


УДК 582.26.574.2

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ: ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И КОЛИЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

О. Г. Горохова , Т. Д. Зинченко

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
 E-mail: o.gorokhova@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.05.2020 г., после доработки 27.08.2020 г., принята 16.09.2020 г.

Горохова О. Г., Зинченко Т. Д. Сообщества фитобентоса солёных рек Приэльтона: таксономическая и количественная структура // Поволжский экологический журнал. 2020. № 4. С. 383 – 397. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-383-397>

Аннотация. Впервые дана оценка таксономической и количественной структуры фитобентоса семи солёных рек бассейна гипергалинного озера Эльтон (Волгоградская область). Выявлены основные типы альгоценозов, развивающихся на субстратах: диатомовый фитобентос, сообщества диатомовых водорослей с цианопрокариотами, цианобактериальные плёнки и маты, эпифитон. Фитобентос состоит из локальных, мозаично распределённых сообществ с малым сходством видового состава. Структуру альгоценозов определяют Bacillariophyta (с преобладанием видов рода *Navicula*) и Cyanoprokaryota (родов *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Geitlerinema*). Величины численности и биомассы варьируют в широких пределах, достигая наибольших значений (109834 – 417472 млн кл/м²; 523.6 – 567.6 г/м²) в цианобактериальных сообществах мезогалинных рек при минерализации до 16 – 19 г/л. Минерализация как фактор, влияющий на структуру сообществ, наиболее жестко действует в устьевых участках рек, контролируя состав доминирующих видов. При критических величинах солёности (> 70 г/л) установлены характерные структурные преобразования сообществ по типу замены планктонных и бентосных Bacillariophyta и Cyanoprokaryota на планктонные Chlorophyta (рода *Dunaliella*) и пикопланктон.

Ключевые слова: фитобентос, альгоценоз, таксономический состав, количественная структура, солёные реки, озеро Эльтон.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-383-397>

ВВЕДЕНИЕ

В ландшафтах Северного Прикаспия в мало нарушенном массиве опустыненных степей находится уникальный природно-территориальный комплекс Приэльтона, включающий гипергалинное озеро Эльтон и впадающие в него реки с естественно высоким уровнем минерализации. Территория имеет большое природоохранное значение и входит в состав природного парка «Эльтонский», что обеспечивает оптимизацию природопользования и сохранение ценных комплексов и объектов. Актуальность экологических исследований лотических систем аридной зоны Прикаспийской низменности связана с динамичностью изменения климатических условий и влияния абиотических факторов при усилении антропогенного воздействия в регионе (Водно-болотные..., 2005; Зинченко и др., 2010).

Водоросли – один из основных структурно-функциональных компонентов солёных рек Приэльтона. Изученный ранее фитопланктон (Горохова, Зинченко, 2014, 2016) представлен в основном Bacillariophyta с разной долей Cyanoprokaryota и Chlorophyta. Характерная особенность планктонных сообществ – существенная доля видов бентоса и обрастаний в формировании структуры альгоценозов. В сезонной динамике отмечена синхронность изменения численности, биомассы, числа видов планктонных и донных форм водорослей. Это позволяет говорить о формировании единого устойчивого пелаго-бентосного сообщества, чему способствуют условия повышенной плотности солёных вод в сочетании с мелководностью и невысокими скоростями течения. Значительный диапазон количественных показателей фитопланктона установлен для всех рек вне зависимости от величин солёности; отмечена отрицательная корреляционная связь удельного видового богатства с уровнем минерализации. При ветровых нагонах солёных вод из озера структурные изменения речных альгоценозов проявляются в формировании олигодоминантных сообществ. Сведения о видовом составе фитобентоса рек Приэльтона единичны (Канапакский и др., 2018), данные о количественном развитии отсутствуют.

Цель работы – дать характеристику таксономического состава и количественной структуры альгоценозов, развивающихся на различных субстратах солёных рек Приэльтона в условиях градиента минерализации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы фитобентоса и перифитона ($n = 51$ и 18 соответственно) собирали в мае и августе 2012 – 2014 гг., августе 2017 г. в пяти реках (табл. 1), в двух реках (М. Сморогда, Карантинка) эпизодически при высокой минерализации. Схема станций отбора проб приведена в ранних публикациях (Горохова, Зинченко, 2016).

Таблица 1. Некоторые гидролого-гидрохимические характеристики пяти солёных рек бассейна оз. Эльтон в местах отбора проб

Table 1. Some hydrological and hydrochemical characteristics of five saline rivers of the lake Elton basin at sampling sites

Показатель	Река				
	Чернавка	Солянка	Хара	Ланцуг	Б. Саморода
Координаты, устье	49°12'N	49°10'N	49°12'N	49°12'N	49°07'N
	46°40'E	46°35'E	46°39'E	46°38'E	46°47'E
Длина, км	2.0	5.0	39.0	14.0	13.5
Глубина, м	0.15–0.6	0.05–0.5	0.03–0.6	0.1–0.4	0.02–0.6
Минерализация, г/л	Верхнее течение				
	28.1–31.0	25.7–28.6	8.74–11.5	4.6	–
	Среднее течение				
	27.5–30.0	24.0–27.6	6.6–10.0	5.9–7.0	7.6–9.8
	Нижнее течение				
	17.2–32.0	25.2–29.0	11.7–41.4	10.6–30.0	10.0–15.0
$P_{\text{общ}}, \text{мг/л}$	0.14±0.03	0.19±0.03	0.93±0.33	1.00±0.27	1.65±0.14
$N_{\text{мин}}, \text{мг/л}$	9.8±18.46	10.99±20.29	2.98±6.46	3.32±3.83	0.35±0.41

Примечание. Прочерк – отсутствие проб.

Note. Dash means no samples.

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

Материал для определения состава и количества фитобентоса отбирали с нескольких участков дна в зависимости от разнообразия субстрата: на песчаных, песчано-илистых и илистых грунтах русла, в прибрежье, у уреза воды в местах с видимыми налетами и плёнками водорослей, в цианобактериальных матах. Исследовали обрастания на погруженных частях тростника (*Phragmites australis* (Cavanilles) Trinius ex Steudel) и на макроводорослях (*Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees). Пробы собирали в местах с глубинами 0.1 – 0.6 м с помощью цилиндрической трубки диаметром 5 см; фиксировали 40%-ным раствором формальдегида. Для изучения количественного состава из бентосной пробы объемом 30 – 50 мл брали пробоотборником (штемпель-пипеткой объемом 0.1 см³) аликвоту (2-3 повторности), в которой вели подсчет водорослей. Для обрастаний количественный учет вели с помощью смыва водорослей с определенной площади субстрата. Диатомовые идентифицировали в постоянных препаратах. Сбор и обработка проб соответствуют методам, принятым в альгологических исследованиях (Вассер и др., 1989). Во время сбора проб измеряли основные гидрологические параметры: скорость течения в реках составляла 0.01 – 0.4 м/с, температура воды – 16 – 32°C, прозрачность – до дна. Сведения о глубине и минерализации воды в реках показаны в табл. 1. Водотоки эвтрофны по содержанию соединений азота и фосфора (см. табл. 1). Определение гидрохимических показателей (солевой состав, биогенные вещества) выполнено аккредитованной гидрохимической лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» г. Самара.

Для анализа взаимосвязи между популяционной плотностью видов фитобентоса и факторами среды использован метод Canonical Correspondence Analysis – ССА (Ter Braak, 1986). Интерпретация ССА-диаграмм основана на учете закономерностей, использующих двухмерное проецирование (Зинченко и др., 2010). Статистическая обработка данных проведена с использованием электронных таблиц Microsoft Excel и пакета программ Canoco 4.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав сообществ водорослей. В реках Приэльтона выявлены разнообразные альгоценозы, развивающиеся на донных субстратах и водной растительности. Наиболее богат **фитобентос**, в составе которого выявлено 144 вида и внутривидовых таксона из 5 систематических отделов (рис. 1) с преобладанием Bacillariophyta (51%) и Cyanoprokaryota (33%). Кроме того, в реках отмечены бентосные сообщества, формируемые представителями Chlorophyta, донные формы которых представлены *E. intestinalis*, образующей обильные заросли на мелководях в нижних и устьевых участках. **Эпифитон** хорошо развит на *P. australis*, площадь покрытия которым в верхнем и среднем течении рек достигает 70%. На *E. intestinalis* эпифитон беден качественно и количественно. В отличие от фитобентоса эпифитон в основном диатомовый: в его составе 42 вида, из которых 34 – Bacillariophyta. Следует упомянуть сообщества (**метафитон**), эдификаторами которых являются нитчатые формы Chlorophyta порядков Cladophorales, Ulotrichales, Chaetophorales; на них развиты обрастания из диатомовых водорослей и цианопрокариот. Метафитон отмечен в устьях рек в виде плотных всплывающих ско-

плений («тины»). В донных ценозах всех рек (в наилке) нередки Euglenophyta. Сравнительное соотношение числа видов разных отделов в альгофлоре фитобентоса, эпифитона и планктона показано на рис. 1. Как видно, наибольшим разнообразием на уровне крупных таксономических категорий отличается структура планктонных сообществ: в них представлены фитофлагелляты отделов Dinophyta, более разнообразны Cryptophyta, Euglenophyta и жгутиковые Chlorophyta.

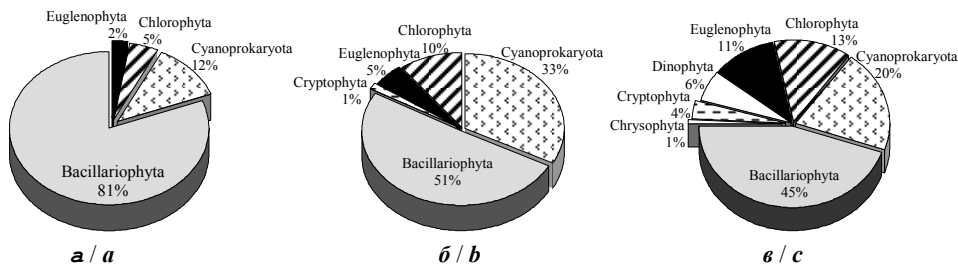


Рис. 1. Соотношение числа видов водорослей разных отделов в альгофлоре эпифитона (а), фитобентоса (б) и фитопланктона (в)

Fig. 1. Ratio of the number of algal species of different divisions in the algal flora of epiphyton (a), phytobenthos (b) and phytoplankton (c)

Структура и типы альгоценозов. Для характеристики рек по фитобентосу необходим анализ его таксономических и количественных показателей и выделение характерных типов альгоценозов. Это информативно отражает отношение видов к среде обитания и связанных с этим физических и химических факторов, структурирующих сообщества. Установлено, что фитобентос рек Приэльтонья состоит из множества локальных, пространственно компактных микросообществ, так называемых «альгосинузий» (Оксиюк, 1976). Площадь их на грунте составляет от нескольких см² до нескольких десятков см². Сходство видового состава незначительно: 15 – 25%, реже до 40%, что связано с экологической неоднородностью, зависящей от типа грунта, режима обводнения, гидролого-гидрохимических особенностей, таких как выход подземных вод с различной солёностью и ионным составом, изменение минерализации в устьях. Кроме того, важнейшим фактором формирования мозаичности распределения фитобентоса являются межвидовые взаимодействия (Оксиюк, 1976; Pringle et al., 1988).

Анализ видового состава позволил выявить основные типы сообществ микроводорослей, развивающихся на субстратах в исследованных реках. К ним относятся: диатомовый фитобентос, сообщества диатомовых водорослей с цианопрокариотами, цианобактериальные плёнки и маты, эпифитон. Число видов в ценозах фитобентоса различно (табл. 2). Так, цианобактериальные сообщества могут состоять всего из 2-3 видов нитчатых форм, формирующих плотное переплетение – плёнку на поверхности грунта, по мере развития которого число видов возрастает. Наиболее разнообразны в таксономическом отношении сообщества Cyanoprokaryota + Bacillariophyta: от 4 – 12 до 20 – 27 видов. Несмотря на то, что число видов в каждом отдельном сообществе невелико, в целом для реки по данным многолет-

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

них наблюдений формируется представление о высоком видовом разнообразии фитобентоса, реализованном в разные временные периоды (46 – 98 таксонов в реках). Это отражает результат адаптации альгоценозов к меняющимся экологическим условиям. В условиях градиента минерализации удельное число видов в сообществах мезогалинных водотоков и пределы изменения этого показателя несколько больше по сравнению с полигалинными (см. табл. 2). Вероятно, значение имеет не только меньший уровень солёности мезогалинных рек, но и больший диапазон ее изменения, а также биотопическое разнообразие, что в целом способствует увеличению таксономического богатства в реках Б. Саморода, Хара, Ланцуг.

Таблица 2. Число видов водорослей в основных типах альгоценозов солёных рек-притоков оз. Эльтон

Table 2. Number of algae species in the main types of algocenoses in the salty rivers-tributaries of Lake Elton

Реки	Типы альгоценозов					
	Диатомовый фитобентос		Цианобактериальные сообщества		Эпифитон	
	Bacillariophyta	Bacillariophyta+ Cyanoprokaryota	плёнки	маты	Enteromorpha	Phragmites
Чернавка	3–10	5–12	3–11	15–25	1–4	6–17
Солянка	4–12	4–11	4–9	10–15	–	5–16
Б. Саморода	5–10	12–27	3–8	19–27	1–6	4–17
Хара	7–10	6–9	3–10	11–14	2–14	6–21
Ланцуг	5–16	6–10	2–10	4–11	–	5–16
Полигалинные*	3–12	4–12	3–11	10–25	1–4	5–17
Мезогалинные	4–16	6–27	2–10	4–27	1–14	4–21

Примечание. * Полигалинные реки – Солянка, Чернавка; мезогалинные – Б. Саморода, Хара, Ланцуг. Прочерк – нет данных.

Note. * Polyhaline rivers are Solyanka, Chernavka; mesohaline rivers are B. Samoroda, Khara, Lantsug. Dash means no data.

Рассмотрим особенности состава альгоценозов более подробно. Как правило, внутри каждого типа существует несколько вариантов альгосинузий, имеющих различия видового состава доминирующих форм. Например, диатомовый фитобентос, количественно состоящий из Bacillariophyta не менее чем на 80%, имеет в реках Приэльтонья такие наиболее часто встречающиеся варианты:

- диатомовый фитобентос с доминированием видов рода *Navicula*, в различных соотношениях его формируют виды: *Navicula phyllepta* Kützinger s.l., *N. pygmaea* Kützinger, *N. cf. menisculus* Schumann, *N. salinarum* Grunow. Примером служат диатомовые сообщества из полигалинных рек Чернавка и Солянка, развивающиеся на песчано-илистых грунтах;

- диатомовый фитобентос с доминированием видов различных родов, в котором наряду с *Navicula* высока численность таких видов, как: *Amphora coffeaeformis* (Agardh) Kützinger, *Fragilaria fasciculata* (Agardh) Lange-Bertalot, *Achnanthes brevipes* Agardh. Альгоценозы такого состава развиваются в реках Хара, Ланцуг, Чернавка на грунтах с разной степенью заиления.

Кроме того, на грунтах с растительными остатками иногда обильны виды рода *Nitzschia* (*N. frustulum* (Kützing) Grunow, *N. hungarica* Grunow, *N. vitrea* var. *salinarum* Grunow). На плотных песчаных грунтах к перечисленным видам эпизодически примешиваются крупные донные формы родов *Surirella*, *Gyrosigma*, *Pleurosigma*, *Stauroneis*, *Campylodiscus*, создавая существенную долю биомассы (до 65%). В нижнем течении и устье рек Хара и Ланцуг в составе фитобентоса регистрируется иногда массовое количество покоящихся спор *Chaetoceros*, формирующихся в планктоне и оседающих на дно, вероятно, при повышении минерализации. В диатомовом фитобентосе в малом количестве встречаются виды других отделов: Chlorophyta (родов *Platymomonas*, *Tetraselmis*), Cyanoprokaryota (родов *Komvophoron*, *Oscillatoria*, *Synechocystis*, *Cyanothece*). Число видов, численность и биомасса диатомового фитобентоса приведены в табл. 2, 3.

Таблица 3. Численность и биомасса микроводорослей в основных типах альгоценозов солёных рек-притоков оз. Эльтон

Table 3. Abundance and biomass of microalgae in the main types of algocenoses of the saline rivers-tributaries of Lake Elton

Реки	Типы альгоценозов					
	Диатомовый фитобентос		Цианобактериальные сообщества		Эпифитон	
	Bacillariophyta	Bacillariophyta+ Cyanoprokaryota	плёнки	маты	<i>Enteromorpha intestinalis</i>	<i>Phragmites australis</i>
Чернавка	686–22476 0.7–7.6	733–17211 0.9–4.2	755–12176 0.09–1.3	7562–96834 19.7–154.9	0.5–1 0.001–0.01	225–1064 0.01–0.4
Солянка	599–18081 0.8–6.9	599–15653 0.1–3.9	599–13579 0.12–1.5	9563–61904 17.9–136.8	–	199–1159 0.02–0.5
Б. Саморода	1085–31172 0.6–10.0	865–36173 0.3–5.3	865–23126 0.1–1.9	20789–417472 20.4–567.6	6–14 0.01–0.12	317–3176 0.1–0.6
Хара	490–10834 0.5–6.4	488–10204 0.4–2.9	578–11734 0.08–0.9	10590–109834 46.4–523.6	4–9 0.01–0.9	231–2284 0.09–0.5
Ланцуг	1432–70704 1.1–10.3	292–9791 0.04–0.7	432–10764 0.09–0.8	2562–92834 30.6–233.7	–	131–1014 0.04–0.3

Примечание. В числителе – численность, млн кл/м²; в знаменателе – биомасса, г/м².

Note. Above the line is the number (mln cells / m²), below the line is biomass (g / m²).

Следующий тип бентосных альгоценозов – сообщества диатомовых водорослей с цианопрокариотами.

Bacillariophyta+Cyanoprokaryota. В них, наряду с диатомовыми, свойственными фитобентосу каждой из рек, в большом количестве встречаются различные виды родов *Oscillatoria* (*O. limosa* Agardh ex Gomont, *O. tenuis* Agardh ex Gomont), *Leptolyngbya* (*L. fragilis* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *L. tenuis* (Gomont) Anagnostidis & Komárek) и ряд других, менее регулярно отмечаемых видов (*Synechocystis salina* Wislouch, *Komvophoron constrictum* (Szafer) Anagnostidis & Komárek, *Microcystis salina* (Woronichin) Elenkin, *Cyanothece* sp.). Как правило, альгоценозы этого типа сравнительно разнообразны таксономически и развиты количественно (см. табл. 2, 3).

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

Одним из часто встречающихся в реках Приэльтонья типом альгоценозов являются цианобактериальные сообщества.

Цианобактериальные сообщества существуют в виде тонких плёнок и налётов на заиленных грунтах, в прибрежье на влажной почве. В первом случае они состоят из нитчатых форм родов *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Geitlerinema*, во втором – из колониальных видов порядка Chroococcales, например, слизистые колонии *Gloeocapsopsis crepidinum* (Thuret) Geitler ex Komárek. Bacillariophyta в этом типе альгоценозов немногочисленны, однако присутствуют нередко (виды рода *Amphora* – *A. coffeaeformis* et var. и др.). Несмотря на низкую видовую насыщенность, численность и биомасса этого типа альгоценоза могут быть значительными (см. табл. 3) и зависят от степени его развития, определяемой, вероятно, временем существования.

Цианобактериальные маты развиты в устьях рек. Анализ состава и структуры матов выявил, что эдификаторами их в основном являются виды родов *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Geitlerinema*, *Oscillatoria*, развивающиеся в реках в диапазоне минерализации 5 – 70 г/л и более. Численность и биомасса их в матах максимальны, прочие Cyanoprokaryota, а также и Bacillariophyta играют в структуре матов лишь второстепенную роль. Следует обратить внимание на то, что Cyanoprokaryota и образуемые ими сообщества наиболее интересны в фитобентосе солёных рек Приэльтонья в плане изучения их автономности, структурных и продукционных особенностей и оценки роли в экосистеме, обусловленной их способностью выживать в широком диапазоне солёности и флуктуирующих факторов среды. Например, анализ частоты встречаемости и удельного видового богатства в различных типах сообществ показал, что в солёных реках (Чернавка, Солянка), а также в устьях солоноватых рек (Б. Саморода, Хара) видовое разнообразие в матах нередко высокое (см. табл. 3) и сравнимо с таковым в хорошо развитых альгоценозах фитобентоса менее минерализованных участков рек. Это может быть связано с преимуществами жизни в матах, поддерживающих благоприятную микросреду, несмотря на жесткое влияние внешних условий (Van Gernerden, 1993; Prieto-Barajas et al., 2018).

Количественные показатели альгоценозов и распределение фитобентоса по длине рек. В реках Приэльтонья с меняющейся и экстремально высокой солёностью в сочетании с другими факторами среды микрофитобентос и эпифитон характеризуются большой изменчивостью численности и биомассы. В табл. 3 показан диапазон этих значений в основных типах альгоценозов 5 солёных рек.

Количественное развитие и пространственное распределение фитобентоса неоднородно. В верхнем течении рек редко образуются развитые бентосные группировки водорослей в связи с пересыханием и зарастанием водных биотопов. В фитобентосе в основном преобладают Bacillariophyta, иногда с большой численностью отдельных видов. В местах постоянного увлажнения могут формироваться плёнки нитчатых Cyanoprokaryota с примесью одноклеточных форм порядка Chroococcales. В среднем течении рек (при условии постоянного обводнения и незаросшего русла) фитобентос, как правило, хорошо сформирован, количественно развит и представлен разнообразными типами сообществ. В нем преобладают диатомовые комплексы, состоящие из видов родов *Navicula*, *Amphora*, *Fragilaria*,

Nitzschia. Цианопрокaryota в верхнем и среднем участках рек не образуют матов, но можно наблюдать тонкие плёнки из нитчатых форм (*Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Komvophoron*). Характерны сообщества Bacillariophyta+Цианопрокaryota. Численность и биомасса фитобентоса достигают высоких величин при большом разбросе значений даже для отдельного участка реки и зависят от типа бентосного сообщества, состава и соотношения преобладающих в нем видов (см. табл. 2). В обрастающих на тростнике хорошо сформированы сообщества эпифитона, в которых наиболее часто доминирует *A. brevipes*, образующий длинные лентовидные колонии, а также другие виды – *F. fasciculata*, *A. coffeaeformis* et var. Нижнее течение и устьевые участки рек характеризуются хорошо развитыми альгоценозами фитобентоса. Для устьев характерно появление цианобактериальных матов. Диатомовый фитобентос отличается разнообразием, сравнимым с вышележащими участками русла. Для устьев мезогалинных рек отмечена связь количественных показателей фитобентоса с изменениями солёности ($R = 0.59$, $p < 0.05$), в то время как в полигалинных реках она не выражена.

Состав доминирующих комплексов в градиенте минерализации. Природная специфика Приэльтонья заключается в резко выраженной аридности климата и остром недостатке влаги: гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова, характеризующий уровень влагообеспеченности территории, составляет 0.4 – 0.3, тогда как в пределах Волгоградской области его величина – 0.8 – 0.7 (Сажин и др., 2010). Следует подчеркнуть, что экологическая особенность исследованных водотоков заключается, прежде всего, в естественно высоком уровне минерализации и пространственно-временной динамике её величин. Условия, которые влияют на развитие прикрепленных водорослей, характеризуются, кроме того, периодами обводнения и обсыхания, высокой инсоляцией на фоне малых глубин и прозрачности воды до дна, а также стабильно высокими температурами воды и воздуха. Основным компонентом сообществ фитобентоса при таких воздействиях – распространенные в минерализованных водах, способные к осморегуляции виды. Из Bacillariophyta это большинство доминирующих форм, определяющих структуру альгоценозов: *F. fasciculata*, *A. coffeaeformis*, *N. meniscus*, *N. phyllepta*, *N. salinarum*, *N. pygmaea*, *A. brevipes*. В составе Цианопрокaryota много видов факультативных термофилов, развивающихся, например, в термальных источниках (Вассер и др., 1989; Prieto-Barajas et al., 2018). Из преобладающих в бентосе рек Приэльтонья это *O. limosa*, *O. tenuis*, *Phormidium acuminatum* (Gomont) Anagnostidis & Komárek и др.

Анализ изменений, происходящих в альгоценозах в зависимости от уровня солёности, показал, что многие массовые виды диатомовых водорослей развиваются в реках Приэльтонья в диапазоне минерализации от 5 до 41 г/л (рис. 2), а цианопрокариот – от 5 до 70 г/л и более. Многие из этих видов широко распространены и адаптированы к условиям солоноватых континентальных и морских вод (Clavero et al., 2000; Underwood, Provot, 2000; Vanelander et al., 2009). Отмечая устойчивость доминирующих видов к широкому диапазону минерализации, мы принимаем во внимание многочисленные данные исследований, показывающих, что идентифицированные микроскопическими методами на основе морфологических признаков сходные таксоны состоят из так называемых криптических

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

видов, отличимых по молекулярно-генетическим данным (Haubois et al., 2005; Créach et al., 2006; Vanelslander et al., 2009; Kociolek et al., 2017). В изученных нами реках распределение величин численности таких видов, как *N. phyllepta* s. l. и *N. cf. menisculus* в градиенте минерализации может свидетельствовать, на наш взгляд, об их гетерогенности (рис. 2, а, б). В отличие от них вид *N. capitata* var. *hungarica* (Grunow) Ross демонстрирует более конкретное отношение к условиям минерализации (рис. 2, в).

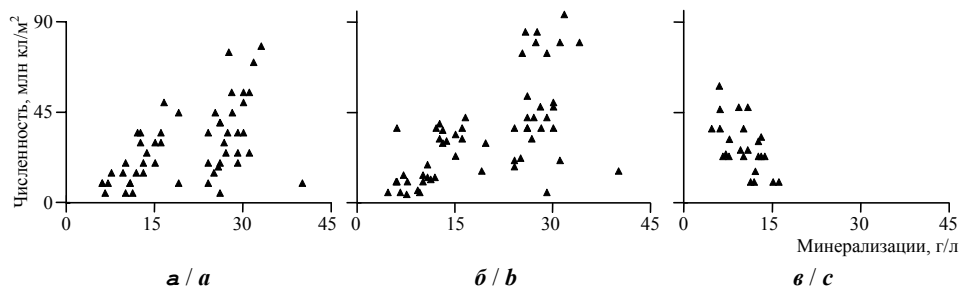


Рис. 2. Распределение величин численности *Navicula phyllepta* (а), *N. menisculus* (б) и *N. capitata* var. *hungarica* (в) в градиенте минерализации

Fig. 2. Distribution of the abundance values for *Navicula phyllepta* (a), *N. menisculus* (b) and *N. capitata* var. *hungarica* (c) in the mineralization gradient

По-видимому, применение методов, позволяющих разделить морфологически сходные таксоны, будет способствовать выявлению в солёных реках Приэльтонья уникальных особенностей видового состава сообществ водорослей. Эта информация уточнит наши заключения относительно обилия и частоты доминирования видов в полигалинных реках по сравнению с мезогалинными, отмеченные ранее для планктонных сообществ (Горохова, Зинченко, 2014). Подобные изменения структуры наблюдаются и для ценозов фитобентоса. Так, в полигалинных реках с диапазоном минерализации 26 – 31 г/л (р. Чернавка) и 25 – 29 г/л (р. Солянка) наблюдаются временные и пространственные изменения таксономического разнообразия и количественной структуры фитобентоса, не имеющие четко выраженной закономерности и значимой статистической связи с уровнем солёности. С одной стороны, это может быть связано с отсутствием существенной разницы величин минерализации в полигалинных реках, а с другой – с доминированием в фитобентосе рек криптоических видов, относимых к эвригалобным. В мезогалинных реках, имеющих больший градиент минерализации (7.5 – 24 г/л – р. Хара, 7.6 – 16 г/л – р. Б. Саморода, 4.6 – 15 г/л – р. Ланцуг), изменения показателей фитобентоса при повышении солёности выражены. Так, в устьях отмечено упрощение ценотической структуры донных сообществ: снижение удельного числа видов в диатомовом фитобентосе и перифитоне и более высокое разнообразие *Suaporokaryota* и *Bacillariophyta* в матах. Отмечены изменения в доминировании некоторых видов: увеличение обилия и частоты доминирования *N. salinarum*, *N. phyllepta*, *A. coffeaeformis* var. *acutiuscula* (Kützing) Rabenhorst (Хара, Ланцуг, Карантинка), *Pleuro-*

sigma elongatum W. Smith, *F. construens* var. *subsalina* Hustedt (Б. Саморода), что, вероятно, отражает разную степень осморегуляторных возможностей видов. Что касается перифитонных диатомовых комплексов, то в мезогалинных реках отмечено снижение их количественного развития по направлению к устью. Однако эти изменения при повышении минерализации выражены не всегда и являются, видимо, результатом совокупного действия абиотических и биотических факторов.

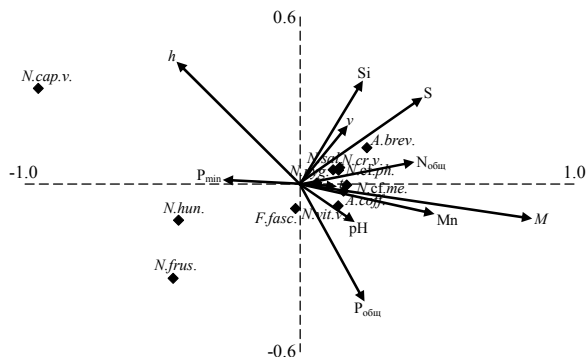


Рис. 3. Ординация взаимосвязи факторов среды и численности доминирующих видов диатомовых водорослей фитобентоса рек-притоков оз. Эльтон. Векторы: *h* – глубина, *s* – прозрачность, *t* – температура воды, *v* – скорость течения, *M* – минерализация, *pH* – водородный показатель; содержание: *Si* – кремния, *Mn* – марганца, *N_{общ}* – общего азота, *P_{общ}* – общего фосфора, *P_{мин}* – минерального фосфора. Названия видов: *N. sal.* – *Navicula salinarum*, *N. pyg.* – *Navicula pygmaea*, *N. cf. ph.* – *Navicula cf. phyllepta*, *N. cf. me.* – *Navicula cf. meniscus*, *N. cap. v.* – *Navicula capitata* var. *hungarica*, *N. cr. v.* – *Navicula cryptocephala* var. *intermedia*, *A. coff.* – *Amphora coffeaeformis*, *A. brev.* – *Achnanthes brevipes*, *F. fasc.* – *Fragilaria fasciculata*, *N. frus.* – *Nitzschia frustulum*, *N. hun.* – *Nitzschia hungarica*, *N. vit. v.* – *Nitzschia vitrea* var. *salinarum*

Fig. 3. Ordination of the relationship between environmental factors and the numbers of the dominant species of diatoms of the phytobenthos in the rivers-tributaries of Lake Elton. Vectors: *h* – depth, *s* – transparency, *t* – water temperature, *v* – current velocity, *M* – mineralization, *pH* – pH; content: *Si* – silicon, *Mn* – manganese, *N_{tot}* – total nitrogen, *P_{tot}* – total phosphorus, *P_{min}* – mineral phosphorus. Species names: *N. sal.* – *Navicula salinarum*, *N. pyg.* – *Navicula pygmaea*, *N. cf. ph.* – *Navicula cf. phyllepta*, *N. cf. me.* – *Navicula cf. meniscus*, *N. cap. v.* – *Navicula capitata* var. *hungarica*, *N. cr. v.* – *Navicula cryptocephala* var. *intermedia*, *A. coff.* – *Amphora coffeaeformis*, *A. brev.* – *Achnanthes brevipes*, *F. fasc.* – *Fragilaria fasciculata*, *N. frus.* – *Nitzschia frustulum*, *N. hun.* – *Nitzschia hungarica*, *N. vit. v.* – *Nitzschia vitrea* var. *salinarum*

Увеличение минерализации до критических величин (до 70 – 180 г/л в р. М. Сморогда) приводит не только к снижению видового богатства, но и к структурным преобразованиям автотрофного сообщества: замене Bacillariophyta и Cyanoprokaryota (своих устьев рек Приэльтонья) на доминирование Chlorophyta – видов рода *Dunaliella* и «зеленого» пикопланктона. При этом продукционные показатели автотрофного компонента биоты (биомасса, содержание хлорофилла-«а») остаются высокими, обеспечивая продукционный процесс (Номоконова и др., 2013; Горохова, Зинченко, 2014), а минерализация контролирует видовой состав.

Оценка взаимосвязи абиотических факторов и численности доминирующих видов методом ординационного анализа. Результаты ординационного анализа влияния экологических условий на водоросли позволили выявить изменение состава доминирующих видов вдоль градиентов абиотических факторов (рис. 3, 4). Установлено значимое воздействие гидрологических параметров (прозрачность, скорость течения) и концентрация биогенных веществ (кремния, об-

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

щего азота) на комплекс массовых форм диатомовых водорослей: *Navicula salinarum*, *N. pygmaea*, *N. cryptocephala* var. *intermedia*, *N. cf. phyllepta*, *N. cf. meniscus* и *Amphora coffeaeformis*. Отмечена связь численности фитобентоса с минерализацией, причем для отдельных видов диатомей выявлена отрицательная корреляция численности с уровнем солёности ($R = -0.57 - 0.72$, $p < 0.05$); к ним относятся: *Navicula capitata* var. *hungarica*, *Nitzschia frustulum*, *N. hungarica*, предпочитающие мезогалинные условия (см. рис. 3). Фактор глубины действует на водоросли опосредованно, определяя величину прозрачности воды и, соответственно, эвфотную зону. В мелководных водотоках влияние глубины менее очевидно, тогда как прозрачность – важный фактор для развития диатомового бентоса (см. рис. 3), а также цианобактериальных матов, эдификаторами которых в исследованных реках являются: *Oscillatoria bevis*, *O. limosa*, *O. tenuis*, *P. acuminatum* (см. рис. 4). Методом ординационного анализа установлено, что содержание таких биогенных элементов, как фосфор и марганец (см. рис. 3, 4), имеет существенное значение для эвригалинных видов зелёных водорослей (роды *Dunaliella*, *Tetraselmis*, мелкоразмерные Chlorophyta), а также для отдельных видов диатомовых водорослей, что может быть связано как с их высокой потребностью в элементах минерального питания, так и с поддержанием адаптационных механизмов в условиях высокой солёности.

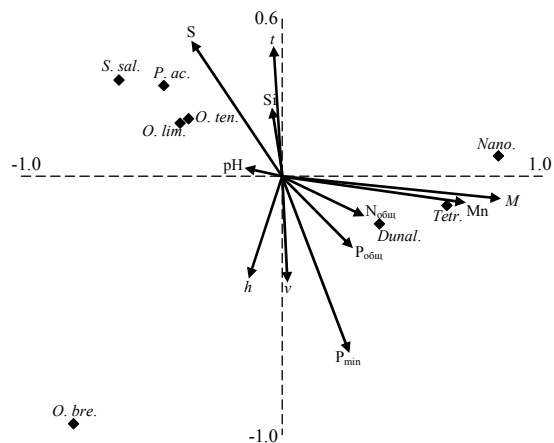


Рис. 4. Ординация взаимосвязи факторов среды и численности доминирующих видов цианопрокариот фитобентоса и планктонных зелёных водорослей рек-притоков оз. Эльтон. Названия видов: *O. bev.* – *Oscillatoria bevis*, *O. lim.* – *Oscillatoria limosa*, *O. ten.* – *Oscillatoria tenuis*, *P. ac.* – *Phormidium acuminatum*, *S. sal.* – *Synechocystis salina*, *Dunal.* – виды рода *Dunaliella*, *Tetr.* – виды рода *Tetraselmis*, *Nano* – группа мелкоразмерных форм отдела Chlorophyta, остальные обозначения см. рис. 1

Fig. 4. Ordination of the relationship between environmental factors and the numbers of the dominant species of cyanoprokaryotes phyto-benthos and planktonic green algae in the rivers-tributaries of Lake Elton. Notation. Species names: *O. bev.* – *Oscillatoria bevis*, *O. lim.* – *Oscillatoria limosa*, *O. ten.* – *Oscillatoria tenuis*, *P. ac.* – *Phormidium acuminatum*, *S. sal.* – *Synechocystis salina*, *Dunal.* – species of the genus *Dunaliella*, *Tetr.* – species of the genus *Tetraselmis*, *Nano* – a group of small-sized forms of the Chlorophyta division, for other designations see Fig. 1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фитобентосе солёных рек-притоков оз. Эльтон зарегистрировано 144 вида и внутривидовых таксона водорослей из 5 систематических отделов; основу видово-

го разнообразия создают Bacillariophyta (51%) и Cyanoprokaryota (33%); в эпифитоне обнаружено 42 вида, из которых более 80% – Bacillariophyta. Основные типы сообществ микроводорослей в исследованных водотоках: диатомовый фитобентос, сообщества диатомовых водорослей с цианопрокариотами, цианобактериальные плёнки и маты, эпифитон. Фитобентос рек состоит из локальных микросообществ с незначительным сходством видового состава, формирующих высокое видовое разнообразие для реки в целом, что обеспечивает адаптационные возможности в меняющихся экологических условиях. В полигалинных реках и устьях мезогалинных рек высокое разнообразие, численность и биомасса отмечены в цианобактериальных сообществах, хорошо приспособленных к колебаниям солёности и поддерживающих благоприятную микросреду в условиях не только высокой, но и меняющейся солёности. Водорослевой компонент донных ценозов исследованных рек адаптирован к экстремальным условиям, разнообразен и высокопродуктивен. При критических величинах минерализации доминирование в автотрофных сообществах переходит к Chlorophyta (Dunaliella, пикопланктон). Роль донных водорослей в функционировании уникальной экосистемы рек Приэльтона следует оценивать не только в связи с их значением в трофической структуре как эффективных первичных продуцентов органического вещества. Фитобентос, выполняя средообразующую функцию, способствует сохранению целостности донных ценозов, поддерживает адаптационные возможности организмов различных таксономических групп и их способность эксплуатировать ресурсы окружающей среды.

Авторы выражают благодарность младшему научному сотруднику Э. В. Абросимовой (Институт экологии Волжского бассейна РАН) за помощь в статистической обработке данных.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации» (№ АААА-А17-117112040040-3), а также при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-00135).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П., Паламарь-Мордвинцева Г. М., Ветрова З. И., Кордюм Е. Л., Мошкова Н. А., Приходькова Л. П., Коваленко О. В., Ступина В. В., Царенко П. М., Юнгер В. П., Радченко М. И., Виноградова О. Н., Бухтиярова Л. Н., Разумна Д. Ф. Водоросли. Справочник. Киев : Наук. думка, 1989. 608 с.

Водно-болотные угодья Приэльтона. Волгоград : Видео-Хайтек, 2005. 27 с.

Горохова О. Г., Зинченко Т. Д. Фитопланктон высокоминерализованных рек Приэльтона // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 5 – 5. С. 1715 – 1721.

Горохова О. Г., Зинченко Т. Д. Разнообразие и структура сообществ фитопланктона высокоминерализованных рек бассейна озера Эльтон // Вода : химия и экология. 2016. № 1. С. 58 – 65.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Выхристюк Л. А., Шитиков В. К. Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной р. Хара (Приэльтонье) // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 14 – 30.

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

Канапацкий Т. А., Самылина О. С., Кузнецова А. И. Первичная продукция фототрофных сообществ солоноводных рек Приэльтона (Волгоградская область) // Докл. Башкир. ун-та. 2018. Т. 3, № 4. С. 416 – 421.

Номоконова В. И., Зинченко Т. Д., Попченко Т. В. Трофическое состояние соленых рек бассейна озера Эльтон // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 476 – 483.

Оксиук О. П. О ценологическом изучении водорослей в пресных водоемах // Гидробиол. журн. 1976. Т. 12, № 1. С. 5 – 11.

Сажин А. Н., Кулик К. Н., Васильев Ю. И. Погода и климат Волгоградской области. Волгоград : ВНИАЛМИ, 2010. 306 с.

Clavero E., Hernández-Mariné M., Grimalt J. O., Garcia-Pichel F. Salinity Tolerance of Diatoms from Thalassic Hypersaline Environments // J. Phycology. 2000. Vol. 36, iss. 6. P. 1021 – 1034.

Créach V., Ernst A., Sabbe B., Vanelslander B., Vyverman W., Stal L. J. Using Quantitative PCR to Determine the Distribution of a Semicryptic Benthic Diatom, *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae) // J. Phycology. 2006. Vol. 42, iss. 5. P. 1142 – 1154.

Haubois A. G., Sylvestre F., Guarini J. M., Richard P., Blanchard G. F. Spatio-temporal Structure of the Epipellic Diatom Assemblage from an Intertidal Mudflat in Marennes-Oléron Bay, France // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2005. Vol. 64, № 2 – 3. P. 385 – 394.

Kociolek J. P., Hamsher S. E., Kulikovskiy M., Bramburger A. J. Are there Species Flocks in Freshwater Diatoms? A Review of Past Reports and a Look to the Future // Hydrobiologia. 2017. Vol. 792, iss. 1. P. 17 – 35.

Prieto-Barajas C.M., Valencia-Cantero E., Santoyo G. Microbial Mat Ecosystems : Structure types, Functional Diversity, and Biotechnological Application // Electronic J. Biotechnology. 2018. Vol. 31. P. 48 – 56. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2017.11.001>

Pringle C. M., Naiman R. J., Bretschko G., Karr J. R., Oswood M. W., Webster J. R., Welcomme R. L., Winterbourn M. J. Patch Dynamics in Lotic Systems : the Stream as a Mosaic // J. of the North American Benthological Society. 1988. Vol. 7, № 4. P. 503 – 524.

Ter Braak C. J. F. Canonical Correspondence Analysis : A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis // Ecology. 1986. Vol. 67, iss. 5. P. 1167 – 1179.

Underwood G., Provot L. Determining the Environmental Preferences of four Estuarine Epipellic Diatom Taxa : Growth Across a Range of Salinity, Nitrate and Ammonium Conditions // European J. of Phycology. 2000. Vol. 35, iss. 2. P. 173 – 182.

Van Gernerden H. Microbial Mats : A Joint Venture // Marine Geology. 1993. Vol. 113, iss. 1 – 2. P. 3 – 25.

Vanelslander B., Créach V., Vanormelingen P., Ernst A., Chepurnov V. A., Sahan E., Muyzer G., Stal L. J., Vyverman W., Sabbe K. Ecological Differentiation Between Sympatric Pseudocryptic Species in the Estuarine Benthic Diatom *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae) // J. Phycology. 2009. Vol. 45, iss. 6. P. 1278 – 1289.

О. Г. Горохова, Т. Д. Зинченко

**Benthos Algae Communities of Saline Rivers in the Lake Elton Basin:
Taxonomic and Quantitative Structure**

Olga G. Gorokhova ✉, <https://orcid.org/0000-0001-6014-9841>; o.gorokhova@yandex.ru
Tatyana D. Zinchenko, <https://orcid.org/0000-0002-3808-4700>; zinchenko.tdz@yandex.ru

*Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences
10 Komzin St., Togliatti 445003, Russia*

Received 30 May 2020, revised 27 August 2020, accepted 16 September 2020

Gorokhova O. G., Zinchenko T. D. Benthos Algae Communities of Saline Rivers in the Lake Elton Basin: Taxonomic and Quantitative Structure. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 383–397 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-383-397>

Abstract. For the first time, an assessment was given of the taxonomic and quantitative structure of the phytobenthos of seven saline rivers in the basin of the hypersaline lake Elton (Volgograd Region). Main types of algaceneses developing on substrates were revealed, namely: diatom phytobenthos, communities of diatoms with cyanoprokaryotes, cyanobacterial films and mats, and epiphyton. The phytobenthos consists of local, mosaic-distributed communities with a small similarity of their species composition. The algaceneses structure is determined by Bacillariophyta (with the predominance of species of the genus *Navicula*) and Cyanoprokaryota (of the genera *Phormidium*, *Leptolyngbya*, and *Geitlerinema*). The abundance and biomass values vary widely, reaching their highest values (109,834–417,472 mln cells/m² and 523.6–567.6 g/m²) in cyanobacterial communities of mesohaline rivers with their salinity up to 16–19 g/L. Mineralization as a factor influencing the structure of communities, most rigidly acts in the estuarine sections of rivers, by controlling the composition of the dominant species. For critical salinity values (> 70 g/L), characteristic structural transformations of communities by the type of replacement of planktonic and benthic Bacillariophyta and Cyanoprokaryota by planktonic Chlorophyta (of the *Dunaliella* genus) and picoplankton were established.

Keywords: phytobenthos, algaceneses, taxonomic composition, quantitative structure, saline rivers, Lake Elton.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-383-397>

Acknowledgments: The work was carried out within the framework of the State Task of the Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences “Assessment of Modern Biodiversity and Forecast of its Changes for the Volga Basin Ecosystems under Conditions of Their Natural and Anthropogenic Transformation” (AAAA-A17-117112040040-3) and was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 17-04-00135).

REFERENCES

- Vasser S. P., Kondrat'eva N. V., Masyuk N. P., Palamar'-Mordvintseva G. M., Vetrova Z. I., Kordyum E. L., Moshkova N. A., Prihod'kova L. P., Kovalenko O. V., Stupina V. V., Tsarenko P. M., Yunger V. P., Radchenko M. I., Vinogradova O. N., Buhtiyarova L. N., Razumna L. F. *Vodorosli. Spravochnik* [Algae. Manual]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1989. 608 p. (in Russian).

СООБЩЕСТВА ФИТОБЕНТОСА СОЛЁНЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

- Wetlands of Prieltonie. Volgograd, Video-Hightech LLC Publ., 2005. 27 p. (in Russian).
- Gorokhova O. G., Zinchenko T. D. Phytoplankton of Highly Mineralized Rivers of Priel-tonye. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2014, vol. 16, no. 5–5, pp. 1715–1721 (in Russian).
- Gorokhova O. G., Zinchenko T. D. Diversity and Structure of Phytoplankton Communities of Highly Mineralized Rivers of the Elton Basin. *Voda: khimiia i ekologiia*, 2016, no. 1, pp. 58–65 (in Russian).
- Zinchenko T. D., Golovatjuk L. V., Vykhristjuk L. A., Shitikov V. K. Diversity and Structure of Macrozoobenthos Communities in the Highly Mineralized Hara River (near Elton Lake). *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2010, no. 1, pp. 14–30 (in Russian).
- Kanapatsky T. A., Samylina O. S., Kuznetsova A. I. Primary Production of Phototrophic Communities of the Saltwater Prieltonya Rivers (Volgograd Region). *Reports of the Bashkir University*, 2018, vol. 3, no. 4, pp. 416–421 (in Russian).
- Nomokonova V. I., Zinchenko T. D., Popchenko T. V. The Trophic State of the Salty Rivers of the Elton Lake Basin. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2013, vol. 15, no. 3, pp. 476–483 (in Russian).
- Oksiyuk O. P. On the Cenological Study of Algae in Freshwater Ponds. *Gidrobiologicheskii Zhurnal*, 1976, vol. 12, no. 1, pp. 5–11 (in Russian).
- Sazhin A. N., Kulik K. N., Vasiliev Y. I. *Pogoda i klimat Volgogradskoi oblasti* [Weather and Climate of the Volgograd Region]. Volgograd, VNIALMI Publ., 2010. 306 p. (in Russian).
- Clavero E., Hernández-Maríné M., Grimalt J. O., García-Pichel F. Salinity Tolerance of Diatoms from Thalassic Hypersaline Environments. *J. Phycology*, 2000, vol. 36, iss. 6, pp. 1021–1034.
- Créach V., Ernst A., Sabbe B., Vanelslander B., Vyverman W., Stal L. J. Using Quantitative PCR to Determine the Distribution of a Semicryptic Benthic Diatom, *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae). *J. Phycology*, 2006, vol. 42, iss. 5, pp. 1142–1154.
- Haubois A. G., Sylvestre F., Guarini J. M., Richard P., Blanchard G. F. Spatio-temporal Structure of the Epipellic Diatom Assemblage from an Intertidal Mudflat in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, vol. 64, no. 2–3, pp. 385–394.
- Kocielek J. P., Hamsher S. E., Kulikovskiy M., Bramburger A. J. Are there Species Flocks in Freshwater Diatoms? A Review of Past Reports and a Look to the Future. *Hydrobiologia*, 2017, vol. 792, iss. 1, pp. 17–35.
- Prieto-Barajas C. M., Valencia-Cantero E., Santoyo G. Microbial Mat Ecosystems : Structure types, Functional Diversity, and Biotechnological Application. *Electronic J. Biotechnology*, 2018, vol. 31, pp. 48–56. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2017.11.001>
- Pringle C. M., Naiman R. J., Bretschko G., Karr J. R., Oswood M. W., Webster J. R., Welcomme R. L., Winterbourn M. J. Patch Dynamics in Lotic Systems : the Stream as a Mosaic. *J. of the North American Benthological Society*, 1988, vol. 7, no. 4, pp. 503–524.
- Ter Braak C. J. F. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology*, 1986, vol. 67, iss. 5, pp. 1167–1179.
- Underwood G., Provot L. Determining the Environmental Preferences of four Estuarine Epipellic Diatom Taxa: Growth Across a Range of Salinity, Nitrate and Ammonium Conditions. *European J. of Phycology*, 2000, vol. 35, iss. 2, pp. 173–182.
- Van Gemerden H. Microbial Mats: A Joint Venture. *Marine Geology*, 1993, vol. 113, iss. 1–2, pp. 3–25.
- Vanelslander B., Créach V., Vanormelingen P., Ernst A., Chepurnov V. A., Sahan E., Muyzer G., Stal L. J., Vyverman W., Sabbe K. Ecological Differentiation Between Sympatric Pseudocryptic Species in the Estuarine Benthic Diatom *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae). *J. Phycology*, 2009, vol. 45, iss. 6, pp. 1278–1289.