

ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ АЛЬГОЦЕНОЗОВ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ В УСЛОВИЯХ ГРАДИЕНТА МИНЕРАЛИЗАЦИИ

© 2025 г. О.Г. Горохова, Т.Д. Зинченко

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

E-mail: o.gorokhova@yandex.ru, zinchenko.tdz@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2025. После доработки 01.06.2025. Принята к публикации 01.07.2025.

Исследовано размерное разнообразие альгоценозов планктона солёных рек-притоков гипергалинного озера Эльтон. Размерную структуру с учетом объема и линейных параметров клеток формируют три группы: нанопланктон – 51-68%, микропланктон – 16-41%, пикопланктон – 7-16%. Соотношение размерных групп в фитопланктоне характеризуется временной и пространственной неоднородностью. По данным многолетних наблюдений установлено увеличение доли пикопланктонной фракции в полигалинных реках по сравнению с мезогалинными, а также по продольному профилю рек: от верхнего течения к устьевой зоне контакта «река-озеро». Средний ценогический объем клеток – устойчивый чувствительный морфологический параметр альгоценозов всех рек, несмотря на различия в видовом составе сообществ. Отмечено достоверное уменьшение ценогического объема в нижнем течении и устьях рек в периоды экстремальных величин минерализации при нагонах солёных вод из озера. Связь размерных характеристик с содержанием биогенных веществ отмечена для отдельных видов. Коэффициенты корреляции показателей размерного разнообразия с минерализацией в условиях полигалинных рек выше (0.59-0.78, $p \leq 0.05$), чем в мезогалинных (0.50-0.58, $p \leq 0.05$). В солёных реках Приэльтонья такие характеристики размерной структуры альгоценозов, как средний ценогический объем и соотношение размерных фракций, – это информативные морфологические признаки, которые могут служить индикатором реакции фитопланктона на изменяющуюся величину минерализации.

Ключевые слова: солёные реки, озеро Эльтон, фитопланктон, размерная структура.

DOI: 10.24412/1993-3916-2025-3-164-171

EDN: YBKTYG

Крупнейшее в Европе самосадочное озеро Эльтон с впадающими в него небольшими солёными реками находится в аридной зоне Прикаспийской низменности. Весь природно-территориальный комплекс Приэльтонья имеет статус природного парка «Эльтонский». Изучение и оценка биоразнообразия, адаптационных возможностей гидробионтов различных таксономических групп является приоритетной задачей в исследовании аридных гидроэкосистем. Изменение солёности воды под влиянием устьевых процессов взаимодействия речных и озерных вод становится фактором, определяющим динамику биоразнообразия, структуру и количественное развитие планктонных и донных сообществ высокопродуктивных экосистем минерализованных рек (Zinchenko et al., 2014; Зинченко и др., 2021; Gorokhova, Zinchenko, 2022).

По результатам многолетних исследований (2008-2019 гг.) было установлено, что водоросли являются важнейшим автотрофным компонентом, определяющим функциональное состояние и продуктивность экосистем солёных рек-притоков оз. Эльтон (Горохова, Зинченко, 2016, 2019; Gorokhova, Zinchenko, 2022). В составе альгоценозов идентифицировано более 200 таксонов водорослей из 7 систематических отделов. Ведущая роль в структуре альгофлоры принадлежит Bacillariophyta – 64% от общего таксономического состава. Виды отделов Суанoprokaryota и Chlorophyta составляют 25% альгофлоры. Основным экологическим фактором, влияющим на состав сообществ водорослей и их разнообразие, является динамика минерализации в условиях сезонных и пространственных изменений гидрохимического и температурного режима вод. При ветровых нагонах солёных вод из озера в устьевые участки создаются условия меняющейся и экстремально

высокой минерализации. При этом нередко отмечается снижение видового разнообразия в альгоценозах и массовое развитие отдельных адаптированных видов (Горохова, Зинченко, 2019; Gorokhova, Zinchenko, 2022). Следует отметить, что доминирующие в соленых реках Приэльтона виды водорослей, такие как *Chaetoceros muelleri* Lemm., *Halamphora coffeiformis* (Ag.) Mereschk., *Achnanthes brevipes* Ag., *Nitzschia closterium* Ehr., виды рода *Dunaliella*, являются эвригалобами, способными к осморегуляции.

Морфологические признаки и размерное разнообразие сообществ водорослей являются информативными показателями изменений их структуры в условиях градиента экологических факторов (Reynolds, 2006; Morabito et al., 2007; Finkel et al., 2010; Пахт, Абакумов, 2011; Айздайчер, Маркина, 2011; Динамика биологического ..., 2012; Ignatiades, 2015; Hillebrand et al., 2021). Размеры клеток характеризуют функциональные возможности видов, связанные со скоростью погружения в толще воды, выедание зоопланктоном, интенсивностью метаболизма и фотосинтеза. В конечном счете, эти особенности определяют динамику альгоценозов, их продуктивность и устойчивость при использовании трофических и световых ресурсов (Padisák et al., 2003; Reynolds, 2006; Morabito et al., 2007; Litchman et al., 2010; Hillebrand et al., 2022).

Цель работы – дать характеристику размерной структуры альгоценозов рек Приэльтона в условиях значительного градиента минерализации

Материалы и методы

Отбор проб фитопланктона ($n = 135$) осуществляли на 17 станциях в мае и августе 2008, 2012-2014, 2017-2019 гг. на участках среднего и нижнего течения рек Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Б. Саморода, М. Сморогда (рис. 1). В верхнем течении пробы отбирали при наличии стока.



Рис. 1. Схема района исследований и станций отбора альгологических проб.

Пробы на участках рек с глубинами до 50 см брали с поверхности воды; в глубоководных участках – батометром Рутнера. Пробы объёмом 0.5-1.0 л фиксировали йодно-формалиновым фиксатором, сгущали фильтрацией через мембранные фильтры с применением вакуумного насоса (Водоросли ..., 1989; Karlson et al., 2010). При микроскопической обработке проб идентификация видов водорослей сопровождалась измерением их линейных размеров. Расчёт биомассы проведён методом «истинных объёмов»: форму клетки приравнивали к близкой ей по форме геометрической фигуре или их комбинации, а затем по линейным размерам рассчитывали объём с помощью известных формул стереометрии (Киселев, 1956; Кузьмин, 1975; Водоросли ..., 1989). Для описания размерной структуры на основании измерения линейных размеров клеток (наибольший осевой линейный размер) взята наиболее применяемая классификация J.M. Sieburth с соавторами (1978): макропланктон – более 200 мкм, микропланктон – 20-200 мкм, наннопланктон – 2-20 мкм, пикопланктон – 0.2-2 мкм. Для классификации основанной на объёме клеток применён подход из работы L. Ignatiades (2015): макропланктон (10^6 - 10^9 мкм³), микропланктон (10^3 - 10^6 мкм³), наннопланктон (10 - 10^3 мкм³). Клетки с объёмом менее 10 мкм³ отнесены к пикопланктону. Кроме того, в качестве показателя размерной структуры вычислен средний ценотический объём клеток в пробе как отношение общей биомассы к общей численности фитопланктона. К массовым формам отнесены виды, численность/биомасса которых составляла не менее 5-10% от общей величины. Для анализа направления и силы взаимосвязи параметров фитопланктона с минерализацией рассчитывали коэффициент корреляции Пирсона (уровень статистической значимости $p \leq 0.05$).

По общей сумме солей, содержащихся в воде, притоки оз. Эльтон делятся на 3 группы. Мезогалинными являются реки Хара, Ланцуг и Б. Саморода с диапазоном минерализации 6-18 г/л (при нагонах солёных вод из озера в устья – до 22-41 г/л); полигалинными – рр. Чернавка и Солянка с минерализацией вод 27-33 г/л; воды р. М. Сморогда с минерализацией до 77-180 г/л относятся к гипергалинным. Исследованные реки отличаются высоким биогенным потенциалом: содержание общего фосфора – 0.4-2.2 мг Р_{общ}/л, минерального азота – 0.4-12.5 мг N_{мин}/л; в некоторых участках полигалинных рек – до 53.1 мг N_{мин}/л (Номоконова и др., 2013; Зинченко и др., 2021). Концентрация хлорофилла «а», позволяющая судить о трофических условиях, изменяется в широких пределах в зависимости от сезона года: от 5 до 341 мг/л, что соответствует эв- и гиперертрофии (Номоконова и др., 2013). Величины биомассы фитопланктона (0.1-122.5 мг/л) в большинстве случаев также характеризуют условия высокой трофии вод (Горохова, Зинченко, 2016; 2019). Подробная гидролого-гидрохимическая характеристика рек изложена нами в более ранних публикациях (Zinchenko et al., 2014; Gorokhova, Zinchenko, 2022).

Результаты и обсуждение

Анализ размерной структуры фитопланктона в условиях градиента минерализации. Размерный спектр фитопланктона рек-притоков оз. Эльтон включает фракции: пикопланктон, наннопланктон и микропланктон (табл. 1). В реках с различной минерализацией отмечено близкое распределение видов, фракционированных по объёму клеток и по их линейным размерам (табл. 1). Оба подхода к выделению размерных групп показали увеличение доли пикопланктонной фракции от мезо-к полигалинным условиям и уменьшение доли видов группы микропланктона, т.е. «измельчание» размеров клеток при увеличении минерализации (табл. 1).

В устьях рек в результате взаимодействия речных и озерных водных масс, при ветровых нагонах солёных вод из озера, экологические условия формируются под влиянием комплекса гидрологических, гидрохимических и биологических процессов. В альгоценозах это выражается в обеднении видового состава и формированию олигодоминантных сообществ с высоким вкладом 1-2 видов в суммарную численность и биомассу (Горохова, Зинченко, 2016, 2019; Gorokhova, Zinchenko, 2022). Оценка изменений размерной структуры показала, что средний ценотический объём клеток также является чувствительным морфологическим параметром альгоценозов всех рек: наблюдаемые распределения размеров довольно стабильны, несмотря на различия в видовом составе сообществ. Продольное распределение размерных групп фитопланктона в градиенте минерализации на участках верхнего, среднего и нижнего течения рек показаны на рисунке 2 и в таблице 2.

Как видно, на участках нижнего течения рек, статистическая связь среднего ценотического объёма клеток и величин минерализации всегда достоверна и отрицательна, причём в полигалинных

реках (Солянка, Чернавка, М. Сморогда) величина коэффициента корреляции выше (табл. 2), что свидетельствует об адаптации морфологических параметров клеток водорослей за счет увеличения доли пико- и нанопланктонных фракций в ответ на увеличение минерализации воды.

Табл. 1. Соотношение (%) размерных групп водорослей разных фракций (пико-, нано- и микропланктон) в альгоценозах минерализованных рек, выраженное в линейных размерах и в объемах клеток.

Линейные размеры клеток водорослей			Объем клеток водорослей		
пикопланктон	нанопланктон	микропланктон	пикопланктон	нанопланктон	микропланктон
Мезогалинные реки Хара, Ланцуг, Б. Саморода					
7.2	51.4	41.4	7.3	55.2	37.5
Полигалинные реки Чернавка, Солянка					
11.9	56.0	32.1	6.9	63.9	29.2
Гипергалинная река М. Саморода					
16.0	68.0	16.0	9.5	61.9	28.6

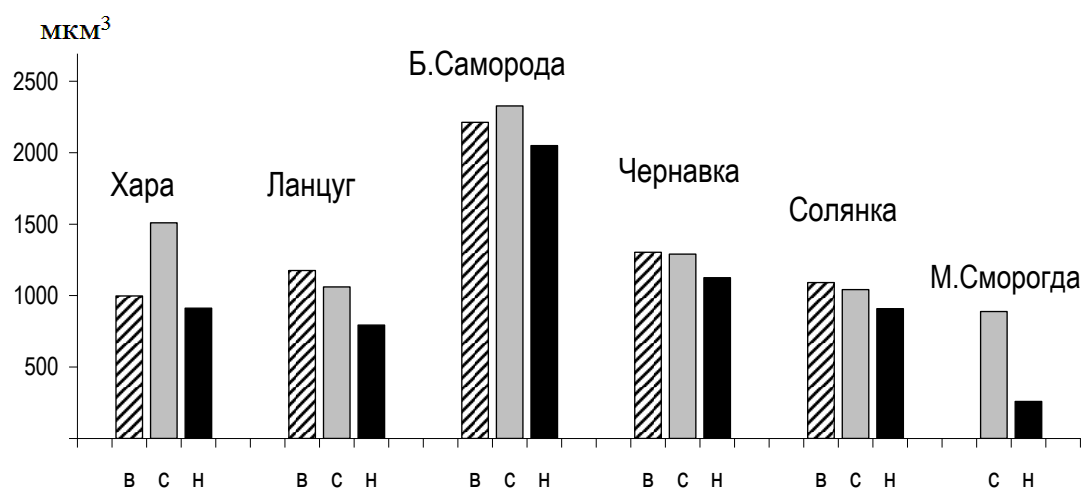


Рис. 2. Изменения величин среднего ценотического объема клеток водорослей (мкм³) на участках рек. Условные обозначения: в – верхнее течение, с – среднее течение, н – нижнее течение-устье.

Таблица 2. Величины коэффициентов корреляции (r) среднего ценотического объема клеток водорослей в диапазоне минерализации вод на участках рек.

Реки	Хара			Ланцуг			Б. Саморода			Чернавка			Солянка			М. Сморогда	
	в	с	н	в	с	н	в	с	н	в	с	н	в	с	н	с	н
Участки течения	в	с	н	в	с	н	в	с	н	в	с	н	в	с	н	с	н
r	-0.18	0.35	-0.55	0.38	-0.16	0.54	0.11	0.15	-0.51	-0.17	-0.62	-0.73	0.31	-0.50	-0.65	-0.67	-0.81
Минерализация	5.0-11.5	6.5-13.8	12.5-41.3	5.9-7.0	6.0-13.6	12.0-30.0	8.8-9.8	5.6-12.0	8.2-16.0	27.5-28.1	20.0-31.0	29.5-33.0	25.7-28.6	24.0-28.0	25.2-32.0	50.0-77.0	75.0-180.0

Таксономический состав размерных групп фитопланктона. Группа пикопланктона во всех реках состоит из видов цианопрокариот и зелёных водорослей, главным образом одноклеточных или

собранных в небольшие колонии видов сферической формы, имеющих размеры 0.6-1.9 мкм. В составе Cyanoprokaryota это виды родов *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Merismopedia*, *Microcystis*, а к отделу Chlorophyta относятся в основном одиночные хлореллоподобные клетки, которые условно можно идентифицировать как *Nannochloropsis* sp. Известно, что автотрофный пикопланктон имеет высокую фотосинтетическую активность и играет заметную роль в составе продуцентов как компонент пищевой цепи, в т.ч. в солёных водоёмах (Walker, 1973; Søndergaard, 1991; Михеева, 2000; Динамика биологического ..., 2012). В высокоминерализованных реках Приэльтонья численность фракции пикопланктона коррелирует с величиной минерализации и максимальна в нижнем течении и в устьевых участках (Горохова, Зинченко, 2016). Так, в мезогалинных рр. Хара и Б. Саморода при значительных величинах минерализации (20 г/л в устье Б. Самороды, 41 г/л – в устье Хары) пикопланктонная фракция Chlorophyta составляет до 80% суммарной численности фитопланктона и до 13% его биомассы.

Нанопланктонная фракция водорослей разнообразна. К ней относятся виды, клетки которых имеют формы, близкие к сферической (шар, эллипсоид), цилиндрической (диск, цилиндр), и виды вытянутой формы (веретеновидной, призмовидной). Линейные размеры большинства видов этой фракции находятся в пределах 9-20 мкм. Многие представители этой группы в реках Приэльтонья доминируют по численности: мелкоразмерная часть видов родов *Dunaliella* и *Tetraselmis* (Chlorophyta); а также бóльшая часть криптоноад – виды *Cryptomonas* с размером клеток 10-20 мкм. Из Bacillariophyta многие доминирующие виды также относятся к нанопланктону: *Chaetoceros muelleri*, часть популяций видов родов *Cyclotella* и *Navicula*. Большинство видов Cyanoprokaryota относятся к этой фракции, например, *Aphanothece halophytica* Fréму и *Synechocystis salina* Wislouch, а также представители порядка Oscillatoriales.

В состав *микропланктона* входят диатомовые водоросли родов *Halamphora*, *Nitzschia*, *Achnanthes*, *Fragilaria*, *Conticribra*, а также рода *Navicula* с длиной клеток более 20 мкм и многие виды отделов Dinophyta и Euglenophyta. Линейные размеры видов этой фракции в основном составляют 22-55 мкм у округлых форм, 25-195 мкм у видов с клетками вытянутых очертаний. Лишь 2 вида из диатомовых водорослей могут выходить за границу размеров микропланктона по максимальному линейному размеру клеток: *Pleurosigma elongatum* W. Sm. и *Cylindrotheca gracilis* (Bréb. ex Kütz.) Grun., т.к. некоторые их экземпляры достигают длины 220-260 мкм. Виды микропланктона часто доминируют по биомассе.

Анализ многолетней динамики размерной структуры альгоценозов показал, что в мезогалинных реках, имеющих значительный градиент минерализации (6-41 г/л), величина среднего ценотического объёма клеток варьирует в более широких пределах, чем в полигалинных (27-33 г/л). Это связано в первую очередь с бóльшим разнообразием видов, которые в разные периоды наблюдений относятся к доминирующим. Так, в рр. Хара, Ланцуг и Б. Саморода в состав этой группы входят 78 видов, в рр. Солянка и Чернавка количество массовых форм планктона, отмеченных за всё время исследований, – 40 видов. В гипергалинных условиях реки М. Сморогда установлено 9 массовых форм планктона.

Особенности размерной структуры альгоценозов и факторы воздействия. Ряд исследований посвящен рассмотрению связи между размерными характеристиками альгоценозов и условиями, влияющими на морфологическую пластичность видов в ответ на изменения окружающей среды (Stanca et al., 2013; Mousing et al., 2018; Naselli-Flores et al., 2021). Так, солёность является важным фактором, определяющим состав, структуру и функционирование водной экосистемы. Изменения размеров клеток фитопланктона и, следовательно, его биомассы могут оказывать влияние на процессы трофических взаимодействий водных биоценозов солёных водоёмов через первичное продуцирование (Hammer, 1981; Динамика биологического ..., 2012). Существенным фактором, который может приводить к ограничению роста одних видов и доминированию других, более адаптивных, считают также содержание и доступность биогенных элементов. Например, нередко при биогенном лимитировании конкурентное преимущество получают метаболически активные быстрорастущие мелкоклеточные виды, в особенности сферической формы – с бóльшим отношением площади поверхности клетки к её объёму (Lewis 1976; Tilman et al., 1982; Abonyi et al., 2021). Подобное изменение размерной структуры альгоценозов рассматривают и как результат автотрофирования, в т.ч. антропогенного (Reynolds, 2006; Litchman et al., 2010).

Для рек-притоков оз. Эльтон характерно высокое содержание основных биогенных элементов. В то же время было установлено, что суммарная численность и биомасса фитопланктона в отсутствие лимитирования биогенами не имеют статистически значимой связи с их концентрацией в этих реках (Горохова, Зинченко, 2019; Gorokhova, Zinchenko, 2022). Анализ динамики величин среднего ценотического объёма клеток альгоценозов также показал слабую зависимость его от изменения концентрации биогенных веществ как по участкам течения рек, так и в сезонном аспекте. Более информативен анализ связи концентрации биогенов с объёмом клеток массовых видов водорослей. Установлено, что в случае достоверной корреляции характер связи может быть как прямым, так и обратным. Например, в одной из полигалинных рек (Чернавка) объём клеток двух доминирующих видов диатомовых водорослей (*Achnanthes brevipes*, *Fallacia pygmaea* (Kütz.) Stickle et Mann) положительно коррелирует с концентрацией фосфатов ($r = 0.51-0.58$, $p \leq 0.05$). В то же время в другой полигалинной реке (Солянка) эта связь отрицательна ($r = -0.53$, $p \leq 0.05$). Объём клеток *Navicula salinarum* Grun. также достоверно положительно коррелирует с концентрацией фосфатов в мезогалинных реках Хара и Ланцуг, как и в полигалинной реке Чернавка ($r = 0.61-0.66$, $p \leq 0.05$). Для *Chaetoceros muelleri* показана чувствительность к недостатку азота (De Jesus-Campos et al., 2020). В период массового развития этого вида в реках Приэльтонья концентрация $N_{\text{мин}}$ в воде была высокой: в мезогалинных – 7.3-12.5 мг $N_{\text{мин}}$ /л, в полигалинных – 43.3-53.1 мг $N_{\text{мин}}$ /л (Номоконова и др., 2013). Вероятно, поэтому статистическая связь объёма клеток *C. muelleri* с содержанием $N_{\text{мин}}$ не выражена. Для некоторых доминирующих видов, относящихся к нанопланктонной фракции водорослей, а именно, диатомовым водорослям (*Navicula salinarum*, *Halamphora coffeiformis*, *Fallacia pygmaea*), отмечена положительная связь величин объёма клеток с содержанием кремния ($r = 0.56-0.74$, $p \leq 0.05$). Зависимость численности нанопланктонных зелёных водорослей родов *Dunaliella*, *Tetraselmis* и пикопланктонной фракции водорослей отдела Chlorophyta от концентрации соединений азота ($r = 0.67-0.75$, $p \leq 0.05$) и фосфора ($r = 0.62-0.81$, $p \leq 0.05$) согласуется с анализом изменений среднего объёма клеток этих видов и содержанием основных биогенных веществ (Gorokhova, Zinchenko, 2022).

Нельзя не остановиться на том, что одним из факторов, влияющих на размерную структуру альгоценозов, может быть выедание водорослей организмами-альгофагами. Так, установлено, что «в водоёмах с солёностью до 100‰ основную роль в потоках энергии играют сообщества донных консументов, способные с высокой эффективностью использовать первичную продукцию водоёмов» (Динамика биологического ..., 2012, с. 304). В высокоминерализованных реках-притоках оз. Эльтон к таковым следует отнести гидробионтов донных сообществ, консументов первого порядка. Это личинки хирономид (потребляющие водоросли), которые в отсутствии рыб являются важным биологическим ресурсом солёных рек Приэльтонья и служат кормом перелётных птиц. Например, личинки хирономид *Cricotopus salinophilus*, Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko, массовые в солёных реках Приэльтонья, селективно потребляют диатомовые водоросли рода *Navicula*, а также родов *Amphora*, *Achnanthes* (Zinchenko et al., 2014; Зинченко и др., 2024). Кроме того, в составе мейо- и макрзообентоса олигохеты и некоторые личинки Diptera являются фито-детритофагами, а несколько видов нематод принадлежат к альгофагам (Зинченко и др., 2024).

Таким образом, размерные группы водорослей вносят ощутимый вклад в объяснение вариации структуры альгоценозов вдоль градиента минерализации при различной концентрации биогенных веществ в эвтрофных солёных реках. Многие абиотические факторы действуют совокупно, определяя возможности видов адаптироваться к экстремальным условиям. Это вполне корректное объяснение полученным закономерностям пространственной динамики размерной структуры альгоценозов в реках эстуарно-дельтового типа, к которым можно отнести и реки Приэльтонья.

Выводы

1. Размерную структуру фитопланктона высокоминерализованных рек-притоков оз. Эльтон определяет фракция нанопланктона, составляющая 51-68%.
2. Установлено достоверное увеличение доли нано- и пикопланктонной фракции в условиях увеличения уровня минерализации от мезо- к полигалинным условиям.
3. Соотношение размерных групп, выявленных в альгоценозах с разной стратегией устойчивости к факторам воздействия, изменяется в пространственном масштабе, а уровень их

количественных изменений в значительной мере зависит от силы и частоты приливных вторжений солёных вод в устьевые участки рек, климатических изменений и влияния абиотических факторов вне зависимости от содержания биогенных веществ.

4. Морфологические признаки и размерное разнообразие альгоценозов являются информативными показателями изменений их структуры в условиях градиента минерализации. Пространственная неоднородность видового состава и размерных характеристик альгоценозов обуславливает их высокую способность к адаптации при изменении солёности воды.

Финансирование. Работа выполнена по теме НИР «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» (регистрационный № 021060107212-5-1.6.20;1.6.19) и при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 17-04-00135 «Функциональные особенности организации структуры планктонных и донных сообществ речных экосистем на примере солёных рек бассейна гипергалинного оз. Эльтон».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айздайчер Н.А., Маркина Ж.В.* 2011. Влияние солёности морской воды на рост, содержание фотосинтетических пигментов и размер клеток бентосной водоросли *Attheya ussurensis* Stonik, Orlova et Crawford, (Bacillariophyta) // Биология моря. Т. 37. № 6. С. 455-460.
- Водоросли. Справочник. 1989. Киев: Наукова думка. 608 с.
- Горохова О.Г., Зинченко Т.Д.* 2016. Разнообразие и структура сообществ фитопланктона высокоминерализованных рек бассейна озера Эльтон // Вода: химия и экология. № 11. С. 58-65.
- Горохова О.Г., Зинченко Т.Д.* 2019. Особенности сообществ фитопланктона в условиях высокой трофности солёных рек // Экологический сборник. Т. 7. Труды молодых ученых. Тольятти: ИЭВБ РАН; Анна. С. 135-136.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. 2012. СПб.: Наука. 369 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Горохова О.Г., Абросимова Э.В., Уманская М.В., Попченко Т.В., Шитиков В.К., Гусаков В.И., Болотов С.Э., Лазарева В.И., Селиванова Е.А., Балкин А.С., Плотников А.О.* 2021. Функциональные особенности организации структуры планктонных и донных сообществ высокоминерализованных рек бассейна гипергалинного озера Эльтон (Россия) // Экосистемы: экология и динамика. Т. 5. № 1. С. 5-73.
- Зинченко Т.Д., Лазарева В.И., Болотов С.Э., Головатюк Л.В.* 2024. Разнообразие планктонных и донных сообществ высокоминерализованных рек аридного региона Приэльтона (Россия) в экстремальных условиях воздействия абиотических факторов // Степи Северной Евразии: Материалы X международного симпозиума. Оренбург. С. 486-493.
- Киселев И.А.* 1966. Методы исследования планктона. Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 183-265.
- Кузьмин Г.В.* 1975. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. С. 73-87.
- Мухеева Т.М., Лукьянова Е.В.* 2000. Значимость пикопланктонной фракции в фитопланктонных сообществах пресноводных экосистем // Гидробиологический журнал. Т. 36. № 6. С. 3-14.
- Номоконова В.И., Зинченко Т.Д., Попченко Т.В.* 2013. Трофическое состояние солёных рек бассейна озера Эльтон // Известия СамНЦ РАН. № 3. С. 476-483.
- Пахт Е.В., Абакумов А.И.* 2011. Неопределенность при моделировании экосистемы озера // Математическая биология и биоинформатика. № 6 (1). С. 102-114.
- Abonyi A., Descy J.P., Borics G., Smeti E.* 2021. From Historical Backgrounds towards the Functional Classification of River Phytoplankton Sensu Colin S. Reynolds: What Future Merits the Approach May Hold? // Hydrobiologia. Vol. 848. No. 1. P. 131-142.
- De Jesus-Campos D., Lopez-Elias J.A., Medina-Juarez L.A., Carvallo-Ruiz G., Fimbres-Olivarria D., Hayano-Kanashiro C.* 2020. Chemical Composition, Fatty Acid Profile and Molecular Changes Derived from Nitrogen Stress in the Diatom *Chaetoceros muelleri* // Aquaculture Reports. Vol. 16. Article No. 100281.
- Gorokhova O.G., Zinchenko T.D.* 2022. Planktonic and Benthic Algae in Highly Mineralized Rivers that Drain into Lake Elton // Arid Ecosystems. Vol. 12. No. 4. P. 516-524. [*Горохова О.Г., Зинченко Т.Д.* 2022. Альгоценозы планктона и бентоса высокоминерализованных рек-притоков озера Эльтон // Аридные экосистемы. Т. 28. № 4 (93). С. 201-210.]
- Finkel Z.V., Beardall J., Flynn K.J., Quigg A., Alwyn T., Rees V., Raven J.A.* 2010. Phytoplankton in a Changing World: Cell Size and Elemental Stoichiometry // Journal of Plankton Research. Vol. 32. No. 1. P. 119-137.

- Hammer U.T.* 1981. Primary Production in Saline Lakes // *Hydrobiologia* Vol. 81-82. P. 47-57.
- Hillebrand H., Acevedo-Trejos E., Moorthi S.D., Ryabov A., Striebel M., Thomas P.K., Schneider M.L.* 2022. Cell Size as Driver and Sentinel of Phytoplankton Community Structure and Functioning // *Functional Ecology*. Vol. 36. No. 2. P. 276-293.
- Ignatiades L.* 2015. Redefinition of Cell Size Classification of Phytoplankton – a Potential Tool for Improving the Quality and Assurance of Data Interpretation // *Mediterranean Marine Science*. Vol. 17. No. 1. P. 56-64.
- Karlson B., Cusak C., Bresnan E.* 2010. Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis. IOC Manuals and Guides – 55. Paris: UNESCO. 110 p.
- Lewis W.M., Surface Jr.* 1976. Volume Ratio: Implications for Phytoplankton Morphology // *Science*. Vol. 192. No. 4242. P. 885-887.
- Litchman E., de Tezanos Pinto P., Klausmeier C.A., Thomas M.K., Yoshiyama K.* 2010. Linking Traits to Species Diversity and Community Structure in Phytoplankton // *Hydrobiologia*. Vol. 653. P. 15-28.
- Morabito G., Oggioni A., Caravati E., Panzani P.* 2007. Seasonal Morphological Plasticity of Phytoplankton in Lago Maggiore (N. Italy) // *Hydrobiologia*. Vol. 578. P. 47-57.
- Mousing E.A., Richardson K., Ellegaard M.* 2018. Global Patterns in Phytoplankton Biomass and Community Size Structure in Relation to Macronutrients in the Open Ocean // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 63. No. 3. P. 1298-1312.
- Naselli-Flores L., Zohary T., Padisak J.* 2021. Life in Suspension and its Impact on Phytoplankton Morphology: An homage to Colin S. Reynolds // *Hydrobiologia*. Vol. 848. P. 7-30
- Padisak J., Soroczki-Pinter E., Reznér Z.* 2003. Sinking Properties of Some Phytoplankton Shapes and the Relation of form Resistance to Morphological Diversity of Plankton – an Experimental Study // *Hydrobiologia* Vol. 500. P. 243-257.
- Reynolds C.S.* 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press. 535 p.
- Sieburth J.M., Smetacek V., Lentz J.* 1978. Pelagic Ecosystem Structure: Heterotrophic Compartments of the Plankton and Their Relationship to Plankton Size Fractions // *Limnology and Oceanography*. Vol. 23. P. 1256-1263.
- Søndergaard M.* 1991. Phototrophic Picoplankton in Temperate Lakes: Seasonal Abundance and Importance along a Trophic Gradient // *Hydrobiologia*. Vol. 76. P. 505-522.
- Stanca E., Cellamare M., Basset A.* 2013. Geometric Shape as a Trait to Study Phytoplankton Distributions in Aquatic Ecosystems // *Hydrobiologia*. Vol. 701. P. 99-116.
- Tilman D., Kilham S.S., Kilham P.* 1982. Phytoplankton Community Ecology: the Role of Limiting Nutrients // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 13. P. 349-372.
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Golovatyuk L.V.* 2014. Saline Rivers Provide Arid Landscapes with a Considerable amount of Biochemically Valuable Production of Chironomid (Diptera) Larvae // *Hydrobiologia*. Vol. 722. P. 115-128.
- Walker K.F.* 1973. Studies on a Saline Lake Ecosystem // *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. Vol. 24. No. 1. P. 21-72.