фитопланктона в пресноводных водоемах сильно зависит от методов, используемых при таксономической идентификации. Бесшовные диатомовые водоросли из родов *Ulnaria* (Kützing) Compère и *Fragilaria* Kützing доминируют в составе фитопланктона в пресноводных экосистемах. Применение комплексного подхода, включающего мета-баркодирование с использованием анализа фрагментов V3-V4 региона 18S рРНК, световой и сканирующей электронной микроскопии, позволило провести оценку различий в распределении этих видов в оз. Байкал. Показано, что в 2017 году Южной и Средней части оз. Байкал происходит постепенная смена исследуемых видов, что обусловлено тем, что пик развития *Fragilaria radians* опережает *Ulnaria acus*. В период гидрологической весны пелагической зоне озера в этих районах, в Чивыркуйском и Баргузинском заливах среди диатомей доминировала *U. acus*. Развитие популяции в Северной части озера не соответствовало выявленным тенденциям, согласно которым в конце весны здесь следовало ожидать высокую численность обоих видов, однако она не превышала 3% от общей численности. В летний период численность *U. acus* значительно снижалась и достигала своего минимума осенью. *Ulnaria danica* представлена в фитопланктоне крупных заливов в течении всего периода исследования.

Ключевые слова: Метабаркодирование, микроскопия, диатомовые водоросли, 18S рРНК, озеро Байкал

Для цитирования: Петрова Д.П., Галачянц Ю.П., Фирсова А.Д. Пространственные и временные различия в развитии видов *Ulnaria danica*, *Ulnaria acus* и *Fragilaria radians* в озере Байкал // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 5. - С. 1178-1195. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-5-1178](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-5-1178)

1. Введение

Фитопланктон является основным участником в создании органического вещества для водных экосистем, обеспечивая половину глобальной первичной продукции (Field et al., 1998; Käse and Geuer, 2018; Naselli-Flores and Padisák, 2023), а его изменчивость определяет развитие и динамику всех последующих трофических уровней, оказывая непосредственное влияние на питание, рост, размножение и выживание различных организмов (Smetacek, 1985; Smetacek, 1998; Hållfors and Uusitalo, 2013). Известно, что изменения условий окружающей среды, влияют на развитие фитопланктона (Irwin et al., 2006), а как следствие и на весь биогеохимический цикл в водоемах (Behrenfeld et al., 2006). Анализ численности и биомассы фитопланктона совместно с такими физическими параметрами, как апвеллинг и перемешивание, предпо-

лагает возможность разделения океана на основные биомы, а затем спрогнозировать их изменения в ответ на потепление климата (Sarmiento et al., 2004; Boyd, 2002). Таким образом, понимание механизмов, регулирующих структуру фитопланктонных сообществ, дает представление о потенциальных последствиях изменений окружающей среды и их влиянии на более высокие трофические уровни.

Озеро Байкал - самое глубокое и крупное олиготрофное озеро в мире. Фитопланктон озера характеризуется неоднородным пространственным распределением по всей акватории озера. Непрерывные многолетние исследования показали, что фитопланктон пелагиали характеризуется резкими межгодовыми и сезонными колебаниями численности и биомассы (Поповская, 1977; Поповская и др., 2015; Bondarenko et al., 2019; Usoltseva et al., 2023). Подледный период (февраль-апрель) для озера Байкал характеризуется массовым раз-

^{*}Автор для переписки.

Адрес e-mail: daryapetr@gmail.com (Д.П. Петрова)

Поступила: 05 сентября 2025; **Принята:** 10 октября 2025;
Опубликована online: 31 октября 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



витиём диатомовых водорослей и динофлагеллят на границе раздела фаз «лед – вода» (Оболкина и др., 2000; Popovskaya, 2000; Bondarenko et al., 2006; Annenkova et al., 2015; Bashenkhaeva et al., 2025). Массовое развитие диатомей продолжается вплоть до июля (Mikhailov et al., 2022), тогда как в летний период (июль и август) основная продукция зависит от цианопрокариот родов *Synechocystis* и *Synechococcus* (Popovskaya and Belykh, 2003; Belykh et al., 2007), а также от динофитовых, зеленых и хризифитовых водорослей (Mikhailov et al., 2022). В сентябре–октябре наблюдается второй пик общего разнообразия диатомовых водорослей (Popovskaya, 2000; Mikhailov et al., 2022; Bashenkhaeva et al., 2023; Grachev et al., 2021).

Пеннатные бесшовные диатомеи – одни из основных продуцентов оз. Байкал, они играют важную роль в весеннем цветении фитопланктона. Ранее в числе доминирующих видов диатомей был отмечен вид *Synedra acus* subsp. *radians* (Kützing) Skabitchevsky (Popovskaya, 2000; Поповская и др., 2015; Bondarenko et al., 2019; Usoltseva et al., 2023), *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg (Popovskaya, 2000; Shishlyannikov et al., 2018) и *Synedra acus* Kützing (Поповская и др., 2015; Rusanovskaya et al., 2020). Род *Synedra* считался широко распространенным в наземных водоемах различного типа, однако при описании рода не был выбран типовой вид (Ehrenberg, 1830). Позднее Д. Вильямсом и Ф. Раундом были проведены ревизии родов *Fragilaria* и *Synedra*, основанные на данных электронной микроскопии (Williams, 1986; Williams and Round, 1987; Round et al., 1990). Это привело к тому, что некоторые из видов были перенесены в род *Fragilaria*, в частности пресноводный вид *S. acus* subsp. *radians*, ставший *Fragilaria radians* (Kützing) D.M. Williams & Round (Williams and Round, 1987). В 2001 П. Компре повысив до родового ранга название *Synedra* subgen. *ulnaria* Kützing и выбрав вид *Synedra ulna* в качестве типового, что привело к появлению рода *Ulnaria* (Kützing) Compère (Compère, 2001). В результате таксономической ревизии род *Ulnaria* сформирован пресноводными пеннатными бесшовными видами. *Synedra acus* в настоящий момент известна как *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal (Lange-Bertalot and Ulrich, 2014), а *Synedra ulna* – *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère (Williams, 2011). Однако, считается, что Западная часть Евразийского континента заселена *U. ulna*, Восточная – *Ulnaria danica* (Kützing) Compère & Bukhtiyarova (Bukhtiyarova and Compère, 2006). Популяции *U. ulna* способны к межвидовой гибридизации с популяциями *U. danica*, находящимися в районе Западно Сибирской низменности и к востоку от нее вплоть до оз. Байкал (Подунай и др., 2021; Подунай, 2022.). Согласно ранее полученным данным в озере Байкал обнаружена только *U. danica* (Zakharova et al., 2023).

Разделение видов внутри родов *Fragilaria* и *Ulnaria* затруднено. Отчасти, по мнению разных авторов, это связано с морфологическими описаниями видов, которые не во всех случаях сделаны достаточно подробно и однозначно, что привело к

тому, что в ряде случаев имеет место наложение морфологических признаков (Kahlert et al., 2019; Zakharova et al., 2023). Традиционно таксоны фитопланктона идентифицировались с помощью световой микроскопии (СМ). Однако использование только этого метода для правильной идентификации видов *Fragilaria* и *Ulnaria* в составе фитопланктона оказывается явно недостаточным и приводит к объединению данных и недоучету численности видов *U. acus* и *F. radians* в структуре байкальского фитопланктона по причине их морфологического сходства. Таким образом, требуется применения более трудоемкого метода – сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) (Zakharova et al., 2023). В последние годы использование метабаркодинга с амплификацией маркерных генов при исследовании пресноводного фитопланктона открыло большие перспективы по изучению разнообразия, в том числе и для озера Байкал. При этом выбор праймеров и маркеров, а также их специфичность для воздействия на конкретные группы водорослей, является важным этапом, который строго зависит от целей исследований и наличия соответствующих баз данных (Hadziavdic et al., 2014; Latz et al., 2022; Bukin et al., 2023). Ранее нами также показано, что использование метабаркодирования, основанного на анализе переменного фрагмента V3-V4 18S rRNA, позволяет достоверно идентифицировать и проводить качественные сравнения между этими двумя видами в природных популяциях (Zakharova et al., 2023; Morozov et al., 2023).

Таким образом, целью данной работы была провести оценку относительной численности видов *Ulnaria danica*, *Ulnaria acus* и *Fragilaria radians* на разных станциях оз. Байкал в течении трех сезонов (гидрологическая весна, лето и осень) на основе применения комплексного подхода: анализа данных метабаркодирования и микроскопии.

2. Материалы и методы

2.1. Отбор проб

Отбор проб проводился с борта научно-исследовательских судов «Г.Ю. Верецагин» и «Академик В.А. Коптюг» (ЦКП «Центр комплексных судовых исследований Байкала») на 7 станциях озера Байкал, в период весеннего перемешивания (май, июнь), прямой стратификации летом (Июль) и осенью (сентябрь) 2017 года (Таблица 1, Рис. 1) с помощью пробоотборника SBE 32 Carousel water sampler (Sea-Bird Electronics, США). Равные объемы воды были собраны с глубины 0, 5, 10, 15, 20, 25 м и использованы для дальнейшего анализа.

2.2. Анализ фитопланктона

Анализ фитопланктона проводился для комплексных проб воды (200 мл воды из разных слоев). Для количественного определения и идентификации фитопланктона с помощью световой микроскопии 1,2 л каждой объединенной пробы, зафиксированной раствором Люголя (конечная

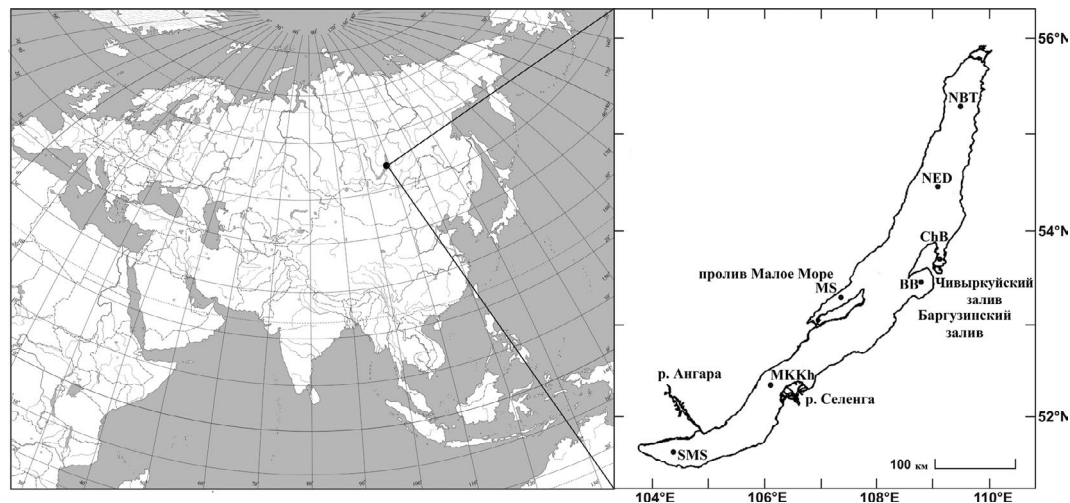


Рис.1. Схема отбора проб фитопланктона.

концентрация $KI - 0,66\%$, $I_2 - 0,33\%$) (Гусева, 1959). Концентрирование проб проводили методом отстаивания и последующего сифонирования. Подсчет микроводорослей проводили на световом микроскопе AxiostarPlus («Zeiss», Германия) при увеличении в $\times 200$ в двух повторностях. Численность рассчитывали по методике Г.В. Кузьмина (Кузьмин, 1975), биомассу — по методу «истинного объема» клеток (Макарова и Пичкилы, 1970; Белых и др., 2011). Для анализа методом электронной микроскопии 20 мл пробы фильтровали через поликарбонатные фильтры 1 мкм (Whatman, USA) и затем пропускали через фильтр 20 мл 70% этанола с целью обезвоживания. Фильтр высушивали при комнатной температуре, прикрепляли на столик для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), напыляли золотом в вакуумной установке SDC 004 (Balzers, Лихтенштейн) и анализировали с помощью сканирующего электронного микроскопа FEI Quanta 200 (FEI, USA) в приборном центре коллективного пользования физико-химического ультрамикрoанализа

ЛИН СО РАН (ЦКП «Ультрамикрoанализ»). Подсчет створок *U. acus*, *F. radians* и *U. danica* производился в дважды среди 100 случайно встреченных створок.

2.3. Выделение ДНК, амплификация и секвенирования

С целью выделения ДНК были отобраны интегральные пробы воды общим объемом 20 л (равные объемы проб с разных глубин). Пробы были предварительно профильтрованы с использованием предфильтра с диаметром пор 27 мкм, а затем через поликарбонатные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм (Whatman, США). Биомассу с мембраны смывали в стерильный ТЕ буфер (10 mM Tris-HCl, 1 mM EDTA, pH8.0) и хранили при $-80^{\circ}C$. Перед выделением ДНК образцы размораживали при температуре $4^{\circ}C$. Биомассу из ТЕ-буфера концентрировали методом центрифугирования при 16 100 об/мин, $4^{\circ}C$ в течение 30 мин. ДНК из осадка клеток выделяли по описанному ранее методу (Bukin et al., 2023).

Таблица 1. Станции и календарь отбора проб в озере Байкал в 2017 г.

Местоположение		Станции	Координаты		Даты отбора проб		
			Широта	Долгота	Весна	Лето	Осень
Пелагическая зона озера	Южная котловина	Центральная станция разреза поселок Маритуй – поселок Солзан (SMS)	51 38.710	104 13.715	26.05.2017	18.07.2017	26.09.2017
	Средняя котловина	Центральная станция разреза мыс Красный Яр – протока Харауз (MKKh)	52 20.722	106 03.870	29.05.2017	20.07.2017	29.09.2017
	Северная котловина	Центральная станция разреза мыс Елохин – поселок Давша (NED)	54 27.052	109 04.164	01.06.2017	22.07.2017	01.09.2017
		Центральная станция разреза поселок Байкальское – мыс Турали (NBT)	55 19.487	109 28.707	02.06.2017	23.07.2017	02.09.2017
Заливы и проливы		Баргузинский залив (BB)	53 27.245	108 44.387	31.05.2017	25.07.2017	31.09.2017
		Чивыркуйский залив* (ChB)	53 42.564	109 06.384	04.06.2017	25.07.2017	04.09.2017
		Пролив Малое Море (MS)	53 14.500	107 15.416	05.06.2017	21.07.2017	05.09.2017

Примечание: * В ChB пробы были отобраны с глубины 0 м and 8 м.

Ампликонные библиотеки фрагментов V3-V4 региона 18S рРНК были получены с помощью праймеров TAREuk454FWD1 5'-CCAGCASCYGC GGTAATTCC-3' и TAREukREV3 5'-ACTTTCGTTCTTGAT-3' (Stoeck et al., 2010). Библиотеки были секвенированы на Illumina Miseq с использованием набора реагентов MiSeq® v3 (2x300 п.н.). Работа проводилась с использованием оборудования ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ.

2.4. Анализ данных метабаркодирования

Библиотеки ампликонов 18S рРНК были проанализированы в mothur 1.44.11 (Schloss, 2020). Данные секвенирования для получения 97% идентичных ASV (вариант последовательности ампликона - amplicon sequence variant) были проанализированы в Usearch 11.0.667. При этом прочтения R1 и R2 объединяли, последовательности фланкирующих праймеров отрезали и фильтровали по уровню ожидаемых ошибок менее одной на фрагмент и генерировали ASV по алгоритму Unoise 3. ASV были сгенерированы при отсечении 4 замен. Таблицу встречаемости ASV по образцам генерировали путем картирования сырых данных на полученные ASV с уровнем идентичности 99%. Для полученных ASV с использованием программы mothur и базы данных SILVA v.138 была проведена таксономическая классификация. Поскольку эта база данных не предлагает таксономического определения ниже рода, все ASV, отнесенные к родам *Ulnaria* и *Fragilaria*, были сопоставлены с последовательностями 18S рРНК, секвенированными из моноклональных штаммов байкальских диатомовых водорослей *U. acus*, *U. danica* и *F. radians* (Zakharova et al., 2023), с использованием blastn 2.2.31 + (Camacho et al., 2009). Результаты blast-анализа (совпадения с уровнем идентичности более 98.5%) и численность ASV были использованы для расчета относительной встречаемости видов *U. acus*, *U. danica* и *F. radians* в анализируемых сообществах.

3. Результаты

3.1. Видовой состав фитопланктона

С помощью световой микроскопии (СМ) определены видовая структура, количественные показатели и пространственное распределение фитопланктона на семи станциях озера Байкал в течение гидрологической весны (май – июнь), лета и осени 2017 г. (Таблица 1, Рис. 1). Выявлено, что весенний фитопланктон 2017 г., в основном, был представлен диатомовыми, хризифитовыми и зелеными водорослями (Рис. 2А). Общая численность фитопланктона на исследуемых станциях в этот период варьировала в широком диапазоне 193,5 тыс. кл./л. на Севере озера (NBT) до 1027 тыс. кл./л. в Баргузинском заливе (BB) (Рис. 2Б). Основу численности на станциях SMS в Южном Байкале и МКKh в Средней котловине составляли диатомовые водо-

росли *U. acus* и *F. radians* которые из-за схожих морфологических признаков учитываются совместно при анализе методом СМ. На долю этих видов приходилось 90% и 78% от общего количества фитопланктона на данных станциях. В Северной части озера на станциях NEB и NBT, а также в заливах и проливе Малое Море (станции ChB, BB и MS) численность данных видов была низкой и не превышала 3%. Доминирующим видом была хризифитовая водоросль *Dinobryon cylindricum* Imhof., на долю которой на станциях NBT и BB приходилось 59% и 63%, соответственно, от общего количества фитопланктона. Содоминирующим комплексом водорослей были зеленые рода *Monoraphidium* (Рис. 2А). Среди диатомовых по численности здесь доминировал вид *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot & Simonsen.

В летний период общая численность фитопланктона на исследуемых станциях снизилась. Максимум этого показателя 424 тыс. кл./л. был отмечен на станции SMS в Южном Байкале (Рис. 2Б), где доминировала зеленая водоросль *Monoraphidium griffithii* (Berkeley) Komárková-Legnerová, на долю которой приходилось до 97% от общего количества фитопланктона. В Средней и Северной части озера доминировали хризифитовые водоросли из рода *Dinobryon* и зеленые рода *Monoraphidium* (Рис. 2А). При этом минимальные значения общей численности были отмечены на станции NEB – 15 тыс. кл./л. (Рис. 2Б). На станции NBT была зафиксирована диатомовая водоросль *Lindavia baicalensis* (Skvortsov & K.I.Meyer) Nakov, Guillory, M.L.Julius, E.C.Theriot & A.J.Alverson, на долю которой по численности приходилось 30 %. В заливах и проливе численность видов *U. acus* и *F. radians* по сравнению с весенним периодом незначительно увеличилась. На станции ChB доля этих видов выросла до 33% от общей численности (Рис. 2А).

Количественные показатели осеннего фитопланктона пелагиали Байкала варьировали в небольшом диапазоне 27 до 83 тыс. кл./л. Тогда как в заливах этот диапазон был существенно больше от 27 тыс. кл./л. в BB до 329 тыс. кл./л. в ChB (Рис. 2Б). На всех станциях отмечалась разнородная структура, при этом доминировали представители хризифитовых и зеленых водорослей (Рис. 2А). *U. acus* и *F. radians* отсутствовали или отмечались единичные клетки. Вид *U. danica* по данным световой микроскопии был отмечен на станциях ChB и BB весной, а также на станции ChB в летний период (Рис. 2), однако, численность его не превышала 1% от общей численности. Осенью методом СМ вид не был зарегистрирован не на одной из станций.

Поскольку *F. radians* и *U. acus* имеют часть перекрывающихся морфологических признаков, это приводит к тому, что их нельзя надежно идентифицировать только по данным СМ без данных электронной микроскопии и секвенирования маркерных генов (Zakharova et al., 2023). Был проведен анализ численности исследуемых видов с использованием СЭМ. В результате установлено, что весной в образцах на всех станциях доминировала *U. acus* (Рис. 3). В Южном (SMS) и Среднем Байкале (МКKh), а также

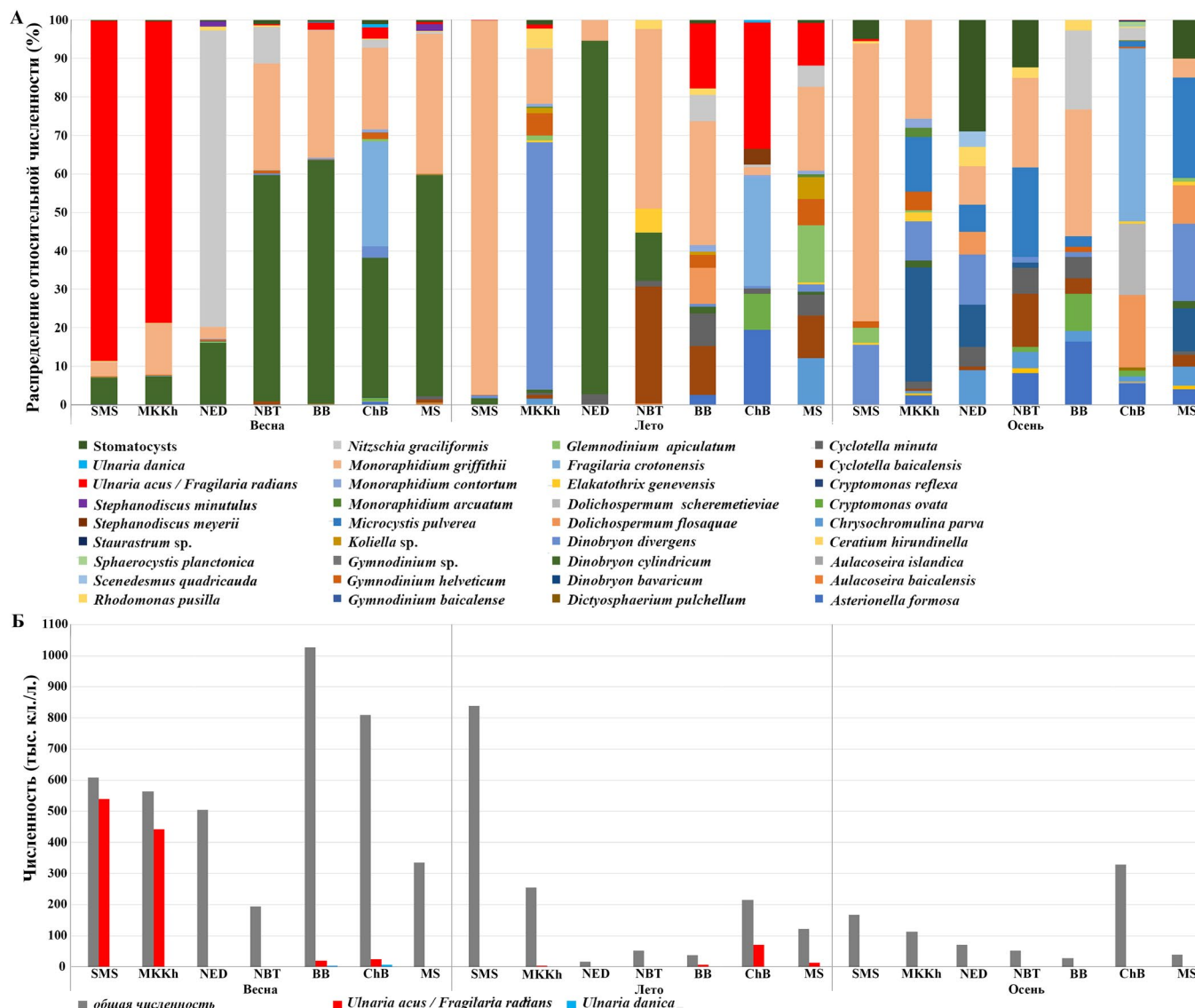


Рис. 2. Сезонная динамика численности фитопланктона в оз. Байкал в 2017 г. А – Распределения отдельных таксонов в структуре фитопланктона; Б – Общая численность и численности представителей родов *Ulnaria* и *Fragilaria*.

заливах (ChB, BB) и проливе Малое море (MS) отмечалось присутствие *F. radians*, тогда как на северных станциях NED и NBT этот вид отсутствовал. Самое большое количество *F. radians* по данным СЭМ было в Чивыркуйском заливе (ChB) и составляло 29% от общего числа анализируемых клеток (Рис. 3). В летний период *F. radians* обнаружена только на трех станциях, при этом её доля снижается на станциях SMS и MKKh, однако, увеличивается почти в три раза на станции MS по сравнению с весной. Осенью вид обнаружен только на SMS и MKKh в количествах сопоставимых с летом.

Следует отметить, что методом СЭМ створки *U. danica* обнаружены в образцах всех трех сезонов. Максимальное количество *U. danica* во все сезоны отмечается для образцов, отобранных в Чивыркуйском и Баргузинском заливе (ChB, BB), где достигает 76% и 80%, соответственно (Рис. 3). В Северной котловине и проливе Малое Море вид появляется летом и увеличивает свою долю в структуре фитопланктона осенью (Рис. 3). Осенью небольшое количество (до 1%) отмечено в Южном и Среднем Байкале, где вид полностью отсутствовал в весенне-летний периоды.

3.2. Анализ данных секвенирования

Данные о количестве прочтений в анализируемых сообществах представлены в Таблице 2. ASV, для которых уровень идентичности с последовательностями 18S рРНК штаммов *U. acus*, *U. danica* и *F. radians* составил более 98.5%, были использованы для расчета относительной встречаемости данных видов. Исходя из полученных данных можно сделать вывод, что в весенний и летний период на всех станциях, где проходил отбор проб, доминировала *U. acus*. В весенних образцах из Южного и Среднего Байкала, а также в Чивыркуйского залива (SMS, MKKh и ChB) присутствует небольшое количество ASV *F. radians* (Рис. 4). Летом ASV этого вида регистрируется в Южной Байкале (SMS) в следовых количествах, тогда как в Северной части озера на станции NED и в проливе Малое Море (MS) достигает 13,3% и 6,6%, соответственно, от общего количества прочтений, отнесенных к исследуемым видам. В осенний период ASV, отнесенные к видам *U. acus*, *U. danica* и *F. radians*, регистрировались только на четырех станциях из семи. При этом в Среднем Байкале (MKKh) и Малом Море (MS) доминиро-

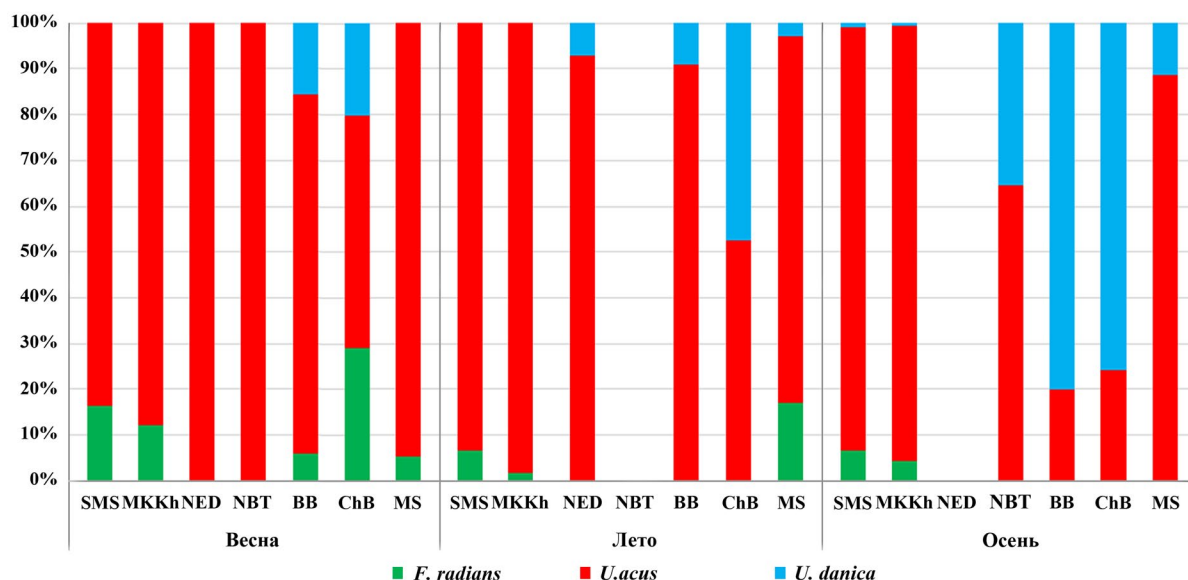


Рис.3. Соотношение видов *U. acus*, *F. radians* и *U. danica* в фитопланктоне озера Байкал в 2017 году по данным СЭМ.

вала *U. acus*, тогда как в заливах (BB и ChB) доминировали ASV *U. danica*, которая присутствовала в образцах этих станций весенний и летний период в меньших долях. В весенний период ASV *U. danica* была обнаружена в образцах SMS и MKKh, однако, их количество не превышало 0,5% от общего количества ASV родов *Ulnaria* и *Fragilaria* (Рис. 4).

4. Обсуждение

Современные экологические исследования направлены на понимание структуры сообществ и их сезонной изменчивости (сукцессии сообществ), поскольку эти факторы влияют на последующую трофическую цепь. В водных экосистемах характеристики сообщества фитопланктона также имеют серьезные биогеохимические последствия (Hällfors and Uusitalo, 2013; Behrenfeld et al., 2006). Исследования фитопланктона сосредоточены в основном на межгодовых изменениях, в то время как внутригодовые изменения рассматриваются редко.

Согласно полученным данным весной 2017 года на исследуемых станциях были отмечены высокие концентрации фитопланктона (Рис. 2), что, согласно принятой ранее классификации (Поповская, 1977), характеризует этот год как высоко-среднепродуктивный. По данным анализа СМ выявлено, что фитопланктон 2017 г., в основном, был представлен диатомовыми, хризифитовыми и зелеными водорослями. Среди диатомей в весенний период отмечалось доминирование диатомовых водорослей комплекса из двух видов *U. acus* и *F. radians* (учет численности велся суммарно для двух видов), однако их численность снижалась летом. Осенью *U. acus* и *F. radians* были зарегистрированы только на двух станциях из семи (Рис. 2). Такое сезонное изменение совпадает с описанным ранее для *S. acus* subsp. *radians* (переименована в *F. radians*): цветение весной, за которым следует постепенное уменьшение численности в течение лета и практически полное отсутствие осенью. Однако, методом СМ, который широко применяется для анализа видового состава фитопланктона, не уда-

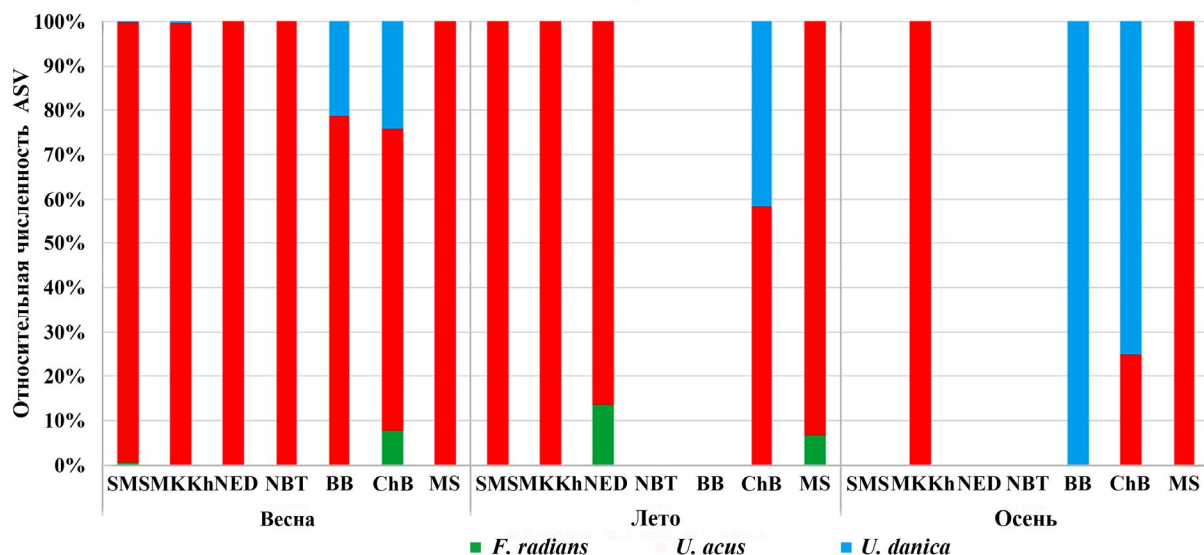


Рис.4. Относительная численность ASV, отнесенных к видам *U. acus*, *U. danica* и *F. radians*.

лось получить данные о численности каждого вида в отдельности из-за их морфологической схожести, а *U. danica* отмечалась только в заливах. Метод СЭМ и анализ данных метабаркодирования, позволили провести значительную корректировку данных, так весной 2017 г. доминирует *U. acus*, тогда как *F. radians* представлена в небольших количествах на всех станциях, кроме Северной части озера (Рис. 3). Сезонная динамика развития видов родов *Ulnaria* и *Fragilaria*, как и других представителей фитопланктона происходит в зависимости от физико-химических факторов и биологии видов. Ранее при анализе данных метабаркодирования нами было установлено, что пики численности обоих видов расположены близко к периоду освобождения озера от льда. При этом развитие популяции *U. acus* отстает от *F. radians* примерно на месяц (Morozov et al., 2023). Согласно анализу данных, полученных при анализе сезонной сукцессии микроэукариот и бактерий для центральной станции разреза поселок Листвянка – поселок Танхой Южной котловины оз. Байкал в период с марта по сентябрь 2017 г (Mikhailov et al., 2022), установлено, что пик развития *F. radians* в этом году в Южной Байкале приходился на середину апреля, тогда как максимум численности *U. acus* сдвинут на май (Morozov et al., 2023). Мы предполагаем, что именно этот факт привел к тому, что в образцах гидрологической весны 2017 (конец мая, начала июня) мы наблюдаем доминирование *U. acus*, которая еще сохраняет высокую численность в Южном и Среднем Байкале, тогда как *F. radians* заканчивает свою вегетацию, и ее доля гораздо ниже. Схожая ситуация наблюдается и при анализе весеннего фитопланктона в 2020 году методом СЭМ. Тем не менее, полученные данные не могут объяснить наблюдаемое распределение в Северной части озера. Если предположить, что в северной котловине вода прогревается позже, что должно задерживать смену видов, то доля *F. radians* в образцах NED и NBT должна быть достаточно высокой, однако, в структуре фитопланктона северных станций по данным двух методов отмечалась только *U. acus*. При этом ее численность почти в 1000 раз была ниже численности в Южном и Среднем Байкале, а также заливах. Летняя популяция пелагических станций включает оба вида *U. acus* и *F. radians*. Поскольку виды завершают цветение приблизительно в июле (Рис. 2), то их количество невысокое и они не доминируют в составе фитопланктона. Осенью, когда численность еще снижается методом СЭМ в пелагиали отмечается повторное появление *F. radians*, однако, это не сопоставляется с данными метабаркодирования, где для станции МККх регистрируются ASV только *U. acus*. Несмотря на то, что цветение диатомей в оз. Байкал приходится на более ранний период, похожая ситуация была отмечена в июле 2019 г., когда авторами регистрировалась достаточно высокая численность *F. radians*. Согласно их данным, было выдвинуто предположение, что это явление является результатом апвеллинга (Grachev et al., 2021). Окончившие свою вегетацию клетки *F. radians*, погружаются гораздо медленнее крупноклеточных

Таблица 2. Статистика количества прочтений. Условные обозначения: EC – количество прочтений после коррекции ошибок; Tax – прочтения, отнесенные к таксонам *Fragilaria/Ulnaria*.

Образец	Сезон	Количество прочтений	
		EC	Tax
SMS	Весна	26378	2872
МККх		26600	2958
NED		26413	4
NBT		31285	2
BB		25820	218
ChB		33968	66
MS		30803	8
SMS	Лето	70070	524
МККх		60515	21
NED		26345	2
NBT		22635	0
BB		н.д.	н.д.
ChB		23157	3
MS		23753	15
SMS	Осень	24625	0
МККх		58273	14
NED		17154	0
NBT		19669	0
BB		14892	221
ChB		24471	2
MS		24580	1

видов диатомей. Данное явление служить причиной того, что панцири этого вида можно наблюдать в толще воды в течении всего года (Bondarenko et al., 2019). Это хорошо объясняет тот факт, что мы видим створки *F. radians* при анализе методом СЭМ, но не обнаруживаем ASV *F. radians* при анализе данных метабаркодирования.

Интересно, что методами СЭМ и метабаркодирования отмечается присутствие *U. danica* в пробах из Чивыркуйского (ChB) и Баргузинского заливов (BB) во все три сезона (Рис. 3), при этом происходит постепенное увеличение ее доли по отношению к *U. acus* и *F. radians*. Не смотря на явные различия морфологии этого вида, она не была идентифицирована в осенних пробах методом СМ (Рис. 2), что позволяет нам предположить, что при использовании только метода СМ происходит искажение регистрируемого видового разнообразия, особенно в сезоны с низкой численность фитопланктона.

5. Заключение

Использование молекулярных методов в совокупности с данными сканирующей электронной микроскопии, позволили выявить наличие скрытого разнообразия в структуре фитопланктона оз. Байкал на примере диатомовых водорослей родов *Ulnaria* и *Flagilaria*. Показано, что *U. acus* и *F. radians* демонстрируют временные различия в распреде-

лении. Мы предполагаем, что в подледный период популяция представляет из себя смесь этих видов, однако численность *F. radians* уменьшается к началу периода гидрологической весны, в то время как *U. acus* находится еще на пике своей численности. В последующие летний и осенний периоды численность *U. acus* постепенно снижается. Повторное появление створок *F. radians* в Южной и Средней частях озера в июле не связано с «цветением» или активным ростом данного вида, поскольку мы отмечаем только наличие створок, но не обнаруживаем соответствующих ASV в данных метабаркодирования. Популяция Северной части озера не поддается выявленной закономерности сменяемости данных видов и требует дополнительного исследования с отбором проб в том числе в подледный период. *U. danica* присутствует в составе фитопланктона заливов в течении всего периода открытой воды, в отличие от пелагических станций. Пик ее численности приходится на осенний период.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № 121032300191-3. Анализ фитопланктона методом СМ проводились в рамках проекта № 121032300186-9. Авторы выражают благодарность командам научно-исследовательских судов «Г.Ю. Верещагин» и «Академик В.А. Коптюг» (ЦКП «Центр комплексных судовых исследований Байкала») за помощь в отборе проб. Исследование выполнено в центре коллективного пользования физико-химического ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН (ЦКП «Ультрамикрoанализ»). Выражаем благодарность Масленниковой М.М. за помощь при работе СЭМ; Клименкову И.В. и Захаровой Ю.Р. за отбор проб; Михайлову И.С. за помощь в отборе проб, выделении ДНК и ценные советы при работе с текстом; Титовой Л.А. и Усольцевой М.В. за анализ проб фитопланктона методом СМ.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Белых О.И., Бессудова А.Ю., Гладких А.С. и др. 2011. Руководство по определению биомассы видов фитопланктона пелагиали озера Байкал. Иркутск: ИГУ.
- Гусева К.А. 1959. К методике учета фитопланктона. Труды Института биологии водохранилищ 5: 44–51.
- Кузьмин Г.В. 1975. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Москва: Наука.
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О. 1970. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона. Ботанический журнал 55(10): 1488–1494.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорощенко Л.Ф. и др. 2000. О находке криофильного сообщества в озере Байкал. Доклады Академии Наук 371 (6): 815–817.

Подунай Ю.А., Давидович О.И., Давидович Н.А. 2021. Репродуктивная совместимость европейских популяций у двух видов *Ulnaria* (Bacillariophyta). Вестник Московского университета. Серия 16. Биология 76(2): 76–82.

Подунай Ю.А. 2022. Половое воспроизведение, система скрещивания и биогеография представителей рода *Ulnaria* (Kütz.) Compère (Bacillariophyta). Кандидатская диссертация, Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия.

Поповская Г.И. 1977. Динамика фитопланктона пелагиали Байкала (1964–1974 гг.). В: Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, С. 5–39.

Поповская Г.И., Усольцева М.В., Домышева В.М. и др. 2015. Весенний фитопланктон Байкала по данным кругобайкальских экспедиций 2007–2011 гг. География и природные ресурсы 3: 74–84.

Annenkova N.V., Hansen G., Moestrup Ø. et al. 2015. Recent radiation in a marine and freshwater dinoflagellate species flock. ISME Journal 9(8): 1821–1834. DOI: [10.1038/ismej.2014.267](https://doi.org/10.1038/ismej.2014.267)

Bashenkhaeva M.V., Titova L.A., Martsinechko A.S. et al. 2023. Seasonal changes of phyto-, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the photic layer of Lake Baikal. Limnology and Freshwater Biology 2: 31–47. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-31](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-31)

Bashenkhaeva M.V., Zakharova Yu.R., Galachyants Yu.P. et al. 2025. High abundance and diversity of flagellates under ice cover in Lake Baikal revealed by microscopy and metabarcoding. Journal of Great Lakes Research 51(3): 1–13. DOI: [10.1016/j.jglr.2025.1025](https://doi.org/10.1016/j.jglr.2025.1025)

Belykh O.I., Pomazkina G.V., Tikhonova I.V. et al. 2007. Characteristics of Lake Baikal summer phytoplankton and autotrophic picoplankton. International Journal on Algae 9: 247–263.

Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A. et al. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. Nature 444: 752–755. DOI: [10.1038/nature05317](https://doi.org/10.1038/nature05317)

Bondarenko N.A., Timoshkin O.A., Röpstorff P. et al. 2006. The under-ice and bottom periods in the life of *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, a principal Lake Baikal alga. Hydrobiologia 568:107–109. DOI: [10.1007/s10750-006-0325-7](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0325-7)

Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkina L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal. Limnologia 75: 19–29.

Boyd P.W. 2002. Environmental factors controlling phytoplankton processes in the southern ocean. Journal of Phycology 38(5): 844–861. DOI: [10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x)

Bukhtiyarova L.N., Compère P. 2006. New taxonomical combinations in some genera of Bacillariophyta. Algologia 16(2): 280–283.

Bukin Y.S., Mikhailov I.S., Petrova D.P. et al. 2023. The effect of metabarcoding 18S rRNA region choice on diversity of microeukaryotes including phytoplankton. World Journal of Microbiology and Biotechnology 39(229): 1–18. DOI: [10.1007/s11274-023-03678-1](https://doi.org/10.1007/s11274-023-03678-1)

Camacho C., Coulouris G., Avagyan V. et al. 2009. BLAST+: Architecture and applications. BMC Bioinformatic 10: 421. DOI: [10.1186/1471-2105-10-421](https://doi.org/10.1186/1471-2105-10-421)

Compère P. 2001. *Ulnaria* (Kütz.) Compère, a new genus name for *Fragilaria* subgen. *Altera-synedra* Lange-Bertalot with comments on the typification of *Synedra* Ehrenb. In: Ja Hållfors hn R., Kociolek J.P., Witkowski A., Compère P. (Eds.), Lange-Bertalot Festschrift. Studies on diatoms dedicated to Prof. Dr. h.c. Horst Lange-Bertalot on the occasion of his 65th birthday. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., pp. 97–101.

- Ehrenberg C.G. 1830. Organisation, Systematik und geographisches Verhältniss der Infusionsthierchen. Zwei Vorträge. In: C.G. Ehrenberg. Berlin: Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften.
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T. et al. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–240. DOI: [10.1126/science.281.5374.237](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237)
- Grachev M., Bukin Yu., Blinov V. et al. 2021. Is a high abundance of spring diatoms in the photic zone of Lake Baikal in July 2019 due to an upwelling event? *Diversity* 13(10): 504. DOI: [10.3390/d13100504](https://doi.org/10.3390/d13100504)
- Hällfors H., Uusitalo L. 2013. Early warning indicators: phytoplankton. In: Uusitalo L., Hällfors H., Peltonen H. et al. (Eds.), Indicators of the Good Environmental Status of food webs in the Baltic Sea. GES-REG project, WP3. pp. 83.
- Hadziavdic K., Lekang K., Lanzen A. et al. 2014. C. Characterization of the 18S rRNA gene for designing universal eukaryote specific primers. *PLoS One* 9(2): e87624. DOI: [10.1371/journal.pone.0087624](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087624)
- Irwin A.J., Finkel Z.V., Schofield O.M.E. et al. 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 28: 459–471.
- Kahlert M., Kelly M.G., Mann D.G. et al. 2019. Connecting the morphological and molecular species concepts to facilitate species identification within the genus *Fragilaria* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology* 55: 948–970. DOI: [10.1111/jpy.12886](https://doi.org/10.1111/jpy.12886)
- Käse L., Geuer J.K. 2018. Phytoplankton Responses to Marine Climate Change – An Introduction. In: Jungblut S., Liebich V., Bode M. (Eds.), *YOUMARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*. Springer, Cham. DOI: [10.1007/978-3-319-93284-2_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_5)
- Lange-Bertalot H., Ulrich S. 2014. Contributions to the taxonomy of needle-shaped *Fragilaria* and *Ulnaria* species. *Lauterbornia* 78: 1–73.
- Latz M.A.C., Grujcic V., Brugel S. et al. 2022. Short- and long-read metabarcoding of the eukaryotic rRNA operon: Evaluation of primers and comparison to shotgun metagenomics sequencing. *Molecular Ecology Resources* 22(6): 2304–2318. DOI: [10.1111/1755-0998.13623](https://doi.org/10.1111/1755-0998.13623)
- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal Succession and Coherence Among Bacteria and Microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84(2): 404–422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Morozov A., Galachyants Y., Marchenkov A. et al. 2023. Revealing the Differences in *Ulnaria acus* and *Fragilaria radians* Distribution in Lake Baikal via Analysis of Existing Metabarcoding Data. *Diversity* 15(280): 1–10. DOI: [10.3390/d15020280](https://doi.org/10.3390/d15020280)
- Naselli-Flores L., Padisák J. 2023. Ecosystem services provided by marine and freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia* 850(12-13): 2691–2706. DOI: [10.1007/s10750-022-04795-y](https://doi.org/10.1007/s10750-022-04795-y)
- Popovskaya G.I. 2000. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 3: 215–225.
- Popovskaya G.I., Belykh O.I. 2003. Stages of the study of autotrophic picoplankton of Lake Baikal. *Hydrobiological Journal* 39: 12–24.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. 1990. The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rusanovskaya O.O., Shimaraeva S.V., Karnaukhov D.Y. et al. 2020. Analysis of long-term dynamics of the plankton community of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 748–749. DOI: [10.31951/2658-3518-2020-A-4-748](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-748)
- Sarmiento J.L., Slater R., Barber R. et al. 2004. Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochemical Cycles* 18: GB3003. DOI: [10.1029/2003GB002134](https://doi.org/10.1029/2003GB002134)
- Schloss P.D. 2020. Reintroducing mothur: 10 years later. *Applied and environmental microbiology* 86(2): e02343-19.
- Shishlyannikov S.M., Nikonova A.A., Bukin Y.S. et al. 2018. Fatty acid trophic markers in Lake Baikal phytoplankton: A comparison of endemic and cosmopolitan diatom-dominated phytoplankton assemblages. *Ecological Indicators* 85: 878–886. DOI: [10.1016/j.ecolind.2017.11.052](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.11.052)
- Smetacek V. 1985. Role of sinking in diatom life history cycles. *Marine Biology* 84: 239–251.
- Smetacek V. 1998. Biological oceanography: Diatoms and the silicate factor. *Nature* 391: 224–225.
- Stoeck T., Bass D., Nebel M. et al. 2010. Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. *Molecular ecology* 19: 21–31.
- Usoltseva M.V., Titova L.A., Firsova A.D. et al. 2023. Long-term dynamics of dominant diatom species abundance of spring phytoplankton in three basins of the pelagic zone of Lake Baikal in 1964-1984 and 2007-2016. *Limnology and Freshwater Biology* 6(2): 55–62. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-55](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-55)
- Williams D.M. 1986. Comparative morphology of some species of *Synedra* Ehrenb. with a new definition of the genus. *Diatom Research* 1(1): 131–152.
- Williams D.M. 2011. *Synedra*, *Ulnaria*: definitions and descriptions – a partial resolution. *Diatom Research* 26(2): 149–153. DOI: [10.1080/0269249X.2011.587646](https://doi.org/10.1080/0269249X.2011.587646)
- Williams D.M., Round F.E. 1987. Revision of the genus *Fragilaria*. *Diatom Research* 2(2): 267–288.
- Zakharova Y., Marchenkov A., Petrova D. et al. 2023. Delimitation of Some Taxa of *Ulnaria* and *Fragilaria* (Bacillariophyceae) Based on Genetic, Morphological Data and Mating Compatibility. *Diversity* 15(271): 1–26. DOI: [10.3390/d15020271](https://doi.org/10.3390/d15020271)