Ultrastructure et position systématique de deux espèces rares de *Cymbella* (Bacillariophyta) : *Cymbella alpina* Grunow et *Cymbella stauroneiformis* Lagerstedt

R. Le Cohu¹

Mots clés : Bacillariophyta, *Cymbella*, *Encyonema*, *Cymbopleura*, ultrastructure.

Deux espèces très rarement signalées, *Cymbella alpina* et *C. stauroneiformis*, ont été étudiées au microscope optique et au microscope à balayage. La caractérisation des sous-genres *Encyonema*, *Cymbella* et *Cymbopleura* est revue à l'aide de trois exemples : *Cymbella minuta*, *C. cistula* et *C. helvetica*. La position systématique de *C. alpina* et de *C. stauroneiformis* par rapport aux autres taxons étudiés et par rapport aux différents sous-genres ou la récente réapparition d'anciens genres est discutée.

Ultrastructure and taxonomic position of two rare species : *Cymbella alpina* Grunow and *Cymbella stauroneiformis* Lagerstedt (Bacillariophyta)

Keywords : Bacillariophyta, *Cymbella*, *Encyonema*, *Cymbopleura*, ultrastructure.

Two very rare species, *Cymbella alpina* and *C. stauroneiformis*, were investigated by light and electron microscopy. The typification of the subgenera *Encyonema*, *Cymbella* and *Cymbopleura* is reviewed by the description of specimens of *Cymbella minuta*, *C. cistula* and *C. helvetica*. The taxonomic positions of *C. alpina* and *C. stauroneiformis* are given. The relationships of the two latter species with the other taxa and the different subgenera or the recently resurrected genera are discussed.

1. Introduction

Dans leur ouvrage de la «Süswasserflora von Mitteleuropa», Krammer & Lange-Bertalot (1986), dans un souci de simplification, ont conservé sous le nom de *Cymbella* un groupe d'espèces disparates par bien des aspects mais en les divisant en deux sous-genres, *Encyonema* et *Cymbopleura*. Round et al. (1990) partagent le genre *Cymbella* en deux genres : *Cymbella* qui regroupe les deux sous-genres *Cymbella* et *Cymbopleura* (Krammer 1982b) et *Encyonema* qui recouvre exactement le sous-genre de Krammer (1982 b) et de Krammer & Lange-Bertalot (1986). Le système raphéen, dont certains détails ne sont visibles qu'au mi-

croscopie électronique à balayage, est un des critères distinctifs qui permet de distinguer les deux genres sensu Round et al. (1990). Dans le genre *Cymbella*, les fissures terminales du raphé sont orientées dorsalement; à l'intérieur de la valve, les pores centraux sont couverts par une avancée de la bordure ventrale du raphé-sternum, ce qui n'est visible qu'au microscope électronique à balayage. Dans le genre *Encyonema*, les fissures terminales du raphé s'incurvent ventralement; à l'intérieur de la valve, les pores centraux sont séparés par un espace hyalin appelé intermissio (Krammer 1982b).

Ce travail a pour but d'apporter des informations inédites sur l'ultrastructure de deux espèces : *Cymbella alpina* Grunow et *Cymbella stauroneiformis* Lagerstedt. *Cymbella minuta* Hilse, *C. cistula* (Ehrenb.) Kirchner et *C. helvetica* Kütz. sont présentées à titre d'exemples des sous-genres *Encyonema*, *Cymbella* et *Cymbopleura* sensu Krammer (1982b).

1. Centre d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, UMR C5576 CNRS/UPS Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex.

2. Matériel et méthodes

Les échantillons proviennent de deux régions : le massif de l'Oisans dans les Alpes et le midi pyrénéen. Dans le massif de l'Oisans, le lieu de récolte se situe dans la combe de Nareyroux tout près de la station de ski de Puy St Vincent : les prélèvements ont été effectués dans un ruisseau qui se trouve à gauche, légèrement en contrebas d'un petit verrou glaciaire, quand on suit le chemin qui mène au col de Bal. En été, époque des prélèvements, ce ruisseau est réduit à un mince filet d'eau; son lit est alors constitué d'un tapis d'hypnacées où les récoltes ont été effectuées par expression. De ce biotope proviennent les échantillons de *Cymbella alpina* et de *C. stauroneiformis*. Dans le midi pyrénéen, les récoltes de *C. minuta* ont été effectuées par grattage de pierres dans la Garonne et son affluent, l'Ariège. Les spécimens de *C. cistula* proviennent d'une gravière des bords de la Garonne et ceux de *C. helvetica* de l'étang de l'Hers dans les Pyrénées ariégeoises. Les frustules ont été nettoyés à l'acide sulfurique ou à l'eau oxygénée à 110 volumes. Pour les observations au microscope photonique (M.P.), les diatomées, préalablement déposées sur une lamelle, ont été séchées puis montées dans la résine synthétique Naphrax. Pour les observations au microscope électronique à balayage (M.E.B.), les diatomées ont été déposées sur une lamelle de verre de 10mm de diamètre et séchées à l'air, la lamelle de verre étant ensuite fixée sur un support métallique par du vernis à ongle. La métallisation a été effectuée à l'or - palladium. La terminologie suivie est celle de Ross et al. (1979), Krammer (1982 a, b) et Round et al. (1990).

3. Exemples du sous-genre *Encyonema* sensu Krammer et Lange-Bertalot (1986) ou du genre *Encyonema* sensu Round et al. (1990)

- *Cymbella minuta* Hilse ex Rabenhorst

C'est une espèce largement répandue mais qui, malheureusement, peut se confondre avec *C. silesiaca* Bleisch, surtout pour les petites formes. Au M.P., selon Krammer et Lange-Bertalot (1986), les principales différences entre les deux taxons sont les suivantes : les ponctuations (24-30 en 10 µm) des stries sont généralement visibles chez *C. silesiaca*; elles ne sont pas discernables chez *C. minuta* (Fig. 1, 2, 3) où leur nombre est supérieur à 30 en 10 µm; la distance entre les deux pores centraux (intermissio en vue interne au M.E.B.) est inférieure à 1 µm chez *C. minuta* et supérieure à 1 µm chez *C. silesiaca*. Il est évident que cette mesure n'est pas toujours facile à réaliser d'une manière précise au M.P. et c'est alors un critère spécifique difficile à manier.

Le M.E.B. permet de distinguer facilement les deux espèces. En vue interne, l'intermissio, une des caractéristiques du sous-genre *Encyonema* sensu Krammer et Lange-Bertalot (1986) ou du genre du même nom sensu Round et al. (1990) est facilement mesurable (Fig. 4, 6); les extrémités proximales du raphé sont dirigées dorsalement (Fig. 4, 6). En vue externe, les fissures terminales fortement incurvées ventralement en forme de hameçon (Fig. 5, 7, 8) permettent de distinguer *C. minuta* de *C. silesiaca* (Fig. 1034 in Krammer 1982b). En vue interne, cette même fissure terminale se marque par un bourrelet (Fig. 4, 6, flèches) qui se prolonge sur le manteau.

La structure interne des stries (Fig. 4, 6) est conforme aux descriptions antérieures (Krammer 1982 a, b). Au M.P., on peut souvent discerner un «stigmoïde» sensu Krammer (1982 b) à l'extrémité de la strie dorsale (Fig. 1, 3); au M.E.B., ce «stigmoïde» est naturellement plus marqué (Fig. 5) mais il faut noter que les ouvertures externes (foramens) des aréoles des stries avoisinantes peuvent également avoir tendance à changer de forme (Fig. 5, têtes de flèches) pour devenir ponctiformes. En vue interne (Fig. 6), le «stigmoïde» peut se marquer par une partie de l'alvéole dépourvue d'entretoise, ces entretoises étant une des caractéristiques de la structure interne des stries (Fig. 6, tête de flèche). Les «stigmoïdes» sont vraisemblablement des variations morphologiques des pores (Round et al. 1990). La discontinuité de Voigt (Fig. 1, 2, 3, 5, flèches) placée sur la partie du système raphéen élaboré secondairement se situe bien ventralement (Mann 1981). La partie ventrale d'un frustule entier est moins profonde que la partie dorsale (Fig. 7), ce qui est lié au développement du manteau (Round et al. 1990). Par ailleurs, on peut également observer chez cette espèce un hétéromorphisme valvaire : le manteau de l'épivalve peut être ventru alors que celui de l'hypovalve peut être quasiment rectiligne (Fig. 8).

Dans la Garonne et son affluent l'Ariège, *C. silesiaca* n'a jamais pu être détectée avec certitude; au M.E.B., seuls des spécimens de *C. minuta* ont pu être observés. Il faut également noter que les individus étudiés sur le vivant sont solitaires.

- *Cymbella alpina* Grunow

Selon Krammer & Lange-Bertalot (1986), *C. alpina* est une espèce aérophile (mousses, rochers suintants) de haute montagne rencontrée dans les Pyrénées et les Alpes (Krasske 1932). Son aire de répartition est mondiale; elle a été trouvée dans les régions subarctiques aux îles Kerguelen (Le Cohu et Maillard 1986); Foged (1979) la signale dans un gisement de diatomite en Nouvelle-Zélande. Les très rares spécimens observés

Planche 1. - *Cymbella minuta*. M.P. Fig. 1, 2, 3 : échelle 10 µm. M.E.B. Fig. 4 : échelle 4 µm. Fig. 5 : échelle 2 µm. Fig. 6 : échelle 4 µm. Fig. 7 : échelle 10 µm. Fig. 8 : échelle 2 µm. Flèches et têtes de flèches : explications dans le texte.

Plate 1. - S.E.M. unless stated. *Cymbella minuta*. M.P. Fig. 1, 2, 3 : bar 10 µm. Fig. 4 : bar 4 µm. Fig. 5 : bar 2 µm. Fig. 6 : bar 4 µm. Fig. 7 : bar 10 µm. Fig. 8 : bar 2 µm. Arrows and arrowheads : explanation in the text.

proviennent de la combe de Nareyrroux dans le massif de l'Oisans.

Au M.P. (Fig. 9), *C. alpina* est très caractéristique et facile à reconnaître, ne serait-ce qu'à cause du faible nombre de stries ou intercostae. Il faut noter que les fissures terminales incurvées ventralement sont bien visibles (vue externe). Au M.E.B., seules des vues internes ont pu être observées. La figure 10 montre une valve entière avec un reste de valvocopula (flèche noire). La structure des stries est de type alvéolaire (Krammer 1982, a, b). Du côté interne, des côtes tronquées ou entretroises interrompues en leur milieu se projettent dans l'espace alvéolaire (Fig. 11, flèche); sous ces côtes tronquées, vers l'extérieur de la valve, de larges côtes transversales (Fig. 11, tête de flèche) délimitent des aréoles qui s'ouvrent à l'extérieur par un foramen. On a affaire au même type de structure des intercostae que chez *C. minuta*. Le système raphéen est classique et typique du sous-genre *Encyonema*. Les deux extrémités proximales du raphé sont en forme d'anse, incurvées dorsalement et se terminent chacune par un petit pore (Fig. 11); ces deux pores délimitent l'«intermissio». La discontinuité de Voigt est visible ventralement (Fig. 9, 10, flèche et tête de flèche).

4. Exemples du genre *Cymbella* sensu Round et al. (1982) et du sous-genre *Cymbella* sensu Krammer et Lange-Bertalot (1986)

- *Cymbella cistula* (Ehrenb.) Kirchner

Cette espèce, qui possède un champ de pores à chaque extrémité, est présentée en vue interne (Fig. 12, 13). On peut clairement observer la fissure raphéenne qui semble ininterrompue au niveau de l'aire axiale (Fig. 12); les pores centraux des deux branches du raphé sont cachés par un surplomb de la partie du système raphéen initialement élaboré lors du processus de silification. Les fissures terminales du raphé forment des bourrelets orientés dorsalement (Fig. 12, flèche). Le nombre de stigmas encore appelés stigma alveoli par Krammer (1982 b) varie chez cette espèce; dans le cas présent, ces stigmas sont au nombre de deux (Fig. 13). Ils sont entourés de granulations irrégulières et séparés des alvéoles, ce qui est conforme aux observations de Krammer (1982b). Pour ce dernier auteur, cette espèce constitue en fait un complexe. Des spécimens identiques au M.P. ne montrent pas la même structure au M.E.B.; certaines ont des papilles sur les aréoles, d'autres en sont dépourvues. Les exemplaires observés ici, en provenance d'une gravière des bords de la Garonne, appartiennent à la seconde catégorie (Fig. 13).

5. Exemples du genre *Cymbella* sensu Round et al. (1990) et du sous-genre *Cymbopleura* sensu Krammer (1982b) et Krammer et Lange-Bertalot (1986)

- *Cymbella helvetica* Kützing

Cette espèce a déjà été illustrée au M.E.B. par Cox (1979) et Compère (1981); Krammer (1982b) en a fait une étude détaillée. Les figures présentées ici proviennent de spécimens récoltés dans l'étang de l'Hers (Pyrénées ariégeoises).

Elle présente un système raphéen de type «*Cymbella*» : fissures terminales incurvées dorsalement (Fig. 14, 15); en vue interne, pores centraux cachés par la partie ventrale du raphé-sternum (Fig. 16). Elle se distingue du type *Cymbella* sensu Krammer (1982b) par l'absence de champs apicaux de pores. Il faut remarquer :

1) le pore distal du raphé au niveau de l'hélictoglosse se marque extérieurement par un léger infléchissement (Fig. 15, flèche) qui indique le début de la fissure terminale;

2) la paroi valvaire est constituée d'une seule couche de silice (Fig. 16);

3) dans nos échantillons, la discontinuité de Voigt semble pouvoir être discernée par un pore entre deux stries dont l'extrémité change d'orientation (Fig. 14, flèche); elle n'est présente que sur un seul côté de la valve. Ce même type de discontinuité est également visible au M.P. sur une figure de Germain (1981, Fig. 3, pl. 101); sur d'autres figures, la discontinuité semble pouvoir être indiquée soit par une aréole orientée différemment en bout de strie (Krammer & Lange-Bertalot 1986, p. 709, Fig. 2) soit par une strie plus courte (Krammer & Lange-Bertalot 1986, p. 709, Fig. 8). Dans aucun cas, on n'observe le changement significatif d'orientation des stries observé, par exemple, chez *C. minuta* (Fig. 1, 3, 5). Ces observations sont toutefois à confirmer dans la mesure où ce que je pense être la discontinuité de Voigt n'est visible que sur certains échantillons.

- *Cymbella stauroneiformis* Lagerstedt

Les récoltes étudiées ici proviennent du massif de l'Oisans. Au M.P., les valves sont lancéolées rostrées (Fig. 17, 18, 19). Leur symétrie, presque parfaite, peut, dans de nombreux cas, les faire confondre avec une *Navicula*. Il est souvent impossible de distinguer le côté dorsal si ce n'est par l'orientation dorsale de la fissure terminale (Fig. 17). Les spécimens de la combe de Nareyrroux sont morphologiquement très proches de ceux figurés par Foged (1955, Pl. XI, Fig. 19) ou dans

Planche 2. - *Cymbella alpina*. M.P. Fig. 9 : échelle 10 µm. M.E.B. Fig. 10 : échelle 10 µm. Fig. 11 : échelle 1 µm. *Cymbella cistula*. M.E.B. Fig. 12 : échelle 10 µm Fig. 13 : échelle 1 µm. *Cymbella helvetica*. M.E.B. Fig. 14 : échelle 10 µm. Flèches et têtes de flèches : explications dans le texte.

Planche 2. - S.E.M. unless stated. *Cymbella alpina*. M.P. Fig. 9 : bar 10 µm. Fig. 10 : bar 10 µm. Fig. 11 : bar 1 µm. *Cymbella cistula*. Fig. 12 : bar 10 µm. Fig. 13 : bar 1 µm. *Cymbella helvetica*. Fig. 14 : bar 10 µm. Arrows and arrowheads : explanation in the text.

Planche 3. -*Cymbella helvetica*. M.E.B. Fig. 15 : échelle 4 µm. Fig. 16 : échelle 10 µm. Flèche : explications dans le texte.

Planche 3. -*Cymbella helvetica*. S.E.M. Fig. 15 : bar 4 µm. Fig. 16 : bar 10 µm. Arrow : explanation in the text.

l'atlas de Schmidt (pl. 377, Fig. 57). La longueur maximale enregistrée (60 µm) et surtout la largeur (14-16 µm) sont supérieures aux données antérieures (Cleve 1894-1896, Foged 1955, 1981, Krammer & Lange-Bertalot 1986). Au M.E.B., en vue externe (Fig. 20), les pores ou foramens (Krammer 1982 a, b) sont allongés transapicalement et sont analogues à ceux rencontrés chez *C. microcephala* ou *C. cesatii* (Krammer 1982 b). Le nombre de foramens en 10 µm est conforme à celui mentionné par Krammer & Lange-Bertalot (1986), c'est-à-dire peu différent de 30 en 10 µm. A l'intérieur des valves, (Fig. 21, 23) les stries sont très fines avec une largeur de l'ordre de 0,05 µm. Elles apparaissent comme des alvéoles sensu Krammer (1982 a, b) dont la structure réelle, difficile à discerner (Fig. 23), est sans doute du type *C. minuta*. De temps en temps, on note des «anomalies» marquées par des cloisons transversales très épaissies et fortement silicifiées (Fig. 23, flèches). Les stries se terminent sur le manteau au niveau d'une zone hyaline qui constitue la bordure de la valve; celle-ci forme un mini pseudoseptum au niveau du pôle (Fig. 21, flèche). En vue externe, le système raphéen (Fig. 20) présente deux pores cen-

traux bien marqués; les fissures terminales sont relativement longues et se prolongent sur le manteau (Fig. 22). A l'intérieur de la valve, le système raphéen se caractérise par des bourrelets longitudinaux (Fig. 21) et par la présence d'un intermissio (Fig. 24); les terminaisons centrales des deux branches du raphé sont falciiformes et dirigées ventralement (Fig. 24) alors que les deux extrémités distales sont légèrement incurvées dorsalement au moment de se fondre dans l'hélicto-glosse (Fig. 25, flèche). La fissure terminale se marque uniquement par une interruption des stries à l'extrémité de la valve (Fig. 25, tête de flèche). Le système raphéen est constitué d'une partie mâle avec un décrochement (Fig. 26, flèche) et d'une partie femelle avec une encoche (Fig. 27, flèche); ces deux parties s'emboîtent l'une dans l'autre («key ans slot», Krammer 1982 c). Etant donné l'orientation de la fissure terminale (Mann 1981, Round et al. 1990) il semblerait que ce soit la partie femelle qui soit le côté du système raphéen élaboré initialement. Au niveau de l'aire centrale, il n'y a pas discontinuité de la silicification (Fig. 28).

Planche 4. - *Cymbella stauroneiformis*. M.P. Fig. 17, 18, 19 : échelle 10 µm. M.E.B. Fig. 20 : échelle 2 µm. Fig. 21 : échelle 10 µm. Fig. 22 : échelle 2 µm.

Planche 4. - S.E.M. unless stated. *Cymbella stauroneiformis*. M.P. Fig. 17, 18, 19 : bar 10 µm. Fig. 20 : bar 2 µm. Fig. 21 : bar 10 µm. Fig. 22 : bar 2 µm.

Décrite au Spitzberg par Lagerstedt (1873), *C. stauroneiformis* y a été retrouvée par Krasske (1938); cette espèce est également présente au Nord Groenland et en Alaska (Foged 1955, 1981). Krasske (1932) la signale dans les Alpes. Krammer & Lange-Bertalot (1986) la

qualifient de cosmopolite, nordique-alpine, rare mais avec une large aire de distribution. Elle se développe préférentiellement sur les rochers suintants ou dans les mousses, ce qui est le cas de nos échantillons.

Planche 5. - M.E.B. Fig. 23 : échelle 1 μ m. Fig. 24 : échelle 10 μ m. Fig. 25, 26, 27, 28 : échelle 4 μ m. Flèches et têtes de flèches : explications dans le texte.

Planche 5. - S.E.M. Fig. 23 : bar 1 μ m. Fig. 24 : bar 10 μ m. Fig. 25, 26, 27, 28 : bar 4 μ m. Arrows and arrowheads : explanation in the text.

6. Conclusion

Ce travail a permis d'illustrer *C. alpina* et *C. stauroneiformis* au M.E.B. *C. alpina* montre les mêmes caractéristiques que *C. minuta* et peut être considérée comme une espèce type du genre *Encyonema* sensu Round et al. (1990) ou du sous-genre du même nom sensu Krammer (1982b) ou Krammer & Lange-Bertalot (1986); il faut remarquer que la discontinuité de Voigt est facilement repérable, grâce au changement d'orientation des stries, sur le côté du système raphéen élaboré secondairement, à savoir la partie ventrale de la valve. *C. cistula* a été présentée à titre d'exemple car elle possède tous les caractères du sous-genre *Cymbella* (Krammer 1982 b, Krammer et Lange-Bertalot 1986). Selon Krammer (1982 b), le sous-genre *Cymboppleura* ne peut se définir que d'une manière négative; les espèces que cet auteur y range présentent un mélange de caractères appartenant à *Encyonema* ou *Cymbella*. *C. helvetica* se distingue du modèle *Cymbella* sensu Krammer (1982 b) uniquement par l'absence de champs de pores apicaux. Contrairement au type *Encyonema*, la discontinuité de Voigt (Mann 1981) ne se repère pas facilement et, de plus, peut se présenter sous différents aspects : pore entre deux stries, aréole orientée différemment à l'extrémité d'une strie, strie plus courte. *C. stauroneiformis* peut se ranger dans le troisième groupe du sous-genre *Cymboppleura* sensu Krammer (1982 b), c'est-à-dire avec les formes «naviculoïdes» comme *Cymbella incerta* (Grun.) Cleve et *C. subaequalis* Grun. Son caractère commun avec le type *Cymbella* est l'orientation dorsale de la fissure terminale mais elle en diffère par l'absence de champs apicaux de pores et la présence d'un intermissio. Elle se distingue du type *Encyonema*, outre l'orientation de la fissure terminale, par l'inclinaison ventrale des extrémités proximales falciformes du raphé.

Travaux cités

- Cleve P.T. 1894-1896. — Synopsis of the naviculoid diatoms. *Kongl. svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 26 : 1-194; 27 : 1-219.
- Compère P. 1981. — Algues des déserts d'Iran. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 51 : 3-40.
- Cox E.J. 1977. — Variation in the valve structure between species of the diatom genus *Cymbella* C.A. Ag. *Nova Hedwigia*, 28 : 427-449.
- Foged N. 1955. — Diatoms from Peary Land, North Greenland. *Meddr Grønland*, 156 : 1-148.
- Foged N. 1979. — Diatoms in New Zealand, the North Island. *Bibliotheca phycologica*, 47 : 1-225.
- Foged N. 1981. — Diatoms in Alaska. *Bibliotheca phycologica*, 53 : 1-317.
- Germain H. 1981. — *Flore des diatomées*. Boubée, Paris : 444 p.
- Krammer K. 1982 a. — Observations on the alveoli and areolae of some naviculaceae. *Nova Hedwigia, Beih.*, 73 : 55-80.
- Krammer K. 1982 b. — Valve morphology in the genus *Cymbella* C.A. Agardh. In *Micromorphology of diatoms valves*. XI, J. Cramer, Vaduz : 298 p.
- Krammer K. 1982 c. — Observations on the raphe slit of some bacillariophyceae and ideas on its function. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 63, (Algological studies) : 177-188.
- Krasske G. 1932. — Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora der Alpen. *Hedwigia*, 72 : 92-134. Taf. II, III.
- Krasske G. 1938. — Diatomeen von Spitzbergen, gesammelt von der Spitzbergen - Expedition deutscher Studenten 1936 - *Arch. Hydrobiol.*, 33 : 516-533. Taf. XI.
- Lagerstedt N.G.W. 1873. — Sötvattens Diatomaceae från Spetsbergen och Beeren Eiland. *Bih. K. Sv. Vet. Akad. Handl.*, 1 : 52 p.
- Le Cohu R. & Maillard R. 1986. — Diatomées des îles Kerguelen (à l'exclusion des monoraphidées). *Annls. Limnol.*, 22 : 99-118.
- Mann D.G. 1981. — A note on valve formation and homology in the diatom genus *Cymbella*. *Ann. Bot.*, 47 : 267-269.
- Ross R., Cox E.J., Karajeva N.I., Mann D.J., Paddock T.B.B., Simonsen R. & Sims P.A. 1979. — An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia, Beih.*, 64 : 512-533.
- Round F.E., Crawford R.M. & Mann D.G. 1990. — *The diatoms*. Cambridge University Press, Cambridge : 747 p.
- Schmidt A. (et al.). 1969. — *Atlas der Diatomaceenkunde Bibliotheca phycologica*, Band 10 : 472 p.