

Study of vertical stratification of freshwater epipellic diatoms under seminatural conditions

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Chudaev D.A.*, Blagoveshchenskaya E.Yu.

Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskye gory, 1, 12, Moscow, 119234, Russia

ABSTRACT. This paper proposes a new modification of the method for studying epipellic diatom communities. The proposed modification is based on the use of multiple tissue layers rather than a single layer, placed on the surface of moist bottom sediment, followed by separate studies of their diatom complexes. The modification was probed with materials from Sterlyazhy Pond (Zvenigorod Biological Station MSU). The outcomes of this method highlight substantial epipellic community stratification based on the relative taxon abundance and the community size structure. Differences in sediment microhorizon preferences were also identified among morphologically similar *Sellaphora* species.

Keywords: epipelon, methods, ecology, diatoms

For citation: Chudaev D.A., Blagoveshchenskaya E.Yu. Study of vertical stratification of freshwater epipellic diatoms under seminatural conditions // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - P. 488-504. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-488

1. Introduction

The epipelon is a community of the organisms that inhabit the surface of silty fine-grained sediments (Round, 1981). In the mid-20th century, J.W.G. Lund (1942) was the first to prove the specificity of the epipellic community and its independence from planktonic and epiphytic communities. Various researchers were focused on the study of the structure and dynamics of freshwater epipellic communities, and the main results of these studies were summarized in several reviews (Round, 1981; Pouličková et al., 2008; 2014). A. Pouličková et al. (2008) pointed to the study of the structural features of epipellic communities, with particular attention to their stratification, as one of the promising lines of research. However, epipellic algae are microorganisms, which should be taken into account when choosing the spatial scale of the study (Lowe, 2011). Different methods were proposed for studying epipellic communities, including a “tissue” method (see review in J.W. Eaton, B. Moss (1966)). Even early diatom studies (e.g. Reinickhe, 1858) revealed that diatoms can be isolated from the moist sediment by placing pieces of tissue onto its surface for a period, during which cells migrated into the tissue. However, the tissue method, as well as the frequently used coverslip-method, and methods of direct cell counting in sediment suspension, do not allow the study of the vertical distribution

of algae in the sediment. To solve this problem, various authors proposed various methods, namely: slicing short sediment cores with the freezing microtome (Palmer and Round, 1965); using corers with side openings (Gruendling, 1971); inserting vertically oriented coverslips in the sediment (Baillie, 1987); studying sediment fractures with low-temperature (Paterson, 1986) or routine scanning electron microscopy (Greenwood et al., 1999). It should be noted that the upper few millimeters of sediment are of particular interest, as they contain the bulk of algal cells (Gruendling, 1971; Baillie, 1987; Greenwood et al., 1999) and exhibit steep gradients in environmental parameters (e.g., Carlton and Wetzel, 1988).

In this paper, we propose an original modification of the tissue method for studying epipelon, which allows us to study the vertical distribution of algae under seminatural conditions. We propose placing not one, but several tissue layers on the surface of a moist sediment, and then studying them individually. The thickness of a tissue layer is only fractions of a millimeter, which should theoretically allow the study of community stratification at a microscale. Although the method is indirect, the results may be extrapolated to the natural community.

The main aim of this study is to test the proposed method of tissue layers on the example of a freshwater epipellic diatom community.

*Corresponding author. E-mail address: chudaevda@my.msu.ru (D.A. Chudaev)

Received: June 29, 2026;

Accepted after revised: August 06, 2026;

Available online: August 28, 2026

© Author(s) 2026. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



2. Materials and methods

Samples of surface bottom sediments for this study were collected from the Sterlyazhy Pond at S.N. Skadovsky Zvenigorod Biological Station. Sterlyazhiy Pond, a pit on the second floodplain terrace of the Moskva River, is filled with water owing to an artificial dam in a ravine along the stream's path. Its length is ~25 m; the average width is 15 m; the depth currently does not exceed 3 m due to heavy siltation. The reservoir is fed mainly by springs from the upper aquifer, and a small stream runs out of the pond (Anisimova et al., 2004). The water is slightly alkaline with a medium electrolyte content (Zorina et al., 2024).

Sampling was carried out on June 29 and July 20, 2025. The preliminary study was conducted in June, and the main experiment—in July. The material was collected from the same site at the bank of the pond with a glass tube (Round, 1953). Suspensions of surface bottom sediment were placed into 0.5 l bottles. The material was immediately delivered to the laboratory, where it was settled for ~40 minutes, and then the supernatant was decanted. The remaining sediment was then poured into Petri dishes (one dish per bottle). Four circles of synthetic tissue, cut to the contour of the dish, were placed onto the surface of the moist sediment in each dish. The tissue used was household disposable towels made of viscose and polyester fibers. The dishes were covered with lids and incubated in the natural dim light near the window. An experiment with one dish was conducted in June (24-hour incubation period), and in July, two different incubation periods were used (24 hours with two dishes and 48 hours with another two dishes). After incubation, the upper three tissue layers from each dish were fixed separately in 25 mL tubes with 96% ethanol. The lowest tissue layer was not fixed; it was used to prevent sediment particles from contaminating the samples.

To obtain a diatom suspension, the test tubes with tissue pieces were shaken intensively for a few minutes (all the tubes were shaken simultaneously as a single set), and then 10 mL of the resulting cell suspension was placed into conical centrifuge tubes. The cells were precipitated by centrifugation (10 min; 2000 rpm); the supernatant was removed, and 3 mL of 37% hydrogen peroxide was added to each tube. The tubes were heated in boiling water for 1 hour; then, a few drops of concentrated hydrochloric acid were added, and the samples were heated for an additional 15 minutes. After this, the suspensions were cooled, and the cleaned frustules were rinsed with distilled water four times. The sediment of the frustules was diluted to a slight turbidity to have an acceptable concentration of the valves on the slides. Drops of the suspension were placed onto coverslips and dried on a heater. Thereinafter, the material was embedded in anilin-formaldehyde resin (Eliashev, 1957).

The slides were first looked through for taking micrographs of the valves. Light microscope (LM) Levenhuk Med25T was used, equipped with oil-immersion 100× apochromatic objective with 1.32 numerical aperture (Carl Zeiss, Jena) and Levenhuk M1000 PLUS digital camera. Digital images were scaled and

cropped using ImageJ software, then they were sorted by genera and then by species. In the latter case, all images were compared by placing them onto the same sheet in the GIMP program. After this, species identification was carried out.

Next, the relative abundance of species was determined by counting the first 500 valves in each slide, moving in horizontal rows across the middle of the coverslip. Although this method does not allow for determining absolute species abundances, it does allow for comparing the ratios of taxa abundances, i.e., calculating relative abundances. The relative abundance of large-celled *Sellaphora* (species groups around *S. pupula*, *S. laevis*, and *S. bacillum*) was determined separately by counting 200 valves. The latter was performed with the dry 40× lens (apochromat, n.a. 0.95, Carl Zeiss, Jena) because it was necessary to study a larger slide area.

To analyze the ratio of different diatom size groups, we used data on the characteristic valve length, obtained by measuring the valves from the middle of the size range. For some species, average values of size ranges were taken from the literature.

Data analysis was conducted with MS Excel and Statistica. Shannon (*H*) and Simpson (*D*) indexes were calculated to characterize species diversity. Taxon relative abundance in two different samples was compared with Student's *t*-test. Spearman's rank correlation coefficient ρ was used for sample comparisons by relative taxa abundance; a taxon with maximal abundance received the rank 1; the next taxon—2, etc. Pearson's correlation coefficient *r* was calculated between the relative abundances of selected species. Cluster analysis was used to compare the similarity of the samples. The distributions of diatom size groups were compared via the Kolmogorov-Smirnov test.

3. Results and discussion

Overall, 175 diatom species from 54 genera were identified in the studied samples of Sterlyazhy Pond epilimnion. The genera *Sellaphora* (29 species), *Nitzschia* (18 species), and *Navicula* (16 species) showed the largest number of species. These three genera are pennate diatoms, symmetric about all three planes of symmetry, and having raphes on both valves of the frustule. *Sellaphora* and *Navicula* cells bear median slit-like raphes, whereas *Nitzschia* cells have eccentric canal raphes usually diagonally placed on cell sides. Such a shape and raphes allow members of these genera to slide in different directions between sediment particles, so it is not surprising that the diversity of these taxa in the studied samples was maximal.

Most of the revealed species were found rarely or represented by single valves. Only 51 species reached the relative abundance of 1% or more in at least one sample (Fig. 1), and the abundance of only 12 species exceeded 5% (Fig. 2).

Thirteen species were found in all tissue layers in all cases (*Cocconeis placentula* (aggr.), *Navicula cryptocephala*, *Navicula cryptotenella*, *Navicula radiosa*, *Nitzschia archibaldii*, *Nitzschia gracilis*, *Nitzschia palea*

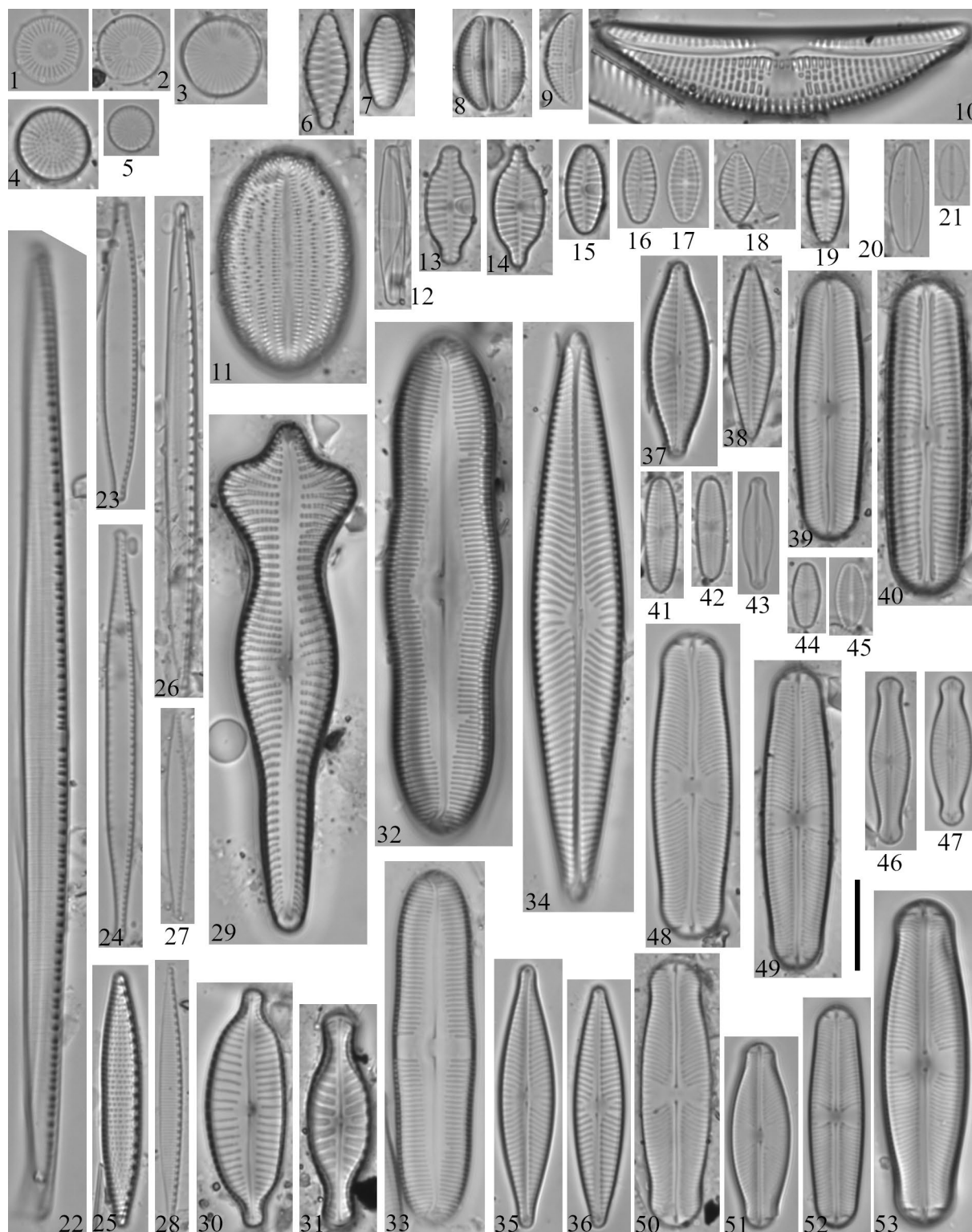


Fig.1. The most frequently recorded diatom species (reaching a relative abundance of $\geq 1\%$ in at least one sample) from Sterlyazhy Pond epipelonal. 1–2–*Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee. 3–*Cyclostephanos invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot et al. 4–*Stephanodiscus parvus* Stoermer et Håkansson. 5–*Stephanodiscus* sp. 6–*Punctastriata glubokoensis* Williams et al. 7–*Staurosira venter* (Ehrenberg) Grunow. 8–*Amphora indistincta* Levkov. 9–*Amphora pediculus* (Kützing) Grunow. 10–*Amphora copulata* (Kützing) Schoeman et Archibald. 11–*Cocconeis placentula* Ehrenberg (aggr.). 12–*Achnantheidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki. 13–*Planothidium rostratoholarcticum* Lange-Bertalot et Båk. 14–*Planothidium* sp. 1. 15–*Planothidium victori* Novis et al. (aggr.). 16–17–*Planothidium pumilum* Båk et Lange-Bertalot. 18–*Planothidium* sp. 2. 19–*Platessa conspicua* (A. Mayer) Lange-Bertalot. 20–*Adlafia minuscula* var. *muralis* (Grunow) Lange-Bertalot. 21–*Mayamaea* cf. *permitis* (Hustedt) Bruder et Medlin. 22–*Nitzschia tenuis* W. Smith. 23–*Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith (aggr.). 24–*Nitzschia gracilis* Hantzsch. 25–*Nitzschia amphibia* Grunow. 26–*Nitzschia dissipata* var. *media* (Hantzsch) Grunow. 27–*Nitzschia archibaldii* Lange-Bertalot. 28–*Nitzschia subacicularis* Hustedt. 29–*Gomphonema acuminatum* Ehrenberg. 30–*Cymbopleura amphicephala* (Nägeli) Krammer. 31–*Hippodonta capitata* (Ehrenberg) Lange-Bertalot et al. 32–*Caloneis silicula* (Ehrenberg) Cleve. 33–*Caloneis ventricosa* (Ehrenberg) Meister. 34–*Navicula radiosa* Kützing. 35–*Navicula cryptocephala* Kützing. 36–*Navicula lundii* Reichardt. 37–*Navicula moskalii* Metzeltin et al. 38–*Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot. 39–40–*Sellaphora laevis* (Kützing) D.G. Mann, комплекс видов: 39–Ф 'normal', 40–Ф 'very coarse' (sensu Mann et al. 2008). 41–*Sellaphora saugerresii* (Desm.) C.E. Wetzel et D.G. Mann. 42–*Sellaphora atomoides* (Grunow) C.E. Wetzel et Van de Vijver (aggr.). 43–*Sellaphora* cf. *difficillima* (Hustedt) C.E. Wetzel et al. 44–*Sellaphora labernardierei* Beauger et al. 45–*Sellaphora* cf. *raederiae* (Lange-Bertalot) C.E. Wetzel. 46–*Sellaphora* cf. *disjuncta* (Hustedt) D.G. Mann. 47–*Sellaphora* sp. 48–53–*Sellaphora pupula* (Kützing) Mereschowsky, комплекс видов: 48–*Sellaphora blackfordensis* D.G. Mann et S. Droop; 49–*Sellaphora bisexualis* D.G. Mann et K.M. Evans; 50–*Sellaphora capitata* D.G. Mann et S.M. McDonald; 51–*Sellaphora auldreekie* D.G. Mann et S.M. McDonald; 52–Ф 'pointy'; 53–Ф 'corpulent' (sensu Mann et al. 2008). Scale bar is 10 μ m.

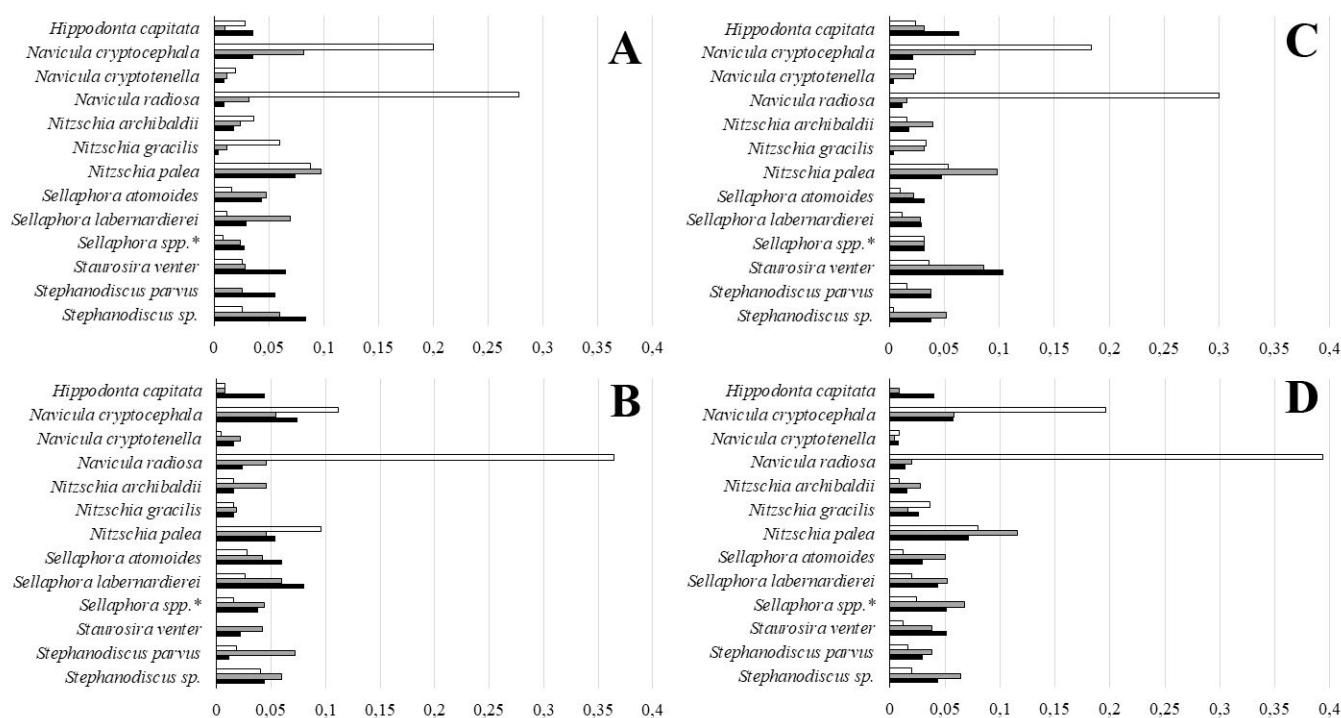


Fig.2. Relative abundance of the dominant species ($\geq 5\%$) in different tissue layers. A, B–24-hour incubation; C, D–48-hour incubation. Legend: white is the upper layer, gray–middle layer, and black–lower layer. Proportions of large-celled *Sellaphora* cells in girdle view are marked with asterisk (*). The horizontal axis represents the proportion of the species' valve number to the total number.

(aggr.), *Planothidium victori* (aggr.), *Sellaphora atomoides* (aggr.), *Sellaphora labernardierei*, *Sellaphora laevisima* s. str., *Sellaphora blackfordensis*, and *Stephanodiscus* sp.) during the experiment conducted in July; there were no unique species for any layer.

Fewer taxa were present in a single tissue sample: the lower and middle layers contained 66–75 species, and the upper layers had 46–49 species (per 500 valves). The upper layers demonstrated not only lower species richness but also lower diversity according to the Shannon index H (~ 2.6 for upper layers vs. ~ 3.6 for middle and lower layers, Fig. 3). The upper layers were characterized by higher values of Simpson's D index, which also indicates a decrease in species diversity.

Some members of the genera *Hippodonta*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Sellaphora* (symmetrical biraphids) together with *Staurosira* (araphids) and *Stephanodiscus* (centrics) were among the dominant species. The main dominants were *Navicula radiosa* (Fig. 1: 34), *Navicula cryptocephala* (Fig. 1: 35), and *Nitzschia palea* (Fig. 1: 23).

Proportions of *N. radiosa* and *N. cryptocephala* valves in the upper tissue layers in comparison with the middle and lower layers (Figs 2, 4) were significantly higher. It should be mentioned that these *Navicula* species have valves with acute apices, which probably helps the rapid and effective movement of their cells into the upper layers of the tissue or sediment.

Cluster analysis of the similarity of diatom communities also reveals differences between complexes of the upper tissue layers and all other layers, as clearly demonstrated by two distinct clusters in the dendrogram (Fig. 5). Noteworthy is that within these clusters, June samples are separated from July ones.

Concerning the most frequently recorded genera (with relative abundance $\geq 5\%$), similar patterns were observed in all experiment variants (Fig. 6). Obviously, the genera of symmetrical biraphid diatoms (*Navicula*, *Sellaphora*, and *Nitzschia*), whose structural features have already been discussed above, reached the highest relative abundance, as the same taxa also lead in species richness. Moreover, the proportion of *Navicula* valves was significantly higher in the upper tissue layer (significance level $\alpha \leq 0.05$), whereas the proportion of *Sellaphora* was, conversely, higher in the lower and middle layers; the proportion of *Nitzschia* valves was comparable in the different tissue layers.

Interestingly, members of some genera of centric (*Stephanodiscus*) and araphid (*Staurosira*) diatoms, which are incapable of active movement, reached comparatively high relative abundances. Possibly, these forms may be associated with the drawing of their cells into the tissue by capillary forces. The lower relative

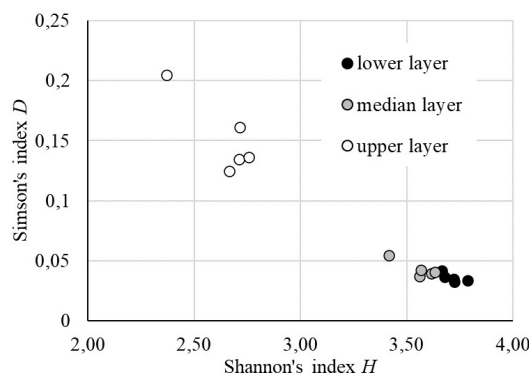


Fig.3. Comparison of diversity indices in different samples.

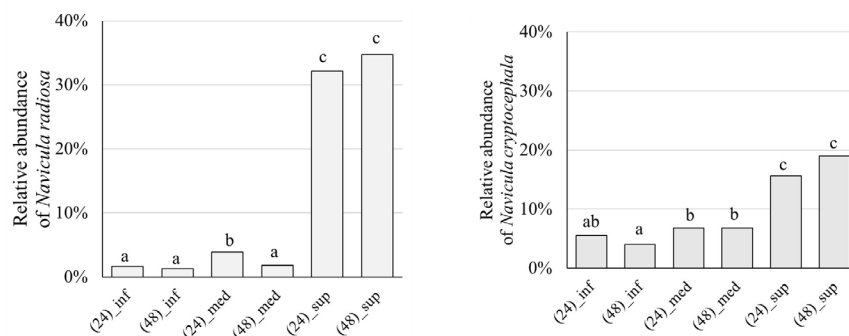


Fig.4. Relative abundance of *Navicula radiosa* (left) and *N. cryptocephala* (right) valves in July samples. 24 and 48–incubation periods (h); inf–lower layer; med–middle layer; and sup–upper layer. Different letters above the rectangles indicate the significance of the differences according to *t*-test ($\alpha \leq 0.05$).

abundance of these taxa in the upper layer supports this assumption. For example, the relative abundance of *Stephanodiscus* in the upper layer in July was 3.55%, which was significantly lower than in the middle (10.35%) and lower (8.75%) layers. Similar results were obtained in the pilot June experiment.

The community structure may be largely described as the order of dominant genera according to the diminution of their relative abundance, so we have tested the stability of this order across tissue layers. Spearman's rank correlation coefficient was based on the combined data from two replicates of the July experiment. Only genera encountered in all experimental variants, namely *Cocconeis*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Planothidium*, *Sellaphora* small, *Sellaphora* large, and *Stephanodiscus*, were analyzed. Critical value of rank cor-

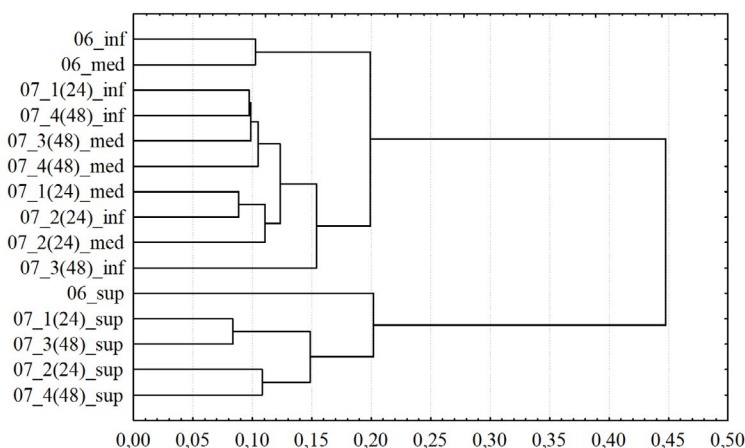


Fig.5. Similarity between diatom complexes in different experimental variants. Complete-linkage clustering (farthest neighbor clustering); Euclidean distances; 06–June; 07–July; 1, 2, 3, 4– numbers of Petri-dishes; (24)–24-hour incubation; (48)–48-hour incubation; inf–lower layer; med–middle layer; and sup– upper layer.

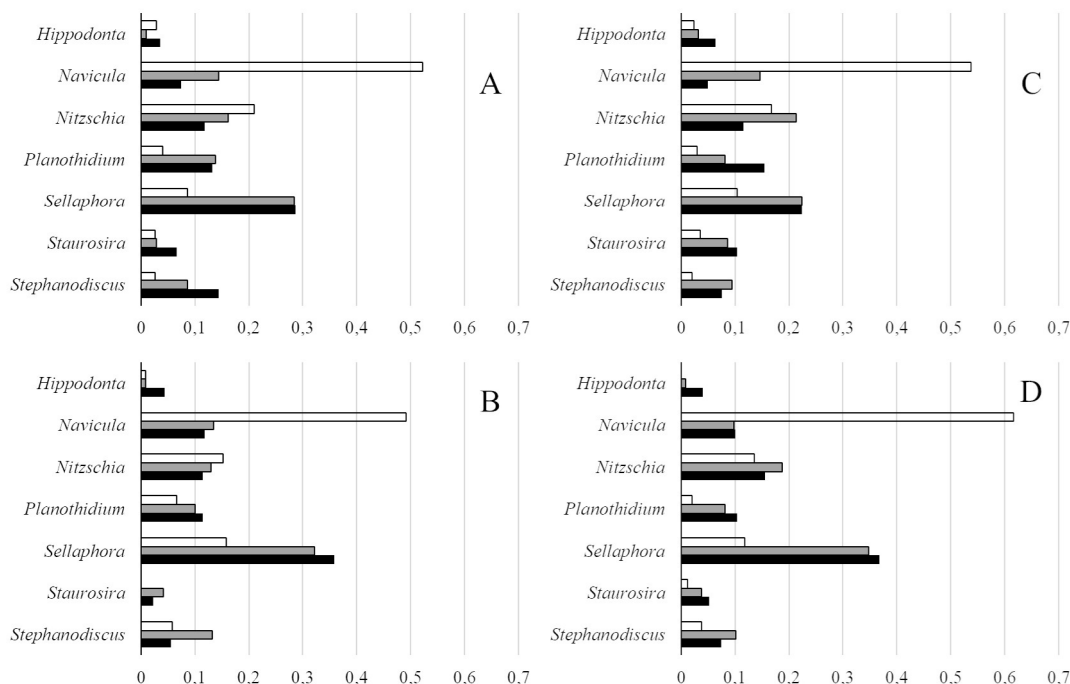


Fig.6. Relative abundance of valves of dominant genera ($\geq 5\%$) in the different tissue layers. A, B–24-hour incubation; C, D–48-hour incubation. Legend: white–upper layer, gray–middle layer, and black–lower layer. The fraction of the number of valves is shown on the horizontal axis.

relation coefficient for 5% significance level and sample size 7 (number of genera included into analysis) is $\rho = 0.781$. We have received significant coefficient values for the pairwise comparisons “lower layer–middle layer” ($\rho = 0.81$) and “middle layer–upper layer” ($\rho = 0.82$), indicating similarity of these micro-horizons by this parameter. However, the comparison “lower layer–upper layer” demonstrates significant differences in the order of taxa ($\rho = 0.581$).

According to the average valve size (length or diameter), revealed species were classified into four groups: $< 15 \mu\text{m}$, $15\text{--}30 \mu\text{m}$, $30\text{--}60 \mu\text{m}$, and $> 60 \mu\text{m}$. Although this estimate of the community size structure is rather rough, there are certain reproducible patterns. In all Petri dishes, the proportion of small-sized valves was much higher for the lower and middle tissue layers compared to the upper one (Fig. 7). On the contrary, the proportion of large valves was higher in the upper layer. Seemingly, large diatom cells can more efficiently navigate within sediment or tissue due to their larger size. Similar results were obtained in the preliminary experiment in June.

A comparison of the size distributions of diatoms in different tissue layers and during different incubation times using the Kolmogorov-Smirnov test has revealed that the upper layers differ significantly from the middle and lower ones. The latter two, in contrast, have no significant differences (Fig. 8). Moreover, for some variants, the incubation period influences significantly.

The species complex of large-celled *Sellaphora* was chosen to study the possible preference for one or another tissue layers in closely related taxa. This species group at the beginning of the current century became a model system for complex investigation of the species concept in diatoms (Mann, 1999; Mann et al., 2004; 2008). In the studied materials, 13 species represented the group around *S. pupula*, and two species represented groups around *S. bacillum* and *S. laevissima* each. However, only three species, *S. bisexualis* (Fig. 1: 49), *S. blackfordensis* (Fig. 1: 48), and *S. laevissima* sensu stricto (Fig. 1: 39, phenodeme ‘normal’ sensu Mann et al., 2008), reached the relative abundance exceeding 10% of the total number of large-celled *Sellaphora* valves counted. The proportions of their relative abundances in different tissue layers in July are shown in Fig. 9.

Similar patterns were observed after 24 and 48 hours of incubation. The relative abundance of *S. laevissima* s.s. and *S. blackfordensis* increased from lower tissue layers to the upper ones (except for one Petri-dish for *S. blackfordensis*, Fig. 9A). In contrast, the proportion of *S. bisexualis* valves decreased from bottom to the top (Fig. 9). Significant negative correlation was observed between the relative abundances of *S. laevissima* s.s. and *S. bisexualis* in different layers (Fig. 10), with a correlation coefficient $r = -0.92$.

Previously, seasonal differences in the relative abundance of *S. pupula* morphotypes were demonstrated within a single water body (Špačková et al., 2009). Our results indicate a likely divergence of sympatric large-celled *Sellaphora* species according to spatial microhabitats.

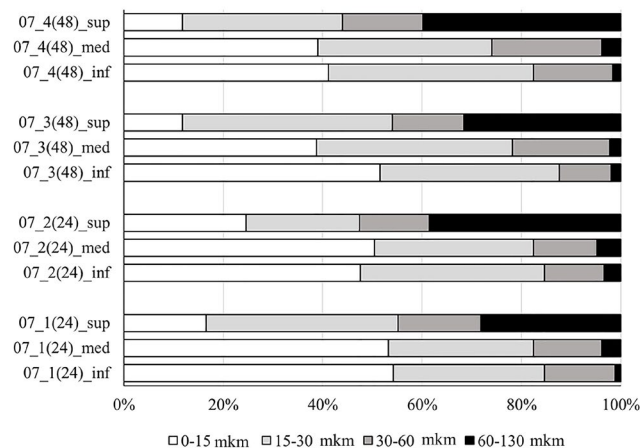


Fig. 7. Proportions of the numbers of valves from different size-classes in different tissue layers: 07–July; 1, 2, 3, 4–numbers of Petri-dishes; (24)–24 hour-incubation; (48)–48-hour incubation; inf–lower layer; med–middle layer; and sup–upper layer.

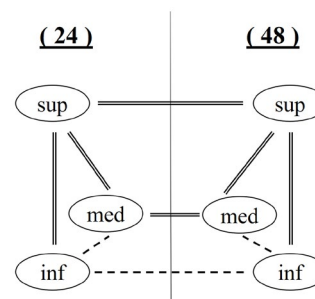


Fig. 8. Comparisons of size distributions between different experimental variants by the Kolmogorov-Smirnov test (July data). (24)–24-hour incubation; (48)–48 hour-incubation; inf–lower tissue layer, med–middle tissue layer, sup–upper tissue layer; double lines indicate significant differences ($p < 0.01$); dotted lines–no significant differences ($p > 0.05$).

4. Conclusions

The proposed modification of the tissue method for studying the epipelon (“layered tissue method”) allows finding differences in the diatom community structure in different micro-horizons (differences in the representation of taxa of genus and species ranks, as well as different size classes of diatoms, are revealed). The obtained data also indicate that different species of the genus *Sellaphora* have different preferences for living in a particular sediment microhorizon. A weakness of the technique is the likely drawing of small, immobile cells into the tissue by capillary forces. More accurate and reliable results require further experiments, encountering not only relative but also absolute taxa abundance, as well as the vertical diurnal migration of epipellic algae.

Acknowledgements

The study was conducted under the state assignment of Lomonosov Moscow State University.

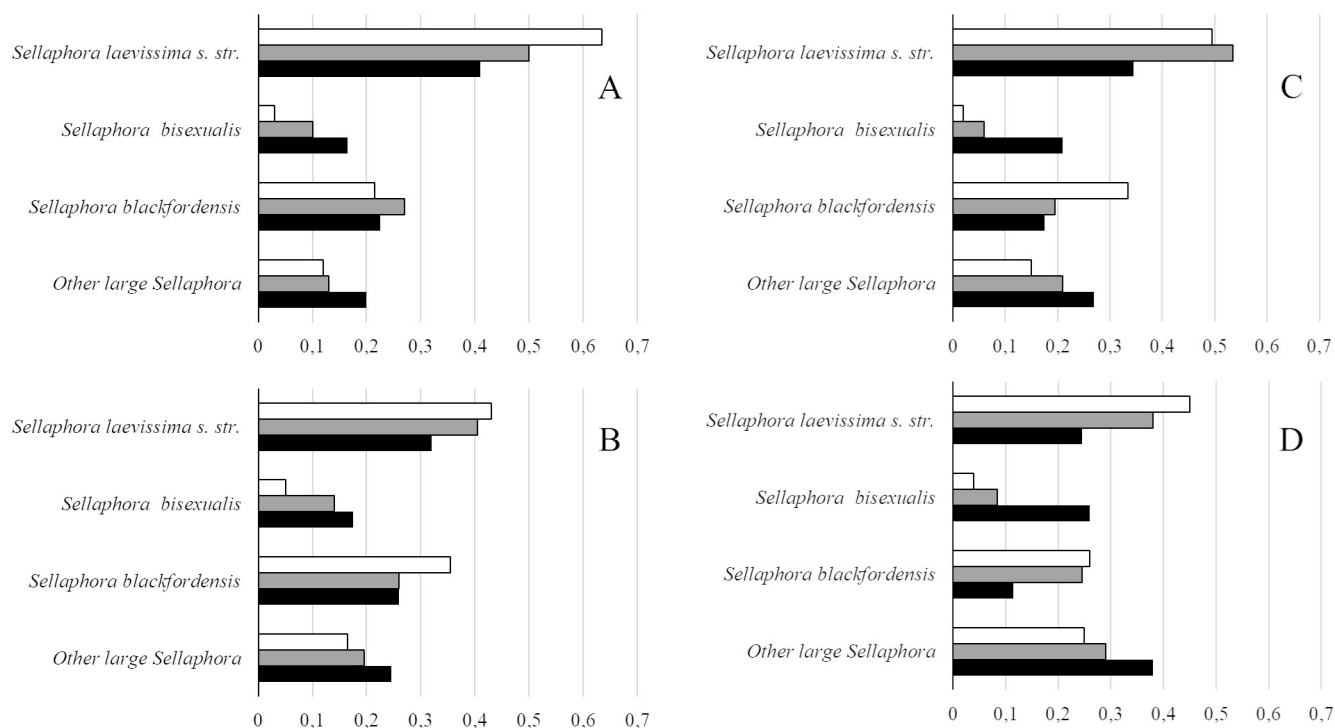


Fig.9. Relative abundance ($\geq 10\%$) of large-celled *Sellaphora* species in different tissue layers. A, B–24-hour incubation; C, D–48-hour incubation. Legend: white–upper layer, gray–middle layer, and black–lower layer. A fraction of the total number of valves of large-celled *Sellaphora* is shown on the horizontal axis.

Conflict of interest

Authors declare no conflict of interest.

References

- Anisimova O.V., Romanova O.L., Tanchenko E.M. 2004. Atlas vodoroslei vodoemov Zvenigorodskoi biologicheskoi stantsii im. S.N. Skadovskogo. M.: Izd-vo Moskovskogo universiteta. (in Russian)
- Baillie P.W. 1987. Diatom size distributions and community stratification in estuarine intertidal sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25: 193–209.
- Carlton R.G., Wetzel R.G. 1988. Phosphorus flux from lake sediments: Effect of epipellic algal oxygen production. *Limnology and Oceanography* 33 (4, part 1): 562–570.
- Eaton J.W., Moss B. 1966. The estimation of numbers and pigment content in epipellic populations. *Limnology and Oceanography* 11: 584–595.
- Eliashev A.A. 1957. O prostom sposobe prigotovleniia vysokoprelomliayushchei sredy dlia diatomovogo analiza. Trudy NII geologii Arktiki [Proceedings of the Research Institute of Arctic Geology] 4: 74–75. (in Russian)
- Greenwood J.L., Clason T.A., Lowe R.L. et al. 1999. Examination of endopellic and epilithic algal community structure employing scanning electron microscopy. *Freshwater Biology* 41: 821–828.
- Gruendling G.K. 1971. Ecology of the epipellic algal communities in Marion Lake, British Columbia. *Journal of Phycology* 7: 239–249.
- Lowe R.L. 2011. The importance of scale in understanding the natural history of diatom communities. In: Seckbach J., Kociolek J.P. (Eds) *The Diatom World*. Springer, pp. 293–312.
- Lund J.W.G. 1942. The marginal algae of certain ponds with special reference to the bottom deposits. *Journal of Ecology* 30: 245–283.

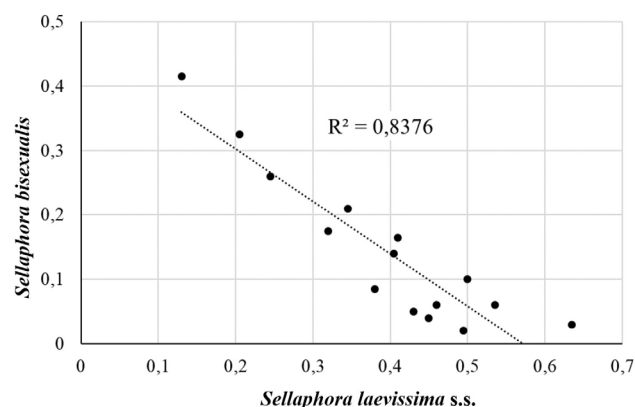


Fig.10. The abundance ratio of *Sellaphora laevisissima* s.s. and *S. bisexualis* in different tissue samples.

- Mann D.G. 1999. The species concept in diatoms. *Phycologia* 38(6): 437–495.
- Mann D.G., McDonald S.M., Bayer M.M. et al. 2004. The *Sellaphora pupula* species complex (Bacillariophyceae): morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species. *Phycologia* 43(4): 459–482.
- Mann D.G., Thomas S.J., Evans K.M. 2008. Revision of the diatom genus *Sellaphora*: a first account of the larger species in the British Isles. *Fottea, Olomouc* 8(1): 15–78.
- Palmer J.D., Round F.E. 1965. Persistent, vertical migration rhythms in benthic microflora. I. The effect of light and temperature on the rhythmic behavior of *Euglena obtusa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 45: 567–582.
- Paterson D.M. 1986. The migratory behaviour of diatom assemblages in a laboratory tidal micro-ecosystem examined by low temperature scanning electron microscopy. *Diatom Research* 1: 227–239.

Poulíčková A., Hašler P., Lysáková M. et al. 2008. The ecology of freshwater epipelagic algae: an update. *Phycologia* 47(5): 437–450.

Poulíčková A., Dvořák P., Mazalová P. et al. 2014. Epipelagic microphototrophs: an overlooked assemblage in lake ecosystems. *Freshwater Science* 33(2):513–523.

Reinichke F. 1858. Das Einsammeln und Präparieren der Bacillarien. *Mikroskopie* 1: 47–57.

Round F.E. 1953. An investigation of two benthic algal communities in Malham Tarn, Yorkshire. *Journal of Ecology* 41(1): 174–197.

Round F.E. 1981. The ecology of algae. Cambridge: Cambridge University Press.

Špačková J., Hašler P., Štěpánková J. et al. 2009. Seasonal succession of epipelagic algae: a case study on mesotrophic pond in a temperate climate. *Fottea* 9(1): 121–133.

Zorina M.D., Kuryshcheva L.V., Selezneva A.P. et al. 2024. Khlorkokkovyye vodorosli vodnykh ob'ektoy ZBS i Narskikh prudov. Flora i fauna Zapadnogo Podmoskovia [Flora and fauna of the Western Moscow Region] 15: 31–51. (in Russian)

Экспериментальное изучение вертикального распределения пресноводных диатомовых водорослей в донном осадке

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Чудаев Д.А.*, Благовещенская Е.Ю.

Биологический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, 119234, Россия

АННОТАЦИЯ. В настоящей работе предложена новая модификация метода изучения сообществ эпипелитных диатомовых водорослей. Суть модификации заключается в помещении на поверхность влажного донного осадка нескольких, а не одного слоя ткани, с последующим отдельным изучением формирующихся в них диатомовых комплексов. Модификация была апробирована на материале из Стерляжьего пруда (Звенигородская биологическая станция МГУ). Полученные результаты свидетельствуют о том, что данный метод позволяет выявить стратификацию эпипелитных сообществ по относительному обилию таксонов видового и родового рангов, размерной структуре сообществ, а также позволяет изучать предпочтения к микрогоризонтам донного осадка у близких по морфологии видов, принадлежащих к роду *Sellaphora*.

Ключевые слова: эпипелон, методы исследования, экология, диатомовые водоросли

Для цитирования: Чудаев Д.А., Благовещенская Е.Ю. Экспериментальное изучение вертикального распределения пресноводных диатомовых водорослей в донном осадке // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - С. 488-504. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-488

1. Введение

Эпипелон – это сообщество организмов, развивающихся на поверхности мягких мелкодисперсных грунтов (Round, 1981). Самостоятельность сообщества эпипелона и его независимость от планктонных и эпифитных сообществ впервые была продемонстрирована Дж. Ландом в середине прошлого века (Lund, 1942).

Изучением структуры и динамики сообществ эпипелона в разное время занимались различные авторы; основные результаты этих работ были обобщены в ряде обзорных публикаций (Round, 1981; Pouličková et al., 2008; 2014). В качестве одного из перспективных направлений исследований А. Пуличкова с соавт. (Pouličková et al., 2008) указывают на изучение структурных особенностей эпипелитных сообществ с особым вниманием к слоистости в распределении водорослей. Однако, водоросли-эпипелиты являются микроорганизмами, что необходимо учитывать при выборе пространственного масштаба исследования (Lowe, 2011). Для изучения подобной стратификации были предложены различные методики, среди которых присутствует т.н. «тканевый метод» (Eaton and Moss, 1966). Уже

ранние диатомологи (e.g. Reinickhe, 1858) обнаружили, что диатомовые водоросли могут быть изолированы с поверхности влажного донного осадка при помощи помещения на нее кусочков ткани и выдерживании их в течение некоторого времени, за которое водоросли перемещаются на ткань. Но тканевый метод, как и часто используемый метод наложения на осадок покровных стекол, а также методы прямого подсчета клеток в суспензии осадка, не позволяют получить представления о вертикальном распределении водорослей в слое отложений. Для решения последней задачи разными авторами предлагались различные методики: резка небольших кернов осадка на замораживающем микротоме (Palmer and Round, 1965); использование проботорборников с боковыми отверстиями (Gruendling, 1971); втыкание в верхние слои осадка вертикально ориентированных покровных стекол (Baillie, 1987); изучение сколов осадков при помощи низкотемпературной (Paterson, 1986) или обычной сканирующей электронной микроскопии (Greenwood et al., 1999). Важно отметить, что интерес в первую очередь представляют верхние несколько миллиметров осадка, в которых сосредоточена основная масса клеток водорослей (Gruendling, 1971; Baillie,

*Автор для переписки. Адрес e-mail: chudaevda@my.msu.ru (Д.А. Чудаев)

Поступила: 29 июня 2026;

Принята после доработки: 06 августа 2026;

Опубликована online: 28 августа 2026

© Автор(ы) 2026. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



1987; Greenwood et al., 1999), и в которых наблюдаются резкие градиенты параметров окружающей среды (e.g. Carlton and Wetzel, 1988).

Для изучения вертикального распределения водорослей в настоящей работе предложена модификация тканевого метода исследования эпипелона. Ее суть состоит в помещении на поверхность влажного осадка не одного, а нескольких слоев ткани, с последующим изучением их по-отдельности. Толщина одного слоя ткани составляет всего доли миллиметра, что теоретически должно позволить изучить стратификацию сообщества в микромасштабе. Хотя данный метод является косвенным, полученные результаты все же могут быть экстраполированы на естественное сообщество.

В связи с этим основной целью данной работы была апробация предложенной нами методики тканевых слоев на примере сообщества пресноводных эпипелитных диатомовых водорослей.

2. Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы поверхностного донного осадка из Стерляжьего пруда, расположенного на территории Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского.

Стерляжий пруд представляет собой котлован, подпруженный искусственной плотиной в овраге на второй надпойменной террасе реки Москвы, длина его около 25 м, средняя ширина 15 м, в настоящее время из-за сильного заиления глубина не превышает 3 м; питание водоема осуществляется в основном родниками верхнего водоносного горизонта, из пруда вытекает небольшой ручей (Анисимова и др., 2004). Вода характеризуется слабощелочной реакцией и средним содержанием электролитов (Зорина и др., 2024).

Сбор материала проводили 29 июня и 20 июля 2025 г. Сначала был проведен пилотный эксперимент (июнь), а затем – основной (июль). Материал отбирали с берега пруда в одной и той же точке водоема при помощи стеклянной трубки (Round, 1953). Суспензии поверхностного донного осадка помещали в бутылки объемом по 0,5 л. После этого материал сразу же доставляли в лабораторию, где ему давали отстояться около 40 минут, затем аккуратно сливали надосадочную жидкость. Полученный таким образом осадок переливали в чашки Петри (из каждой бутылки получалась одна чашка). На поверхность влажного осадка в каждой чашке помещали по 4 слоя синтетической ткани, предварительно обрезанной по контуру чашки. В качестве ткани были использованы бытовые одноразовые полотенца из вискозы и полиэфирного волокна. Чашки закрывали крышками и выставляли на естественный рассеянный свет у окна. В июньском эксперименте была поставлена одна чашка Петри (срок инкубации – 24 часа). В июле были поставлено два варианта опыта со сроками инкубации 24 часа (2 чашки) и 48 часов (2 чашки). После инкубации верхние три слоя ткани с каждой

чашки снимали и фиксировали отдельно в пробирках на 25 мл с 96% этиловым спиртом. Самый нижний слой ткани не фиксировали, он был использован просто для предотвращения попадания частиц осадка в пробы.

Полученные пробирки с кусочками ткани интенсивно встряхивали несколько минут (все одновременно) и переливали часть (10 мл) полученной суспензии в конические центрифужные пробирки. Клетки осаждали центрифугированием (10 минут при 2000 оборотах в минуту), сливали надосадочную жидкость и добавляли к осадкам по 3 мл 37% перекиси водорода. Нагревали на кипящей водяной бане в течение 1 часа, затем добавляли по несколько капель концентрированной соляной кислоты и выдерживали еще 15 минут. Затем суспензию охлаждали и отмывали очищенные от органического вещества панцири дистиллированной водой путем четырехкратного центрифугирования. Полученный осадок разводили до слабой мутности, чтобы получить приемлемую плотность створок в препаратах. Капли полученной суспензии наносили на покровные стекла и высушивали на поверхности слабо разогретой электроплитки. После этого материал заключали в анилин-формальдегидную смолу А.А. Эльяшева (1957).

Полученные препараты сначала просматривали для микрофотографирования створок. Был использован световой микроскоп Levenhuk Med25T, оснащенный масляно-иммерсионным 100× объективом-апохроматом с числовой апертурой 1.32 (Carl Zeiss, Jena) и цифровой фотокамерой Levenhuk M1000 PLUS. Микрофотографии масштабировали и кадрировали при помощи программы ImageJ, сортировали сначала по родовой принадлежности, затем по видовой. В последнем случае фотографии створок видов одного рода сопоставляли непосредственно, разместив их на одном листе в программе GIMP. После этого проводили видовую идентификацию.

Затем проводили определение относительного обилия видов, просчитывая по 500 первых встреченных створок в каждом препарате. Подсчет проводили в средней части покровного стекла, двигаясь горизонтальными рядами шириной в диаметр поля зрения микроскопа. Данный метод не позволяет определить абсолютные обилия видов, но зато позволяет сравнить соотношения численностей таксонов, то есть относительные обилия. Отдельно определяли относительное обилие крупноклеточных представителей рода *Sellaphora* (группы видов *S. pupula*, *S. laevis*, *S. bacillum*), просчитывая по 200 створок представителей этих видов. В последнем случае препарат просматривали не со стократным объективом, а с объективом ×40 (апохромат, числовая апертура 0.95, Carl Zeiss, Jena), из-за того, что необходимо было изучить большую площадь препарата.

Для анализа соотношения различных размерных групп диатомовых использовали данные о характерной длине створок, полученные путем измерения створок из середины размерного ряда.

Лишь для отдельных единично встречающихся видов, попавших в подсчеты, но не выявленных при предварительном изучении видового состава, были взяты средние значения размерных диапазонов из литературы.

Анализ данных проводили в программах MS Excel и Statistica. Для характеристики видового разнообразия были вычислены индексы Шеннона (H) и Симпсона (D). Сравнение представленности таксона в двух разных образцах проводили с помощью t -критерия Стьюдента для доли. Также проводили сравнение образцов по обилию таксонов с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена ρ , при этом таксону с максимальным относительным обилием присваивался ранг 1, следующему – 2 и т.д. Для относительных обилий некоторых пар видов вычисляли коэффициент корреляции Пирсона r . Дендрограмма сходства образцов построена по результатам кластерного анализа. Сравнение распределений размерных групп диатомовых проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова.

3. Результаты и обсуждение

В изученных пробах эпипелона Стерляжского пруда выявлено 175 видов диатомовых водорослей из 54 родов. Наибольшим числом видов представлены роды *Sellaphora* (29 видов), *Nitzschia* (18 видов) и *Navicula* (16 видов). Данные формы – это пеннатные диатомовые с клетками, симметричными относительно трех плоскостей симметрии и швами на обеих створках панциря; *Sellaphora* и *Navicula* имеют медианные щелевидные швы, а *Nitzschia* – канало-видные, эксцентричные, обычно расположенные на противоположных краях створок панциря. Подобная форма и наличие швов позволяют представителям этих родов двигаться в различных направлениях среди частиц донного осадка, поэтому неудивительно, что видовое богатство данных таксонов в изученных образцах оказалось максимальным.

Большая часть выявленных видов встречалась в пробах редко или была представлена единичными створками. Относительного обилия в 1% и более (хотя бы в одном из образцов) достигал лишь 51 вид диатомовых, фотографии которых представлены на Рисунке 1, и только 12 видов имели относительное обилие более 5 % (Рис. 2).

В июльском эксперименте во всех слоях ткани присутствовали 13 видов (*Cocconeis placentula* (aggr.), *Navicula cryptocephala*, *Navicula cryptotenella*, *Navicula radiosa*, *Nitzschia archibaldii*, *Nitzschia gracilis*, *Nitzschia palea* (aggr.), *Planothidium victori* (aggr.), *Sellaphora atomoides* (aggr.), *Sellaphora labernardierei*, *Sellaphora laevisissima* s. str., *Sellaphora blackfordensis*, *Stephanodiscus* sp.). Уникальных видов, встречающихся только на одном слое ткани, но не отмеченных в других слоях, в июльском эксперименте выявлено не было.

В любом варианте опыта на каждом отдельно взятом слое ткани выявлялось заметно меньше таксонов: 66–75 видов для нижних слоев и 46–49 для верхних (на 500 подсчитанных створок). Верхние

слои демонстрировали не только меньшее видовое богатство, но и в целом заметно меньшее разнообразие, индекс Шеннона H составляет около 2.6 для верхних слоев и около 3.6 для средних и нижних (Рис. 3). Соответственно, верхние слои характеризуются более высокими значениями индекса доминирования Симпсона, что также свидетельствует о снижении видового разнообразия.

В число видов доминантов вошли некоторые представители родов *Hippodonta*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Sellaphora* (симметричные двусторонние), а также *Staurosira* (бесшовные) и *Stephanodiscus* (центрические) (Рис. 2). Основными доминантами оказались *Navicula radiosa* (Рис. 1: 34), *Navicula cryptocephala* (Рис. 1: 35) и *Nitzschia palea* (Рис. 1: 23).

Доли видов *N. radiosa* и *N. cryptocephala* в верхних слоях ткани оказались значимо выше по сравнению со средними и нижними (Рис. 2, 4). Стоит сказать, что упомянутые виды *Navicula* характеризуются заостренными концами створок, что, возможно, способствует более быстрому и эффективному продвижению в верхние слои ткани и донного осадка.

Анализ сходства структуры сообществ методом кластерного анализа тоже демонстрирует отличия комплексов видов, обнаруживаемых в верхних слоях ткани, от всех прочих, что наглядно демонстрируется двумя четкими кластерами дендрограммы (Рис. 5). Стоит отметить, что в пределах этих кластеров июньские образцы отделяются от июльских.

Если проанализировать данные по относительному обилию на уровне родов, а не видов, и рассмотреть роды с относительным обилием $\geq 5\%$, то во всех вариантах эксперимента наблюдается довольно схожая картина (Рис. 6). Видно, что наибольшей относительной численности достигали роды *Navicula*, *Sellaphora*, *Nitzschia*, особенности строения представителей которых уже были обсуждены выше, в связи с тем, что эти же таксоны лидируют и по видовому богатству, причем доля створок *Navicula* была значимо выше в верхнем слое ткани (уровень значимости $\alpha \leq 0.05$), а доля створок *Sellaphora* – наоборот, в нижнем и среднем слоях; доля *Nitzschia* была сопоставимой в разных слоях ткани.

Обращает на себя внимание присутствие среди доминирующих родов центрических (*Stephanodiscus*) и бесшовных (*Staurosira*) диатомовых, представители которых не способны к активному движению. Попадание таких форм на ткань может быть связано с затягиванием их клеток капиллярными силами, т.к. мы помещали на поверхность осадка в чашках сухую ткань. В пользу этого говорит и то, что в верхнем слое этих таксонов меньше. Так, например, для июльских образцов относительное обилие *Stephanodiscus* в верхнем слое составляет 3.55%, что значимо меньше их обилия в среднем (10.35%) и нижнем (8.75%) слоях. Сходные результаты были получены также и в июньском предварительном эксперименте.

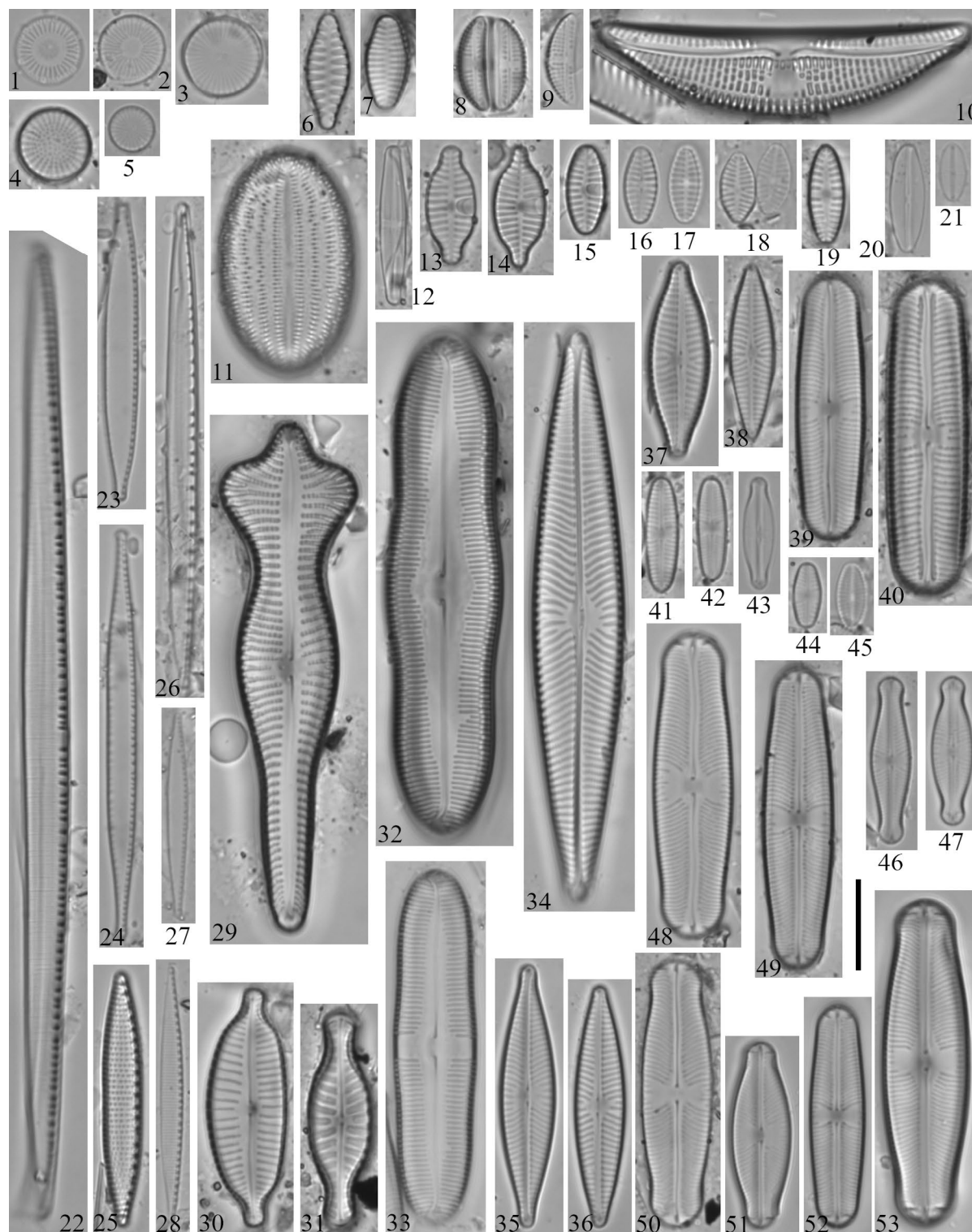


Рис.1. Наиболее часто встречающиеся виды диатомовых эпипелона Стерляжьего пруда (достигавшие относительного обилия $\geq 1\%$ хотя бы в одной из проб). 1-2 – *Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee. 3 – *Cyclostephanos invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot et al. 4 – *Stephanodiscus parvus* Stoermer et Håkansson. 5 – *Stephanodiscus* sp. 6 – *Punctastriata glubokoensis* Williams et al. 7 – *Staurosira venter* (Ehrenberg) Grunow. 8 – *Amphora indistincta* Levkov. 9 – *Amphora pediculus* (Kützing) Grunow. 10 – *Amphora copulata* (Kützing) Schoeman et Archibald. 11 – *Cocconeis placentula* Ehrenberg (aggr.). 12 – *Achnanthisidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki. 13 – *Planothidium rostratoholarcticum* Lange-Bertalot et Båk. 14 – *Planothidium* sp. 1. 15 – *Planothidium victori* Novis et al. (aggr.). 16-17 – *Planothidium pumilum* Båk et Lange-Bertalot. 18 – *Planothidium* sp. 2. 19 – *Platessa conspicua* (A. Mayer) Lange-Bertalot. 20 – *Adlafia minuscula* var. *muralis* (Grunow) Lange-Bertalot. 21 – *Mayamaea* cf. *permitis* (Hustedt) Bruder et Medlin. 22 – *Nitzschia tenuis* W. Smith. 23 – *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith (aggr.). 24 – *Nitzschia gracilis* Hantzsch. 25 – *Nitzschia amphibia* Grunow. 26 – *Nitzschia dissipata* var. *media* (Hantzsch) Grunow. 27 – *Nitzschia archibaldii* Lange-Bertalot. 28 – *Nitzschia subacicularis* Hustedt. 29 – *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg. 30 – *Cymboplectura amphicephala* (Nägeli) Krammer. 31 – *Hippodonta capitata* (Ehrenberg) Lange-Bertalot et al. 32 – *Caloneis silicula* (Ehrenberg) Cleve. 33 – *Caloneis ventricosa* (Ehrenberg) Meister. 34 – *Navicula radiosa* Kützing. 35 – *Navicula cryptocephala* Kützing. 36 – *Navicula lundii* Reichardt. 37 – *Navicula moskali* Metzeltin et al. 38 – *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot. 39-40 – *Sellaphora laevis* (Kützing) D.G. Mann, комплекс видов: 39 – Ф 'normal', 40 – Ф 'very coarse' (sensu Mann et al. 2008). 41 – *Sellaphora saugerresii* (Desm.) C.E. Wetzel et D.G. Mann. 42 – *Sellaphora atomoides* (Grunow) C.E. Wetzel et Van de Vijver (aggr.). 43 – *Sellaphora cf. difficillima* (Hustedt) C.E. Wetzel et al. 44 – *Sellaphora labernardierei* Beauger et al. 45 – *Sellaphora* cf. *raederiae* (Lange-Bertalot) C.E. Wetzel. 46 – *Sellaphora* cf. *disjuncta* (Hustedt) D.G. Mann. 47 – *Sellaphora* sp. 48-53 – *Sellaphora pupula* (Kützing) Mereschkowsky, комплекс видов: 48 – *Sellaphora blackfordensis* D.G. Mann et S. Droop; 49 – *Sellaphora bisexualis* D.G. Mann et K.M. Evans; 50 – *Sellaphora capitata* D.G. Mann et S.M. McDonald; 51 – *Sellaphora auldreekie* D.G. Mann et S.M. McDonald; 52 – Ф 'pointy'; 53 – Ф 'corpulent' (sensu Mann et al. 2008). Масштабный отрезок – 10 мкм.

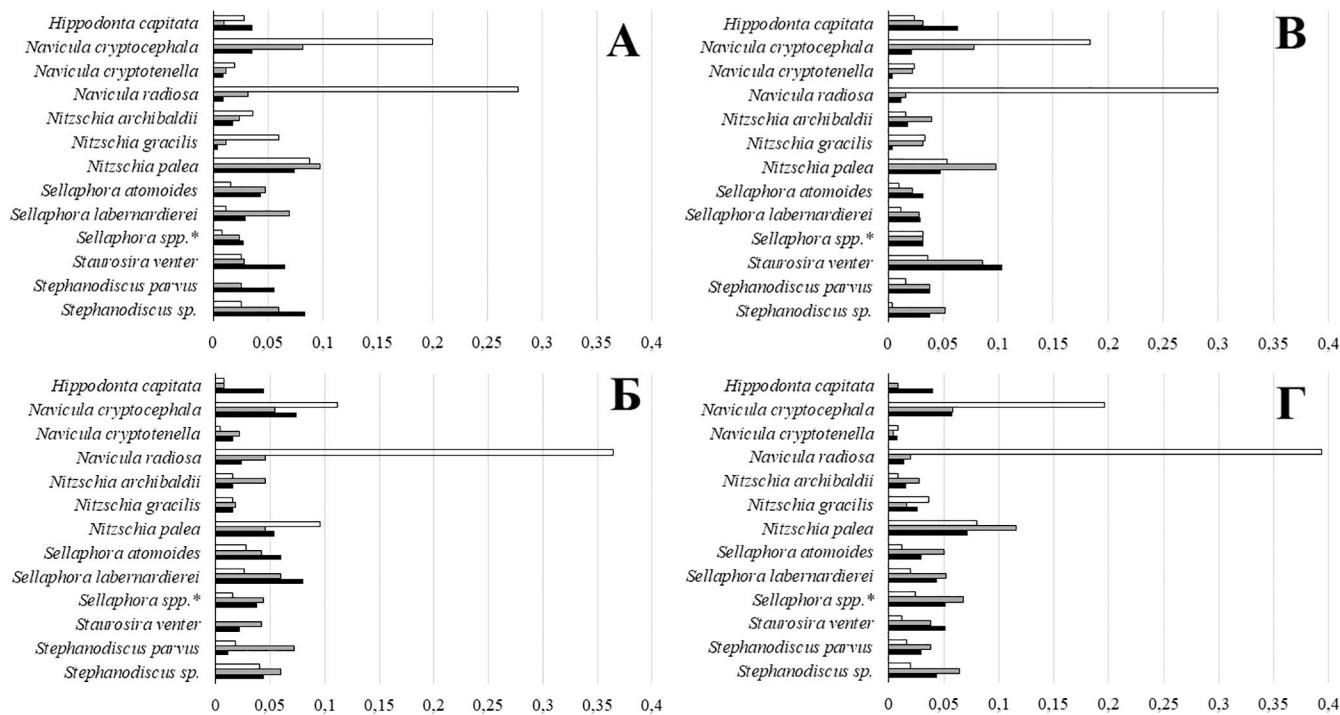


Рис.2. Относительное обилие створок видов-доминантов ($\geq 5\%$) в разных слоях ткани. А, Б – инкубация 24 часа; В, Г – инкубация 48 часов. Заливка: белая – верхний слой, серая – средний слой, черная – нижний слой. Звездочкой (*) обозначены доли крупноклеточных видов *Sellaphora*, клетки которых были ориентированы в препаратах с пояском. По горизонтальной оси отложена доля створок от общего числа.

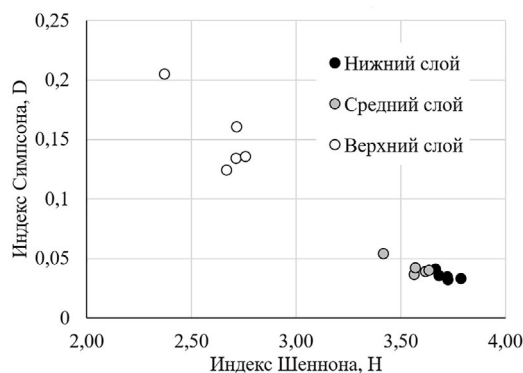


Рис.3. Сравнение индексов, характеризующих разнообразие сообществ, в разных образцах.

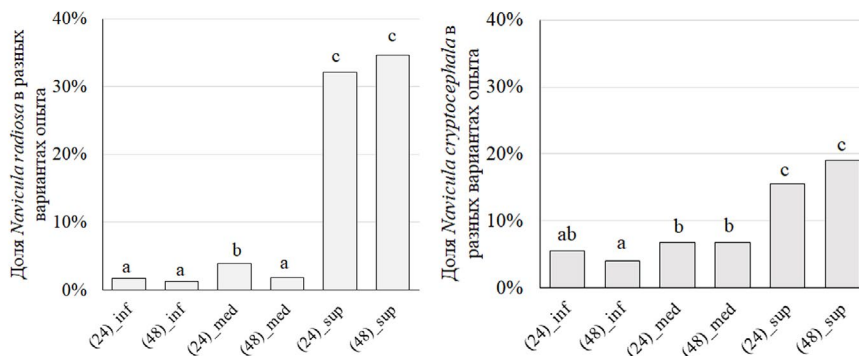


Рис.4. Относительное обилие *Navicula radiosa* (слева) и *N. cryptocephala* (справа) в июльских образцах. 24 и 48 – время инкубации, inf – нижний слой, med – середина, sup – верхний слой. Разные буквы над столбиками указывают на значимые различия по *t*-критерию ($\alpha \leq 0.05$).

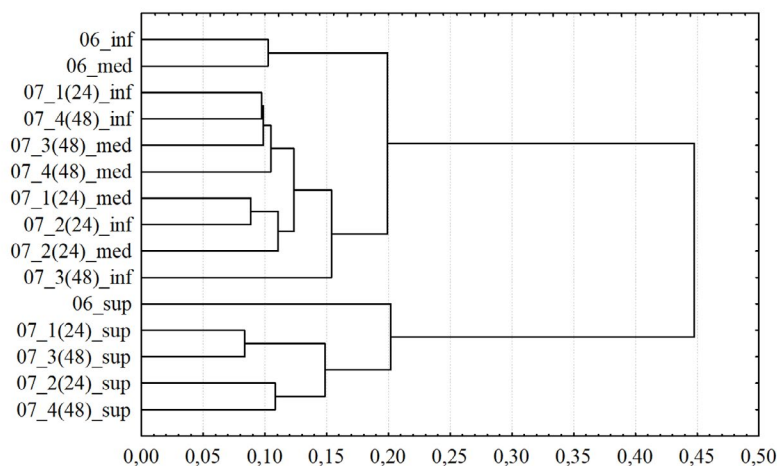


Рис.5. Сходство комплексов диатомовых в различных вариантах эксперимента. Объединение проведено методом полной связи, в качестве меры расстояния взято Евклидово расстояние; 06 – июнь, 07 – июль, 1, 2, 3, 4 – номера отдельных чашек, (24) – 24 часа экспозиции, (48) – 48 часов экспозиции, inf – нижний слой, med – средний слой, sup – верхний слой.

Структура сообщества во многом определяется порядком следования ведущих родов по убыванию их относительного обилия, соответственно можно проверить, сохраняется ли данный порядок при переходе от одного слоя ткани к другому. Для этого был вычислен коэффициент ранговой корреляции Спирмена на основе объединенных данных по двум повторностям июльского эксперимента. Использовались данные только по тем родам, которые обнаруживались во всех вариантах опыта, а именно *Cocconeis*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Planothidium*, *Sellaphora* small, *Sellaphora* large, *Stephanodiscus*. Для уровня значимости в 5% и объема выборки 7 (число родов, использованных в анализе) критическим значением коэффициента ранговой корреляции будет $\rho = 0.781$, и в данном случае получены зна-

чимые коэффициенты и для пары «низ-середина» ($\rho = 0.81$), и для пары «середина-верх» ($\rho = 0.82$), что означает сходство сообществ данных микрогоризонтов по рассматриваемому параметру. А вот сравнение «низ-верх» уже демонстрирует значимые различия в порядке расположения таксонов ($\rho = 0.581$).

В соответствии со средним размером (длиной или диаметром) створок выявленные виды были разделены на четыре группы: до 15 мкм, от 15 до 30 мкм, от 30 до 60 мкм, свыше 60 мкм. Несмотря на то, что оценка размерной структуры сообществ проводилась довольно грубо, наблюдаются определенные воспроизводящиеся паттерны. Во всех чашках доля мелких створок была гораздо выше для нижнего и среднего слоев ткани по сравнению с верхним (Рис. 7). Доля крупных клеток, наоборот, была

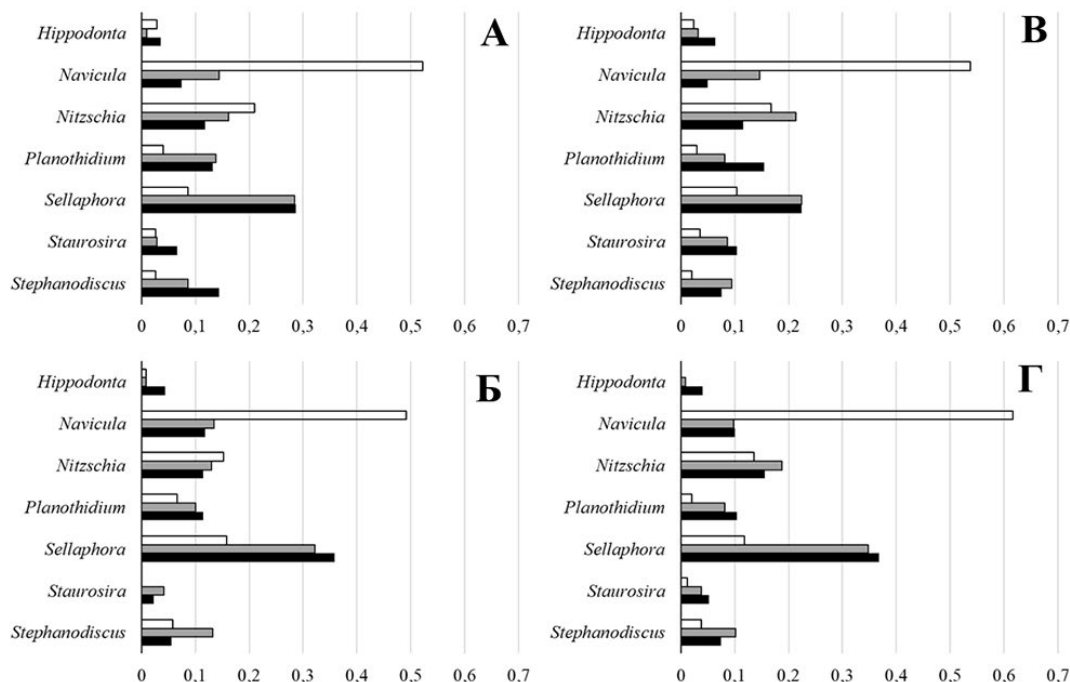


Рис.6. Относительное обилие створок родов-доминантов ($\geq 5\%$) в разных слоях ткани. А, Б – инкубация 24 часа; В, Г – инкубация 48 часов. Заливка: белая – верхний слой, серая – средний слой, черная – нижний слой. По горизонтальной оси отложена доля створок от общего числа.

значительно выше в верхнем слое ткани. Видимо, крупные клетки способны легче преодолевать небольшие расстояния между частицами осадка или волокнами ткани благодаря своим размерам, в отличие от мелких. Различий между двумя временами экспозиции чашек не наблюдалось. В предварительном июньском эксперименте были получены аналогичные результаты.

Сравнение характера распределения размерной структуры диатомовых комплексов между разными слоями ткани и временами экспозиции чашек по критерию Колмогорова-Смирнова показало, что, с одной стороны, комплексы верхних слоев отличаются от таковых в нижних и средних. А между последними значимые различия, наоборот, отсутствуют (Рис. 8). Также на размерную структуру комплексов диатомовых в верхних и средних слоях оказало влияние время инкубации чашек.

Для изучения вопроса о возможных различиях в предпочтениях к тому или иному слою ткани у близких таксонов был выбран комплекс видов крупноклеточных представителей рода *Sellaphora*. Данная группа к началу текущего столетия практически стала модельной для комплексного изучения концепции вида у диатомовых (Mann, 1999; Mann et al., 2004; 2008). В исследованных материалах комплекс таксонов, ранее относимых к сборному виду *S. pupula*, оказался представлен 13 видами, а комплексы таксонов, близких к *S. bacillum* и *S. laevissima*, включали по 2 вида каждый. При этом относительного обилия больше 10% (от общего числа створок крупноклеточных видов *Sellaphora*) достигали лишь три вида: *S. bisexualis* (Рис. 1: 49), *S. blackfordensis* (Рис. 1: 48) и *S. laevissima sensu stricto* (Рис. 1: 39, фенодем 'normal' в понимании Mann et al., 2008). Распределение их относительных обилий по слоям ткани в июльском эксперименте показано на Рисунке 9.

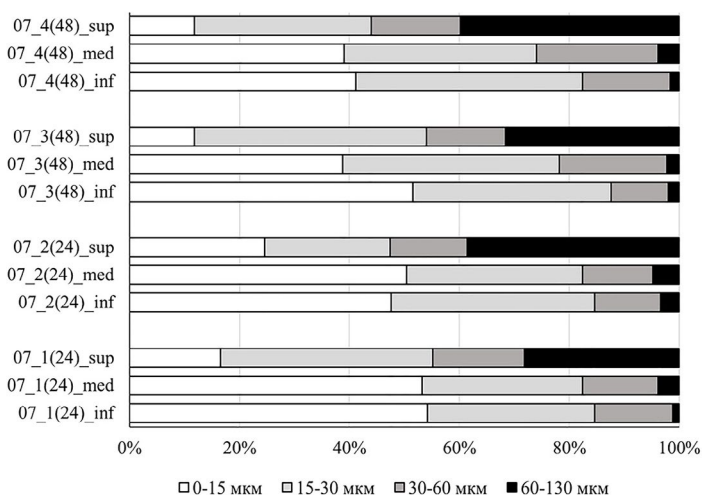
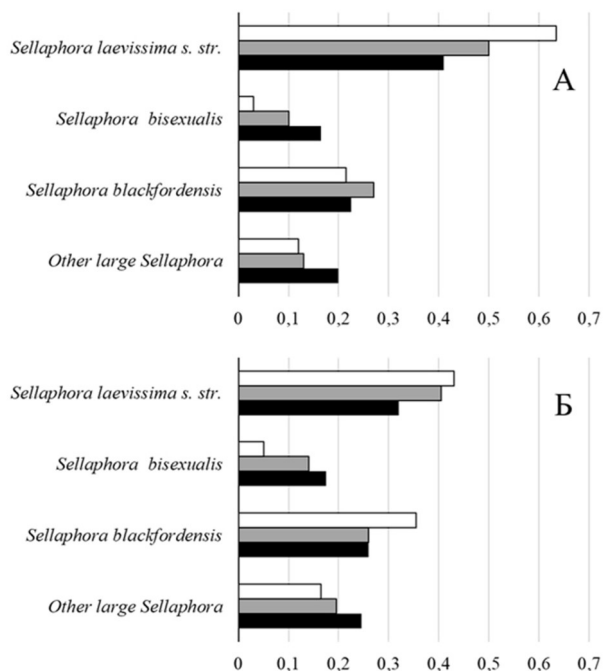


Рис.7. Соотношение числа створок, принадлежащих к различным размерным группам, в разных слоях ткани; 07 – июль, 1, 2, 3, 4 – номера отдельных чашек, (24) – 24 часа экспозиции, (48) – 48 часов экспозиции, inf – нижний слой, med – средний слой, sup – верхний слой.

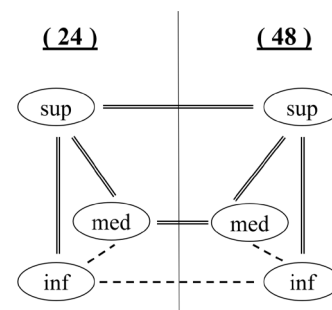


Рис.8. Сравнение распределений размерных групп в разных вариантах опыта с помощью критерия Колмогорова-Смирнова (июльские данные); (24) – 24 часа экспозиции, (48) – 48 часов экспозиции; inf – нижний слой, med – средний слой, sup – верхний слой; двойная линия – значимая разница ($p < 0.01$), пунктир – значимая разница отсутствует ($p > 0.05$).

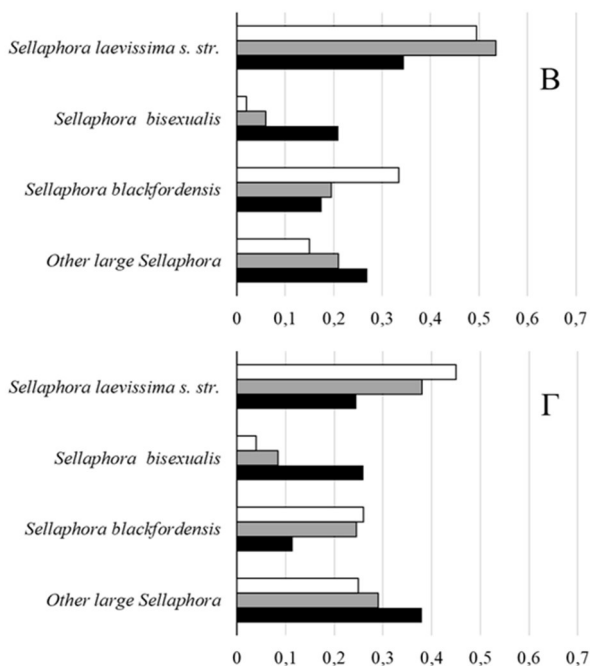


Рис.9. Относительное обилие створок крупноклеточных видов *Sellaphora* ($\geq 10\%$) в разных слоях ткани. А, Б – инкубация 24 часа; В, Г – инкубация 48 часов. Заливка: белая – верхний слой, серая – средний слой, черная – нижний слой. По горизонтальной оси отложена доля от общего числа створок крупноклеточных *Sellaphora*.

Картина, наблюдавшаяся после инкубации чашек в течение 24 и 48 часов, была сходной. Относительное обилие *S. laevissima* s.s. и *S. blackfordensis* увеличивалось от нижних слоев ткани к верхним (кроме одной из чашек в случае *S. blackfordensis*, Рис. 5А). Доля створок *S. bisexualis*, наоборот, уменьшалась при переходе от нижних слоев к верхним (Рис. 9). Обнаружена значимая отрицательная корреляция между относительными обилиями *Sellaphora laevissima* s.s. и *Sellaphora bisexualis* в разных образцах (Рис. 10), коэффициент корреляции $r = -0.92$.

Ранее для относительного обилия морфотипов *S. pupula* были продемонстрированы различия в сезонном развитии в пределах одного водоема (Špačková et al., 2009); наши результаты, в свою очередь, указывают на возможное расхождение видов крупноклеточных *Sellaphora* по пространственным микронизмам в толще донного осадка.

4. Заключение

Предложенная модификация тканевой методики изучения эпипелона («метод тканевых слоев») позволила выявить различия в структуре сообщества диатомовых в различных микрогоризонтах на уровне соотношения долей таксонов родового и видового рангов, а также разных размерных классов диатомовых. Полученные результаты также свидетельствуют в пользу наличия предпочтений к обитанию в том или ином микрогоризонте осадка у представителей рода *Sellaphora*. В качестве недостатка методики стоит указать на возможное затягивание мелкоклеточных неподвижных форм капиллярными силами в сухую ткань. Необходимы дальнейшие эксперименты, проводимые с учетом не только относительного, но и абсолютного обилия таксонов, а также с учетом вертикальной суточной миграции водорослей-эпипелитов.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В.Ломоносова.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Анисимова О.В., Романова О.Л., Танченко Е.М. 2004. Атлас водорослей водоемов Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во Московского университета.
- Зорина М.Д., Курышева Л.В., Селезнева А.П. и др. 2024. Хлорококковые водоросли водных объектов ЗБС и Нарских прудов. Флора и фауна Западного Подмосквья 15: 31–51.
- Эльяшев А.А. 1957. О простом способе приготовления высокопреломляющей среды для диатомового анализа. Труды НИИ геологии Арктики 4: 74–75.

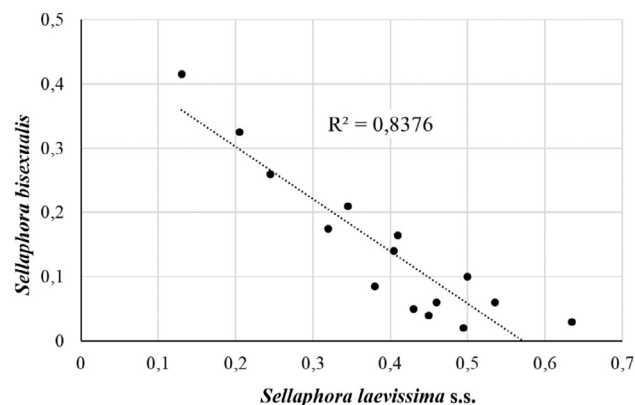


Рис.10. Соотношение относительного обилия *Sellaphora laevissima* s.s. и *Sellaphora bisexualis* в разных образцах.

Baillie P.W. 1987. Diatom size distributions and community stratification in estuarine intertidal sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25: 193–209.

Carlton R.G., Wetzel R.G. 1988. Phosphorus flux from lake sediments: Effect of epipellic algal oxygen production. *Limnology and Oceanography* 33 (4, part 1): 562–570.

Eaton J.W., Moss B. 1966. The estimation of numbers and pigment content in epipellic populations. *Limnology and Oceanography* 11: 584–595.

Greenwood J.L., Clason T.A., Lowe R.L. et al. 1999. Examination of endopellic and epilithic algal community structure employing scanning electron microscopy. *Freshwater Biology* 41: 821–828.

Gruendling G.K. 1971. Ecology of the epipellic algal communities in Marion Lake, British Columbia. *Journal of Phycology* 7: 239–249.

Lowe R.L. 2011. The importance of scale in understanding the natural history of diatom communities. In: Seckbach J., Kociolek J.P. (Eds). *The Diatom World*. Springer, pp. 293–312.

Lund J.W.G. 1942. The marginal algae of certain ponds with special reference to the bottom deposits. *Journal of Ecology* 30: 245–283.

Mann D.G. 1999. The species concept in diatoms. *Phycologia* 38(6): 437–495.

Mann D.G., McDonald S.M., Bayer M.M. et al. 2004. The *Sellaphora pupula* species complex (Bacillariophyceae): morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species. *Phycologia* 43(4): 459–482.

Mann D.G., Thomas S.J., Evans K.M. 2008. Revision of the diatom genus *Sellaphora*: a first account of the larger species in the British Isles. *Fottea, Olomouc* 8(1): 15–78.

Palmer J.D., Round F.E. 1965. Persistent, vertical migration rhythms in benthic microflora. I. The effect of light and temperature on the rhythmic behavior of *Euglena obtusa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 45: 567–582.

Paterson D.M. 1986. The migratory behaviour of diatom assemblages in a laboratory tidal micro-ecosystem examined by low temperature scanning electron microscopy. *Diatom Research* 1: 227–239.

Pouličková A., Hašler P., Lysáková M. et al. 2008. The ecology of freshwater epipellic algae: an update. *Phycologia* 47(5): 437–450.

Pouličková A., Dvořák P., Mazalová P. et al. 2014. Epipellic microphototrophs: an overlooked assemblage in lake ecosystems. *Freshwater Science* 33(2):513–523.

Reinichke F. 1858. Das Einsammeln und Präparieren der Bacillarien. *Mikroskopie* 1: 47–57.

Round F.E. 1953. An investigation of two benthic algal communities in Malham Tarn, Yorkshire. *Journal of Ecology* 41(1): 174–197.

Round F.E. 1981. *The ecology of algae*. Cambridge: Cambridge University Press.

Špačková J., Hašler P., Štěpánková J. et al. 2009. Seasonal succession of epipellic algae: a case study on mesotrophic pond in a temperate climate. *Fottea* 9(1): 121–133.