

BARBARA RAKOWSKA

*Katedra Algologii i Mikologii*

*Uniwersytetu Łódzkiego*

*Banacha 12/16, 90-237 Łódź*

*e-mail: rakowska@biol.uni.lodz.pl*

## OKRZEMKI – ORGANIZMY, KTÓRE ODNIOSŁY SUKCES

### WSTĘP

Okrzemki stanowią najliczniejszą i najbardziej zróżnicowaną grupę glonów (Algae). Ich liczbę na świecie szacuje się na około 100 tysięcy gatunków, z czego opisanych zostało zaledwie 20 tysięcy, a zatem 80% okrzemek wciąż czeka na swoich odkrywców.

Okrzemki klasyfikowane są w różny sposób. W zależności od przyjętego systemu ujmowane są jako klasy Bacillariophyceae lub Diatomae w gromadzie Chrysophyta, bądź jako oddzielna gromada Bacillariophyta.

W nauce, przyrodzie i gospodarce człowieka pełnią wyjątkową rolę wynikającą z ich specyficznej budowy, fizjologii i ekologii. Zasiadają różne typy ekosystemów, tzn. wilgotne gleby i skały, jaskinie, lód morski, źródła – w tym gorące, zimne i słone, rzeki, jeziora i morza, występują na wszystkich szerokościach geograficznych.

Przez fotosyntezę natleniają wodę, zużywają substancje biogenne, wydzielają związki działające jak antybiotyki oraz inne pozakomórkowe produkty (REIMER 1965, STOERMER

1984). Mają olbrzymi udział w produkcji pierwotnej wód oraz odgrywają zasadniczą rolę jako pokarm dla pierwotniaków (n.p. orzęsków), skorupiaków, widłonogów (np. sprzągli), ślimaków i innych. Są głównym pokarmem kryla w Oceanie Antarktycznym, którego konsumentami są – wieloryby, foki, pingwiny, głowonogi i ryby (LIGOWSKI 1998).

Dzięki trwałym pancerzykom krzemionkowym są ważnym elementem flory kopalnej, gdzie występują w formie diatomitów (ziemi okrzemkowej) i są wykorzystywane w badaniach geologicznych, archeologicznych i paleolimnologicznych, na ich podstawie można określić wiek osadów i warstw kulturowych. Analiza okrzemkowa jest jedną z metod badania historii zbiorników wodnych, pozwalającą prześledzić przemiany, jakim ulegał dany ekosystem (BOGACZEWICZ-ADAMCZAK 1990). Okrzemki kopalne znane są z osadów jurajskich i kredowych, a nawet starszych – dewońskich (KWIECIŃSKA i SIEMIŃSKA 1999).

### BUDOWA KOMÓRKI

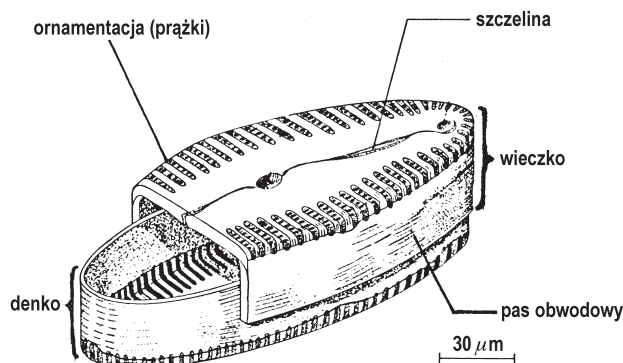
Okrzemki są jednokomórkowymi roślinami, o mikroskopijnej wielkości (od 5  $\mu\text{m}$  do 500  $\mu\text{m}$ ). Mogą żyć pojedynczo lub tworzyć kolonie, gdzie każda komórka jest odrębną całością. Komórki łączą się za pomocą galaretowatej substancji lub kolców, tworząc kolonie o

różnym kształcie tj. gwiazdkowate, wachlarzykowate, łańcuszkowate i wstęgowe.

Największą osobliwością i najważniejszą cechą systematyczną okrzemek jest budowa i skład ściany komórkowej.

Ściana komórkowa zbudowana jest z pektyny wysyconej uwodnioną krzemionką ( $\text{SiO}_2 + 7\text{H}_2\text{O}$ ) i tworzy wokół komórki sztywny, przezroczysty pancerzyk zwany skorupką. Skorupka ta przypominająca pudełko składa się z części górnej zwanej wieczkiem (epitheca) i części dolnej zwanej denkiem (hypotheca). Obie części ściśle na siebie zachodzą, lecz nie są ze sobą zrośnięte. Górną powierzchnię wieczka i denka nazywamy okrywą (valva), a ściany boczne pasem obwodowym (pleura) (Ryc. 1). Ko-

stepuje podłużne pęknięcie okrywy zwane szczeliną (raphe), która biegnie przez środek wieczka i denka (albo tylko jednego z nich) i stanowi połączenie protoplastu ze środowiskiem. Okrzemki posiadające szczelinę mogą poruszać się w wodzie i na przedmiotach w niej zanurzonych lub przyczepiać do stałego podłoża, np. kamieni i roślin. Ruch okrzemek wywołany jest przez wydostający się na zewnątrz przez szczelinę śluz, który powoduje przesuwanie się skorupki.



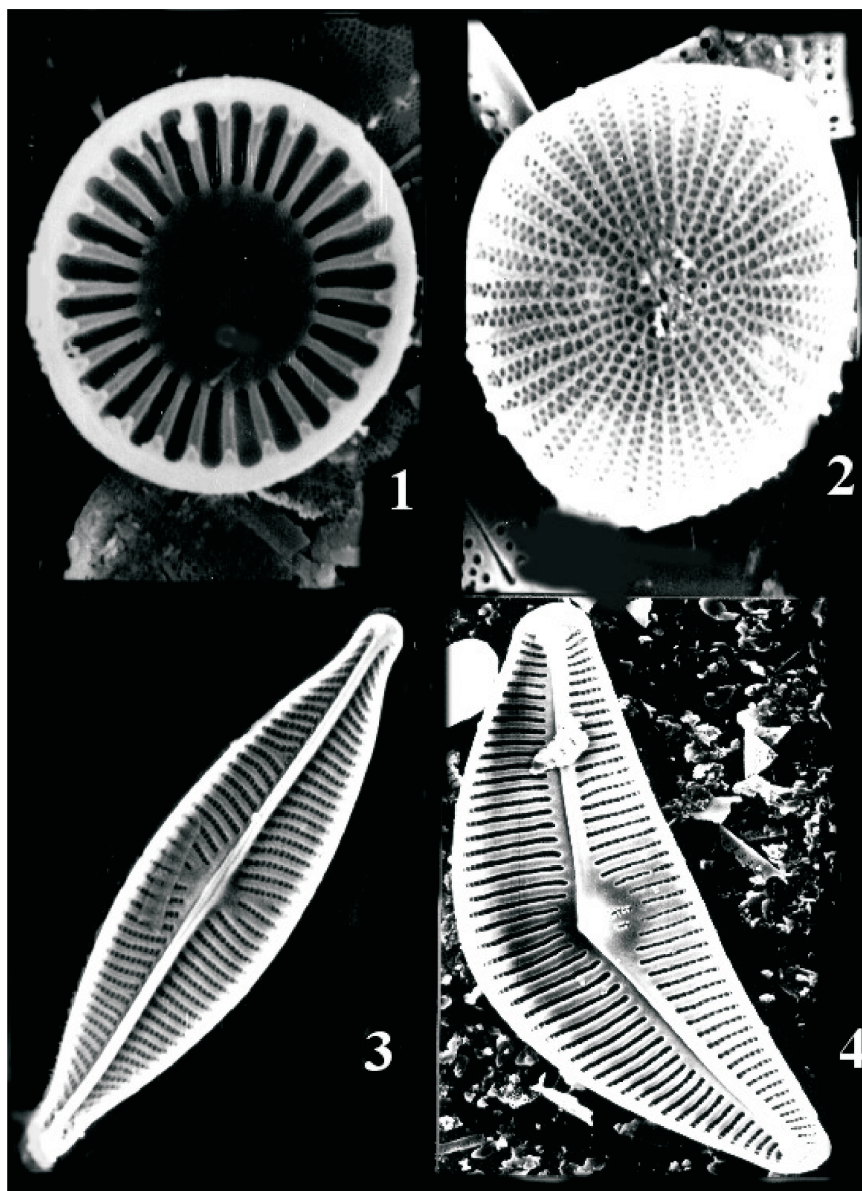
Ryc. 1. Schemat budowy krzemionkowego pancerzyka okrzemki (wg ESSERA 2000).

mórka ma inny kształt, gdy ją się ogląda od strony okrywy, a inny z boku, tj. od strony pasa obwodowego. Skorupka okrzemek nie jest jednolita lecz wykazuje skomplikowaną strukturę, którą nazywamy ornamentacją. Na ornamentację składają się wydrążenia występujące na okrywach i widoczne w mikroskopie świetlnym w postaci prążków. W elektronowym mikroskopie skaningowym prążki składają się z kolistych lub wielobocznych komór (areole) przebijających okrywę i zamkniętych od zewnątrz lub wewnątrz delikatną membraną krzemionkową z drobnymi otworkami. Na ornamentację składają się także zagłębienia od wewnętrznej strony okrywy (alweole) oraz żeberka i wstawki, które są elementami wzmacniającymi skorupkę.

Ze względu na kształt okrywy okrzemki podzielono na centryczne (Centrales), mające okrągłą, eliptyczną lub wieloboczną okrywę z promienistą lub bezładnie ułożoną ornamentacją i gametami opatrzonymi wiciami oraz pierzaste (Pennales), mające okrywy wydłużone, ornamentację pierzastą tzn. biegnącą wzdłuż okrywy i gamety pozbawione wici (Ryc. 2). Kształty okryw u Pennales mogą być eliptyczne, lancetowate, rombówate, gitarowate, esowate, półksiężycowate, klinowate, jajowate, maczugowate, klamerkowate. U Pennales wy-

kład wszystkich wspomnianych elementów struktury skorupki jest stały dla poszczególnych rodzajów i gatunków. W taksonomii okrzemek bierze się pod uwagę kształt okrywy i jej zakończeń, długość i szerokość okrywy, liczbę prążków, punktów lub areol w jednostce długości, (tzn. w  $10\ \mu\text{m}$ ), kształt szczeliny i jej zakończeń, kształt pola środkowego (jest to przestrzeń na okrywie pozbawiona prążków). Aby uzyskać puste pancerzyki okrzemek w celu obserwacji wyżej wymienionych elementów należy usunąć wnętrze komórki, co dokonuje się przez tzw. prażenie okrzemek „na gorąco” lub „na zimno”, np. w stężonych kwasach lub chromiance (SIEMIŃSKA 1964).

Komórka okrzemek zawiera jedno jądro położone na mostku cytoplazmatycznym oraz chloroplasty, od jednego do dwóch lub kilka drobnych. Chloroplasty u okrzemek pierzastych (Pennales) są nieliczne i wydłużone, a u okrągłych (Centrales) są liczne i dyskowate. Chloroplasty są barwy oliwkowożółtej do brązowej dzięki kompozycji barwników w nich zawartych, chlorofilowi a i c (brak chlorofilu b),  $\beta$ -karotenowi i fukoksantynie (Ryc. 3). Barwa chloroplastów zmienia się w zależności od miejsca występowania; okrzemki żyjące w planktonie mają kolor jasny, złocistozielony, a żyjące na dnie w bentosie mają chloroplasty



Ryc. 2. Okrzemki w elektronowym mikroskopie skaningowym (Centrales 1, 2; Pennales 3, 4).

1 – *Cyclotella meneghiniana* pow. x 6000; 2 – *Stephanodiscus hantzschii* pow. x 9400; 3 – *Navicula rynchotella* pow. x 4400; 4 – *Cymbella cistula* pow. x 3000

ciemniejsze aż do brązowych. Zestaw barwników, zwłaszcza obecność fukoksantyny pozwala okrzemkom wykorzystywać nawet małe ilości światła przenikającego w głąb wody (podobnie jak glonom brunatnym – Phaeophyta), co daje możliwość życia i rozwoju w wodach jezior, mórz i oceanów do głębokości 100–120

m, gdzie dochodzi tylko 0,01% światła padającego na powierzchnię wody.

Produktem fotosyntezy jest tłuszcz odkładany w postaci kropeł w plazmie, a przy dużej ilości także w soku komórkowym.

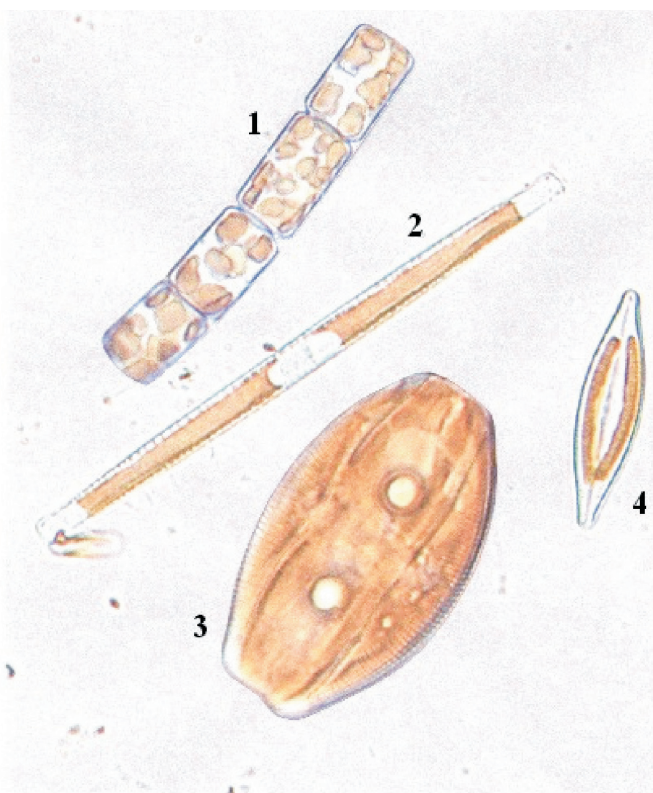
W komórkach okrzemek występują także mitochondria oraz aparat Golgiego.

## ROZWÓJ I ROZMNAŻANIE

W stadium wegetatywnym okrzemki są diplontami. Bezpłciowo rozmnażają się przez podział komórki, a płciowo przez oogamię lub izogamię.

Komórki okrzemek mają zdolność szybkiego dzielenia się, od 1 do 6 razy na dobę. W sprzyjających więc warunkach (duża zawartość fosforu, azotu i krzemionki) rośnie ich za-





Ryc. 3. Kształty i barwy chloroplastów.

1 – *Melosira varians*, 2 – *Nitzschia linearis*, 3 – *Amphora ovalis*, 4 – *Navicula gregaria*

gęszczenie od 20 do 200 milionów komórek w 1 litrze wody. Tworzą się wtedy tzw. „zakwity wody”, które nadają wodzie brunatną barwę oraz nieprzyjemny zapach, np. bodziszka cuchnącego.

W wyniku podziału protoplast dzieli się na dwie komórki potomne, wieczko i denko rozchodzą się, a każda nowopowstała komórka dobudowuje sobie część mniejszą czyli denko, a denko starej komórki staje się wieczkiem nowej. Prowadzi to do zmniejszania się wielkości komórek, do tzw. karlenia. Zmniejszanie się wymiarów komórki zostaje zahamowane przez proces płciowy, którym może być oogamia lub izogamia. Przy oogamii diploidalne komórki przekształcają się jedne w lęgni, a drugie w plemniki. W lęgni po mejozie powstaje haploidalna, nieruchoma komórka jajowa, a w plemni obdarzone wiciami gamety męskie. Jeżeli komórka jajowa pozostaje w skorupce, wieczko i denko rozchodzą się tworząc szparę, przez którą plemnik wnika do lęgni i zapładnia komórkę jajową. Powstaje diploidalna zygota. Zygotę rośnie i wytwarza nową, o maksymalnych dla danego gatunku wymiarach, skorupkę. Zygotę, zwana aukesporą, jest komórką początkową, z której w wyniku podziałów mitotycznych powstają nowe generacje komórek wegetatywnych, o zmniejszających się wymiarach.

Oogamia jest głównie obserwowana u Centrales (*Melosira varians*), izogamię natomiast opisano u Pennales (*Cymbella lanceolata*).

W izogamii po podziale redukcyjnym powstają w komórkach dwie haploidalne pozbawione wici gamety. Gamety łączą się w pary na zewnątrz lub w środku pancerzyków. Po zapłodnieniu powstaje, jak w poprzednim przypadku, zygota zwana aukesporą.

Aukespora okrzemek jest specyficzną zygotą, charakterystyczną tylko dla tej grupy glonów. Odrzuca ona stare krzemionkowe pancerzyki, pokrywa się cienką pektynowo-krzemionkową ścianą i powiększa swoje wymiary do maksymalnych, typowych dla danego gatunku, a następnie przez podziały mitotyczne daje początek nowym diploidalnym komórkom.

Aukespora nie ma charakteru przetrwalnikowego. Przetrwalnikami u okrzemek są spory zwane cystami, które tworzą się wewnątrz wegetatywnych komórek w okresie pogarszania się warunków środowiskowych i mogą przetrwać wiele lat. Cysty otoczone są grubą ścianą krzemionkową, na której mogą występować różnego rodzaju wyrostki i kolce. Cysty często opisywane były jako nowe gatunki okrzemek np. cysty *Chaetoceros mitra* były oznaczane jako nowy gatunek *Di cladia mitra*.

## EKOLOGIA OKRZEMEK

Dlaczego okrzemki opanowały wszystkie środowiska życia? Okrzemki cechują się ogromną różnorodnością przystosowań do warunków ekologicznych. Występują prawie we wszystkich ekosystemach wodnych lub w bardzo wilgotnych siedliskach, np. w glebie, na skałach i wśród mchów. Mogą żyć w wodach czystych, jak i zanieczyszczonych, aż do kanałów ściekowych, w których nie występują już żadne rośliny czy zwierzęta. Znajdowane są nawet na pustyniach gdzie często wstępują mgły, np. na pustyni Namibii w południowo-zachodniej Afryce.

Obecność okrzemek w tak odmiennych środowiskach jest możliwa dzięki dużym zdolnościom adaptacyjnym, w stosunku do czynników środowiskowych. W każdym z wymienionych środowisk występują charakterystyczne dla nich zbiorowiska okrzemek (RAKOWSKA 2001).

Okrzemki mogą żyć na dnie zbiorników wodnych, gdzie z innymi glonami tworzą zbiorowiska zwane bentosem (Ryc. 4). Okrzemki

tynowymi nićmi (*Thalassiosira*), tworzenie szczecinek i wyrostków zwiększających powierzchnię pławną (*Stephanodiscus*, *Chaetoceros*), wydłużony kształt ciała (*Synedra*), otoczki śluzowate (*Asterionella*, *Tabellaria*), zmiany ciężaru właściwego komórek, umożliwiające im migrację w toni wodnej.

Okrzemki planktonowe żyjące w morzu czy jeziorze w ogromnym zagęszczeniu mogą całkowicie wyjałowić wodę z krzemionki (na budowę pancerzyków) i wtedy mogą przemieszczać się w pobliże termokliny, gdzie krzemionka pochodzi z głębszych warstw wody. Na niedostatek krzemionki reagują tworzeniem cienkich ścian komórkowych (ROUND i współaut. 1990).

W bentosie żyją okrzemki o pancerzykach grubszych niż te w planktonie, dominują tu gatunki głównie z grupy *Pennales*, które mogą poruszać się na dnie lub nad dnem, przyczepiać się do podłoża oraz roślin za pomocą posiadanej szczeliny (*Cocconeis*, *Amphora*), kropli śluzu (*Gomphonema*), galaretowatych styli-



Ryc. 4. Okrzemki bentosowe rzeki Rawki.

planktonowe żyjące w toni wodnej wykształciły szereg cech, które umożliwiają im unoszenie się w wodzie oraz regulację tempa opadania i unoszenia się. Osiągnęły to poprzez: tworzenie małych komórek o słabo skrzemieniałych ścianach, magazynowanie tłuszczów, regulowanie stosunków wodnych przez obecność wodniczek tętniących (np. *Rhizosolenia*), zwiększanie powierzchni przez tworzenie kolonii (*Melosira*, *Fragilaria*, *Asterionella*), które mogą być połączone śluzem lub chi-

ków (*Didymosphenia*, *Rhoicosphenia*) oraz galaretowatych rur (*Cymbella*).

Okrzemki wykazują dużą tolerancję na zmieniające się czynniki środowiska. Niekorzystne warunki, jak np. brak tlenu lub niedotlenienie, wysychanie, mogą przeżyć w osadzie przez okres kilku dziesięcioleci; przykładem może być rodzaj *Melosira*. Podobnie mogą przetrwać okresy związane z brakiem nutrientów w wodzie, np. fosforu czy azotu. Wiele gatunków ma zdolność gromadzenia fosforu w

formie polifosforanów. Ta zdolność pozwala okrzemkom przeżyć przejściowe niedobory fosforu.

Wspomniane mechanizmy przetrwania okrzemek nie uwidaczniają się w zasadzie w zmianach morfologicznych. Widocznymi zmianami umożliwiającymi przetrwanie jest tworzenie spor przetrwalnikowych oraz tworzenie okryw wewnętrznych u gatunków aero-fi-

tycznych (STOERMER 1984). Okrzemki należą głównie do autotrofów, lecz znane są gatunki o zdegradowanych chloroplastach, pozbawione barwników asymilacyjnych, które są heterotrofami np. niektóre gatunki z rodzaju *Nitzschia*. Zaobserwowano, że *Cyclotella meneghiniana* może żyć w ciemności dzięki zdolności pobierania ze środowiska rozpuszczonych związków, takich jak glukoza.

### ZNACZENIE OKRZEMEK ŻYWYCH

Okrzemki są producentami materii organicznej w wodach, stanowią więc podstawę łańcucha pokarmowego w morzach, oceanach i wodach śródlądowych, są wysokoenergetycznym pokarmem dla zwierząt bezkręgowych, ze względu na dużą zawartość białka i tłuszczu, ich wartość kaloryczna wynosi 525 kcal/100g, uczestniczą w oczyszczaniu zanieczyszczonych wód poprzez: natlenianie wody (fotosynteza) i absorbowanie jonów metali ciężkich (niklu, ołowiu, cynku, tytanu), wydzielanie związków działających jako antybiotyki np. filtr piaskowy z *Nitzschia palea* redukuje obecność bakterii *Escherichia coli* o 50% (ROUND 1962) oraz są wrażliwe na zmiany fizyczne i chemiczne środowiska, takie jak: światło, wilgotność, temperatura, prędkość prądu, zawartość tlenu, zasolenie, odczyn wody, biogeny (fosfor, azot, węgiel, żelazo, krzem), azot organiczny i węgiel organiczny, w związku z tym są doskonałymi wskaźnikami biologicznymi zmian zachodzących w ekosystemach wodnych, w tym zakwaszenia, eutrofizacji (trofii) i zanie-

czyszczenia (saprobii) oraz zmian klimatycznych.

W ostatnich latach tworzy się programy komputerowe np. OMNIDIA zawierające taksonomiczną i ekologiczną bazę danych o okrzemkach, z podaniem ich wartości wskaźnikowych i stopnia wrażliwości i na tej podstawie ocenia się jakość wody.

Okrzemki mogą być także niebezpieczne dla środowiska. Istnieją gatunki produkujące kwas domoikowy który jest toksyczny dla ludzi i zwierząt, np. *Amphora coffeaeformis* czy *Pseudo-nitzschia seriata*. Ta ostatnia, żyjąca niekiedy w ostrygach (głównie w hodowli), może wywoływać zatrucia ludzi, nawet ze skutkiem śmiertelnym.

Masowe pojawy okrzemek tzw. zakwity, pogarszają smak i zapach wody. Zakwit w morzu *Chaetoceros convolutus*, posiadającego długie szczecinki może uszkadzać mechanicznie skrzela ryb i powodować ich śmierć.

Badacze zafascynowani pięknem kształtów i ornamentacją okrzemek układają oryginalne kompozycje pod mikroskopem (Ryc. 5).

### OKRZEMKI KOPALNE

Pancerzyki okrzemek są bardzo trwałe i po śmierci komórki, opadają na dno zbiorników wodnych, gdzie tworzą osady okrzemkowe. Mogą więc być wskaźnikami zmian klimatycznych i ekologicznych w przebiegu epok geologicznych, poczynając od kredy do trzeciorzędu, jak i plejstocenu i holocenu. Analiza okrzemkowa, obok analizy pyłkowej, jest jedną z metod badania historii zbiorników wodnych, ich powstania i rozwoju (zmian klimatu, wahań poziomu wód, zmian stanu troficznego, zasolenia, odczynu wody oraz zakłóceń antropogenicznych).

Okrzemki kopalne występują w postaci diatomitu (postać sypka tzw. ziemia okrzemko-

wa) lub w postaci łupków. Zawartość krzemionki może dochodzić w diatomicie do 90%, pozostała część to zanieczyszczenia w postaci ilów, kwarców, tlenków żelaza, glinu i wapnia nadające im różną barwę. Jeden cm<sup>3</sup> diatomitu zawiera 2,5 miliarda skorupki okrzemek. Diatomity mogą być pochodzenia słodkowodnego lub morskiego. Diatomit jest niezwykle cennym surowcem, mającym zastosowanie w przemyśle spożywczym, chemicznym i budowlanym. Wartość diatomitu leży w odporności na gorąco, chemikalia oraz w porowatości i lekkości. Główne zastosowanie to oczyszczanie i filtracja, np. piwa, wina, cukru, ale także farb i lakierów, a następnie ochrona i izolacja ter-





Ryc. 5. Kompozycja ułożona z okrzemek (CANTER-LUND i współaut. 1995).

miczna – materiał do produkcji cegieł, które są lekkie i nie przewodzą ciepła, dodatek do betonu, cementu, do polerowania diamentów, jako pochłaniacz gazów, np. amoniaku i szkodliwych substancji, ropy naftowej, olejów, oraz w rolnictwie przy zapobieganiu bryłowceni się nawozów sztucznych. Grecy i Rzymianie użyli go do budowy kopuły Świętej Sofii w Konstantynopolu (Stambuł). Dodawano go w okresach głodu do mąki. W 1866 r. szwedzki chemik Alfred Nobel użył ziemi okrzemkowej do stabilizowania nitrogliceryny w dynamicie (CANTER-LUND i LUND 1995). Na osadach okrzemek słodkowodnych (ok. 30 m grubości) położony jest Berlin i Kaliningrad, a także inne wielkie miasta europejskie i amerykańskie (SCHMEIL 1906).

Najbogatsze źródła diatomitu znajdują się w Ameryce Północnej, (złoże Lompoc w Kalifornii ma 100 m grubości), a także w Ameryce Południowej. W Europie większe złoża znajdują się we Francji, Niemczech, Danii, Irlandii, Włoszech, Rosji, Rumunii i Czechach. Cena diatomitu w Anglii w latach 90. wynosiła 250 funtów za 1 tonę.

W Polsce złoża diatomitu znajdują się w Karpatach Wschodnich i są to tzw. złoża krosnieńskie w okolicach Przemyśla, Krosna i Leszczawki. Polska mogłaby stać się ważnym

jego producentem, ze względu na dostępność złóż i dobrą ich jakość (KOTLARCZYK 1981).

Jaki jest wiek okrzemek? Do tej pory datowano go na 185 mln lat, a znaleziska pochodzą głównie z jury i kredy. Najstarsza skamieniałość, *Pyxidicula bollensis*, pochodzi z jurajskich łupków należących do górnego liasu Wirtembergii a została znaleziona w cieple gąbki (patrz PODBIELKOWSKI i współaut. 1979).

Od kredy okrzemki występują już w dużej liczbie gatunków istniejących do dzisiaj.

Ostatnie jednak badania prowadzone w PAN w Krakowie przez KWIECIŃSKĄ i SIEMIŃSKĄ (1999) wykazały występowanie trzech okrzemek kopalnych w marmurach wieku dewońskiego z Przeworna. Jest to odkrycie, które przesunęło wiek okrzemek o 260–300 mln lat, czyli są to organizmy żyjące na Ziemi już ok. 400 milionów lat.

Za sukces okrzemek, należy uznać to, że jako mikroskopijnej wielkości organizmy osiągnęły tak wielką różnorodność morfologiczną, taksonomiczną i ekologiczną. Jak pisze profesor LANGE-BERTALOT (KRAMMER i LANGE-BARTALOT 1986): “ich wyjątkowa konstrukcja biologiczna sprawia, że przy minimum nakładu energii i materii osiągnęły najwyższy stopień sprawności życiowej”.

Dzięki różnorodności, liczebności i sprawności życiowej mogą skutecznie zasiedlać

wszystkie ekosystemy Ziemi i trwale dokumentować jej dzieje.

## DIATOMS – ORGANISMS THAT HAVE BEEN SUCCESSFUL

### S u m m a r y

Diatoms (Diatomae, Bacillariophyceae) constitute the most abundant and most diverse group of algae. In science, nature and human activity they fulfill an exceptional function ensuing from their specific structure, physiology and ecology. They occur in all water environments or those whose habitats are constantly humid. Diatoms are primary organic matter producers in waters, hence they constitute a basis of the food chain in seas, oceans and inland waters. Due to their high lipid and protein contents they are highly energetic food of invertebrate animals. They are sensitive to physical and chemical changes of the environment,

consequently, they are perfect biological indicators of changes occurring in water bodies, including those connected with acidity, eutrophication (trophic state), pollution (saprobity) and climate. After their death, permanent, siliceous frustules of diatoms fall onto the bottom, where they form diatom sediments called diatomite, whose thickness may reach 100 meters. Diatomite is an exceptionally valuable raw material used in food, chemistry and building construction industries. The age of diatoms is estimated at about 400 million years.

### LITERATURA

- BOGACZEWICZ-ADAMCZAK B., 1990. *Paleolimnologia jezior Borów Tucholskich w świetle badań kopalnych okrzemek*. Zesz. Nauk. Uniw. Gdańsk, 1–133.
- CANTER–LUND H., LUND J. W. G., 1995. *Freshwater Algae their microscopic world explored*. Biopress Limited, Bristol.
- ESSER K., 2000. *Kryptogamen 1. Cyanobakterien, Algen, Pilze, Flechten. Prakticum und Lehrbuch*. Wyd. 3. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Barcelona, Hongkong, London, Mailand, Paris, Singapur, Tokyo.
- KOTLARCZYK J., 1981. *Diatomity karpackie w ogólnym bilansie diatomitów na świecie*. Konferencja Naukowo-Techniczna. Nowe kierunki zastosowań diatomitów polskich w gospodarce narodowej. Przemysł 23–24 maja 1980. Wydawnictwa geologiczne. Warszawa.
- KRAMMER, K., LANGE-BERTALOT, H. 1986. *Bacillariophyceae. Naviculaceae*. [W:] *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Ettl H., Gerloff J., Heyning H., Mollenhauer D. (red.). 2/1. G. Fischer Verlag. Jena.
- KWIECIŃSKA B., SIEMIŃSKA J., 1999. *The Przeworno marble diatoms*. A short Symposium Workshop on The Origin and Early Evolution of the Diatoms Fossil, Molecular and Biogeographical Approaches. Abstracts.
- LIGOWSKI R., 1998. *Okrzemki w morskim ekosystemie Antarktydy*. Kosmos 47, 471–498.
- PODBIELKOWSKI Z., REJMENT-GROCHOWSKA I., SKIRGIELLO A., 1979. *Rośliny zarodnikowe*. PWN. Warszawa.
- RAKOWSKA B., 2001. *Studium różnorodności okrzemek ekosystemów wodnych Polski niżowej*. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego. Łódź.
- REIMER C. W., 1965. *Diatoms and their physico-chemical environment. Biological problems in water pollution*. Dep. Health Educ. and Welfare., Publ. Health Serv., Div. Water Suppl. Pollut. Control., Cincinnati, Ohio, 1–27.
- ROUND F. E., CRAWFORD R. M., MANN D. G., 1990. *The diatoms*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney.
- SCHMEIL O., 1906. *Lehrbuch der Botanik*. Erwin Nägele, Verlagsbuchhandlung, Leipzig.
- SIEMIŃSKA J., 1964. *Chrysophyta. Bacillariophyceae. Okrzemki. Flora słodkowodna Polski 6*. PWN, Warszawa.
- SIEMIŃSKA J., 1999. *The discoveries of diatoms older than the Cretaceous*. A short Symposium Workshop on The Origin and Early Evolution of the Diatoms Fossil, Molecular and Biogeographical Approaches. Abstracts.
- STOERMER E. F., 1984. *Some perspectives on diatom ecology*. Eighth Symposium on Living and Fossil Diatoms. Paris. Abstracts.