

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

*На правах рукописи*

**Сергей Федорович  
КОМУЛАЙНЕН**

**СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ  
ФИТОПЕРИФИТОНА  
В МАЛЫХ РЕКАХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

**03.00.18 - «Гидробиология»**

**АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание учёной степени  
доктора биологических наук**

**Санкт-Петербург  
2005 г.**

Работа выполнена в Институте биологии Карельского научного центра Российской Академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Г. М. Лаврентьева.

доктор биологических наук, И. С. Трифонова

доктор биологических наук, В. Г. Девяткин

Ведущая организация:

кафедра ихтиологии и гидробиологии биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета

Защита диссертации состоится «27» апреля 2005 г. в 14 часов на заседании Специализированного совета Д 002.223.02 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан « \_\_\_\_\_ » 2005 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета  
доктор биологических наук

В. Г. Сиделева

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

**Актуальность проблемы.** Исследования структуры и функционирования основных элементов биоты речных экосистем — неотъемлемая часть в решении фундаментальных и прикладных вопросов гидробиологии. Однако, комплексная оценка роли широтной неоднородности, особенностей ландшафта и морфометрии водоема в формировании таксономического состава, трофической структуры и реакции сообществ гидробионтов на ключевые факторы среды, все еще остается одной из актуальных задач не только в теоретическом, но и в практическом плане при изучении водоемов.

Антропогенная трансформация пресноводных экосистем стала практически повсеместным явлением в регионах Севера. Малые реки, как правило, являются наименее изученными объектами в пределах большинства регионов страны, что неправомерно, учитывая их роль в формировании водного баланса. Кроме того, малые реки могут широко использоваться как рыбохозяйственные водоемы, как источники водоснабжения и рекреационные зоны.

Успешное проведение экологического мониторинга требует выбора организмов и их сообществ, характерных для данного типа водоемов, четко реагирующих на происходящие изменения. Для рек в качестве такого экологического монитора предпочтение отдается перифитону, а именно их автотрофному компоненту (фитоперифитону - водорослям обрастаний). Для корректного использования организмов и их сообществ в качестве биологических индикаторов (экологических мониторов) необходимы достоверные данные об их экологии. Теоретическая предпосылка работы заключается в том, что структура малых рек представляет собой комплекс мозаично расположенных биотопов, образованных в результате естественных гидрологических и антропогенных нарушений. Причем, структура биоты малых рек и ручьев сильнее, чем крупных интразональных рек, отражает местные экологические условия.

Выбор перифитона в качестве объекта исследования, кроме того, обусловлен тем, что прикрепленные сообщества свободны от кратковременного влияния случайных, локальных изменений гидрологического и гидрохимического режима и отражают средний фон, преобладающий в данном водоеме. Перифитон - мельчайшая и простейшая модель, доступная для эколога и удобный объект для экспериментов в области теоретической экологии. Его анализ может использоваться для проверки основных экологических гипотез: сукцессии, соотношения разнообразия и стабильности, конкуренции и взаимодействия в системе «пища-

потребитель» и т.д. Прикрепленные водорослевые сообщества быстро формируются и поддаются манипулированию, при их использовании имеется возможность для получения большого числа повторностей. Альгоценозы прикрепленных водорослей формируют биотопы для водных беспозвоночных и являются основным преобразователем минеральных веществ в органические.

Цель и задачи исследования — выявить основные черты структурной организации фитоперифитона и его функционирования в реках Восточной Фенноскандии, расположенных в различных природно-климатических зонах, в зависимости от природных условий и антропогенных факторов.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

Разработать методические приемы изучения и анализа альгоценозов перифитона как части экосистем малых рек при мониторинге на водотоках Восточной Фенноскандии по совокупности показателей (таксономический состав, разнообразие, эколого-географические спектры, обилие).

Провести таксономический и эколого-географический анализ альгофлоры прикрепленных сообществ в малых реках региона. Изучить роль природно-климатических, ландшафтных условий, особенностей морфометрии водотоков и биотопической неоднородности в формировании таксономического состава, количественного развития и структурной организации сообществ фитоперифитона.

Оценить структуру и уровень биомассы фитоперифитона рек. Определить уровень содержания хлорофилла и первичной продукции перифитона рек и их связь с единицей биомассы.

Установить закономерности формирования пространственной структуры фитоперифитона в речном континууме.

Выявить направление сезонных сукцессионных процессов перифитонных сообществ.

Изучить закономерности формирования таксономического состава, количественного развития и структурной организации сообществ фитоперифитона в зависимости от вида и интенсивности антропогенного воздействия. Выявить основные природные факторы, определяющие специфику развития антропогенных процессов и их последствий для сообществ фитоперифитона.

Оценить влияние природных и антропогенных факторов на формирование структуры и функционирование сообществ фитоперифитона.

Личный вклад автора заключается в обосновании темы, определении цели и задач исследования, выборе методов сбора и анализа материалов, организации и проведении полевых, камеральных и лабораторных работ. Обобщение и интерпретация представленных в диссертации данных выполнена лично автором. Основу работы составляют материалы 30-летних исследований автора.

#### Основные защищаемые положения.

Альгоценозы перифитона играют важную средообразующую роль в экосистеме малых рек и представляют собой целостную биологическую систему, в которой видовое разнообразие, структурные и функциональные характеристики тесно взаимосвязаны и находятся в непрерывной зависимости от изменяющихся экологических условий.

Структура фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии, отражает ландшафтно-климатические особенности региона, определяющее значение, среди которых имеют озерность и заболоченность водосборов.

Особенностью фитоперифитона антропогенно-преобразованных экосистем исследованных рек являются локальные изменения в структуре и продукционных характеристиках сообществ, связанные со снижением роли некоторых типичных прикрепленных видов, при сохранении основных параметров аборигенной фракции альгофлоры.

#### Научная новизна.

Оригинальность работы, прежде всего, заключается в сравнительном анализе влияния большого количества факторов внешней среды и нескольких видов антропогенных процессов на формирование структуры фитоперифитона в 66 реках Восточной Фенноскандии расположенных на обширной территории от Северного побережья Ладожского озера до Баренцева моря. Проанализировано большое количество флористических и структурных характеристик сообществ прикрепленных водорослей для оценки роли биотопа.

Впервые, применительно к водоемам Восточной Фенноскандии, разработана методика сбора данных для мониторинга и проведены исследования динамики перифитона в реках. Выполнено сравнение различных методов исследования перифитона и дана оценка правомерности их использования.

Впервые дана детальная характеристика фитоперифитона многочисленных рек Восточной Фенноскандии, расположенных на территории России и Финляндии. Проведен сравнительный таксономический и эколого-географический анализ альгофлоры исследованных рек. Оценены уровень биомассы и первичной продукции фитоперифитона.

В работе представлены оригинальные данные, характеризующие направленность и скорость формирования фитоперифитона в экосистемах малых рек. Приведена характеристика их пространственной и сезонной динамики. Дана оценка роли природных условий в водотоках на развитие антропогенных процессов и их влияние на структуру фитоперифитона.

### **Практическое значение**

Разработанные автором методологические подходы и конкретные методики исследования перифитона могут быть использованы для мониторинга процессов антропогенного евтрофирования и загрязнения не только в реках Восточной Фенноскандии, но и в других регионах.

Полученные данные могут быть использованы для классификации и районирования малых рек. Изучение зонально-региональной специфики антропогенной трансформации альгоценозов в малых реках важно для оценки их современного состояния и выявления тенденций развития альгофлоры конкретных территорий, решения региональных проблем экологии, охраны природы, организации экологического мониторинга. Актуальность подобных исследований связана с решением вопросов сохранения биологического разнообразия Восточной Фенноскандии.

Результаты исследований по влиянию форелевых ферм, стоков Костомукшского ГОКа и урбанизации водосборов на озёрно-речные системы использованы для экспертной оценки на других водотоках, а полученные закономерности взаимоотношения между фито- и зоо компонентами - перифитона для оценки кормовой базы в рыбохозяйственной практике.

Материалы диссертации учитывались при подготовке экологического обоснования по организации национальных парков «Калевальский», «Койтойоки» и «Тулос», ландшафтных заказников «Толвярви» и «Сыроватка».

**Теоретическая значимость работы.** Теоретические положения и выводы могут быть использованы для разработки целостной теории структуры и функционирования водных экосистем, а также при создании научных основ мониторинга и прогнозирования антропогенных нагрузок на экосистемы малых рек. Они позволяют расширить представление о составе и экологии водорослей перифитона в реках боральной зоны.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации были представлены и обсуждались на: V, VI, VII, VIII съездах Всесоюзного Гидробиологического Общества (Тольятти, 1986; Мурманск, 1991; Казань, 1996, Калининград, 2001), на Первом Всесоюзном альгологическом

съезде (Черкасы, 1987); на Втором съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998); на сессиях по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера» (Петрозаводск, 1991, 1995); на научных конференциях по изучению и освоению водоёмов Прибалтики и Белоруссии (Петрозаводск, 1991); «Эколого-физиологические исследования водорослей» (Борок, 1996, 2000); на международных семинарах, конференциях и конгрессах «Перифитон континентальных вод» (Тюмень, 2003); 10<sup>th</sup> International Diatom Symposium (Йоенсуу, 1990); 2<sup>nd</sup> - 4<sup>th</sup> Lake Ladoga Symposium (Йоенсуу, 1996; Петрозаводск, 2000, Новгород, 2004); Fish and Land-Inland Ecotones (Закопане, 1996); Climate and water (Хельсинки, 1998); 27<sup>th</sup> и 28<sup>th</sup> Congress of Applied and Theoretical Limnology (Дублин, 1998, Мельбурн, 2002); XXI International Conference of Phycological Section of the Polish Botanical Society (Сосновка Горна, 2002), Use algae for monitoring rivers IV, V (Дарам, 2000; Краков, 2003); на научных семинарах Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН г. Санкт-Петербург и на заседаниях Ученого совета Института биологии Кар НЦ РАН (г. Петрозаводск).

Исходные материалы. Основу диссертационной работы составляют материалы 30 - летних (1975 -2004 гг.) исследований автора на 66 реках Восточной Финноскандии. Тема диссертации выполнялась в соответствии с планами НИР Института биологии КарНЦ РАН (№№ госрегистрации тем: 01.850078089, 01.9.00063686, 01.9.60000639, 01.20.00025371) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№№ грантов: 93-04-20896, 99-04-48734, 00-04-48668), Совета Министров Северных Стран, Министерства науки, образования и технологий РФ, а также ФЦНТП «Биоразнообразии» (№ гранта 01.9.40004188).

Результаты исследований использовались в ходе реализации международных проектов с научно-исследовательскими институтами Финляндии («Оценка состояния озёрных и речных экосистем Европейского Севера России и Финляндии», 1986-1998 гг.; «Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Республики Карелия», 1997-2002 гг.; «Использование водорослей для оценки состояния рек Восточной Финноскандии», с 2001 г.) и Польши («Водорослевые сообщества в реках бореальной зоны восточной Европы - структура, функционирование и использование в системе мониторинга в различных географических зонах», с 2002 г.), а также хозяйственных тем с ПИПРО (г. Мурманск), ГОСНИОРХом, (г. Санкт-Петербург), Мини-

стерством экологии Республики Карелия, Карелрыбводоом, Карелрыбпромом, форелевой фермой «Кулмуksа» и Костомукшским ГОКом.

Публикации. Основные материалы диссертации опубликованы в пяти монографиях (4 -коллективные) и 130 печатных работах.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Она изложена на 260 страницах и содержит 74 рисунка и 37 таблиц. Список литературы включает 496 источников.

## ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили результаты полевых наблюдений и экспериментов автора, проведенных в период с 1975 по 2004 год.

Количественные и качественные пробы фитоперифитона собраны на 66 реках Восточной Фенноскандии, расположенных на территории России и Финляндии от северного побережья Ладожского озера до побережья Баренцева моря. На всех реках исследования проводились в период летней межени (конец июля - начало сентября), на реках Пяльма, Кумса, и Сяпса - в период открытой воды (апрель - октябрь), а на Лижме и Лососинке - круглогодично.

На основе анализа литературы и собственных исследований разработана модификация методов сбора и обработки водорослей (Комулайнен и др., 1989; Комулайнен, 2003). Пробы перифитона отбирались с воздушно-водных (*Phragmites australis*, *Equisetum jilwiatile*, *Carex spp.*) и погруженных (*Fontinalis spp.*, *Hydrohypnum spp.*, *Potamogeton spp.*, *Batrachium spp.*, *Myriophyllum spp.*) макрофитов, а также с древесины и камней.

Обилие нитчатых и колониальных форм оценивалось путем подсчета клеток в камере Богорова, а при массовом развитии прямым взвешиванием. Численность одноклеточных водорослей определялась по методике, принятой при изучении фитопланктона. Пробу доводили до требуемого объема и просчитывали в камере Нажотта ( $V = 0.02 \text{ см}^3$ ). Биомасса определялась расчетным способом, принимая, что 109 мкм<sup>3</sup> соответствует 1 мг сырой биомассы, а калорийность - 1,0 кал (Гусева, 1956; Методические рекомендации по сбору и обработке материалов ..., 1981). Объем клеток вычисляли по таблицам Г. В. Кузьмина (1984).

Содержание хлорофилла определяли по стандартной спектрофотометрической методике в смешанном ацетоновом экстракте. Взвесь фильтровали через фильтр «Сынпор» N-2. Расчет вели по формуле, предложенной рабочей группой ЮНЕСКО (SCOR-UNESCO, 1966). Интенсивность фотосинтеза определяли методом склянок в кислородной



модификации (Винберг, 1960). Использовались склянки объемом 100-1000 мл, а для экспонирования сосудов - приспособления различной конструкции (Комулайнен, Смирнов, 1980, 1985). При расчете чистую продукцию принимали равной 80% от валовой и выражали в органическом углероде, умножая на коэффициент 0,3 (Винберг, 1960), а биомассу (в органическом углероде) - 10% от сырой биомассы.

При изучении скорости формирования сообществ применяли «экспериментальные» субстраты: стекло, пленку ФУМ, пластик, кирпич, предварительно очищенные камни, макрофиты, древесину.

Индексы сапробности рассчитывали с помощью программы «OMNIDIA» (Lecoince et al, 1993), позволяющей одновременно определять 11 индексов, среди которых мы отдавали предпочтение трофическому диатомовому индексу - TDI (Kelly, Whitton, 1995), который дает наилучшие результаты при слабом и умеренном загрязнении (Eloranta, 1999).

Сравнительный анализ состава перифитона отдельных рек и их участков выполнен на основе материалов полученных при обработке количественных проб. Для общей характеристики альгофлоры использованы и данные качественных сборов.

Для выявления роли таксонов вычислялись: частота встречаемости, частота и порядок доминирования, относительное обилие видов. Доминирующими считали виды с относительным обилием >1,0% по биомассе или численности в перифитоне конкретной реки. Оценки разнообразия выполнена с использованием индекса Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1963), а доминирования - индекс Симпсона (Simpson, 1949). Статистический анализ проводился с использованием пакетов программ Exel, Statgraf, Statistica, Quattro Pro. При кластерном анализе группирование рек и отдельных станций осуществлялось на основе рассчитанных индексов при помощи алгоритма Евклидовой дистанции.

## **ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА**

Территория, на которой проводились наши исследования, включает Кольский полуостров, Карелию, северное Приладожье и финскую Лапландию. Она занимает площадь около 500 тыс. км<sup>2</sup>. Климат морской и переходный к континентальному, с прохладным летом, длинной, сравнительно теплой осенью, довольно мягкой зимой и поздней холодной весной.

Для региона характерна крайняя неустойчивость природных явлений, их частые и быстрые изменения. Вытянутость территории в меридиональном направлении (приблизительно от 61° до 70° с. ш.) более чем

на 1000 км и связанное с ним широтное изменение суммарной солнечной радиации обуславливают климатические особенности отдельных районов. Годовая продолжительность солнечного сияния составляет 1200 часов на побережье Баренцева моря, 1630 - 1570 часов на юге Кольского полуострова и 1670 часов на юге Карелии, увеличиваясь на побережье крупных озер (Онежского и Ладожского) до 1700 часов. Среднегодовая температура в бассейнах рек Тено и Утсойоки составляет  $-2,0^{\circ}\text{C}$ , на территории Кольского полуострова:  $+1^{\circ}\text{C}$  на побережье Баренцева и Белого морей и достигает  $+4^{\circ}\text{C}$  в Приладожье.

Водные системы принадлежат двум основным бассейнам - Атлантического и Северного Ледовитого океана. Общая протяженность рек около 300 тыс. км. Густота гидрографической сети составляет  $0,6 \text{ км/км}^2$ . Преобладают водотоки длиной менее 10 км. Рек, имеющих длину более 100 км - всего 92, и более 300 км - 6. Большое количество озер обуславливает здесь сравнительно высокий процент озерности речных бассейнов (в среднем более 10%). Многие реки следует рассматривать как озерно-речные системы. Они состоят из чередующихся, озер и коротких речных участков, причем у некоторых рек протяженность озер превосходит длину речных участков. Продольный профиль рек носит ступенчатый характер, представляющий собой ряд порожи-стых участков с сосредоточенным падением, чередующихся с плесами, озерами и озеровидными расширениями. Порожистые участки мелководные, как правило, неширокие, со скоростями течения, 2-3 м/с, а иногда и более. Плесовые участки, часто переходящие в проточные озера, имеют большую ширину и глубину, скорость течения в межень порядка  $0,1-0,15 \text{ м/с}$ .

В годовом ходе уровня воды четко выражены четыре фазы: весеннее половодье, летняя межень, осенне-зимний период и зимняя межень. Эти фазы наиболее четко выражены на реках с малой озерностью. Средняя многолетняя температура воды за самый теплый месяц (июль) составляет для рек северного побережья Кольского полуострова  $12-13^{\circ}\text{C}$  (макс.  $17-19^{\circ}\text{C}$ ), а для южного  $16-17^{\circ}\text{C}$  (макс. чуть более  $20^{\circ}\text{C}$ ). В Карелии она колеблется от  $16$  до  $21^{\circ}\text{C}$ , при максимуме  $25-28,6^{\circ}\text{C}$ .

Химический состав вод исследованных рек формируется в условиях труднорастворимых коренных пород Балтийского кристаллического щита, хорошо промытых четвертичных отложений и высокой заболоченности территории. Поэтому воды на заболоченных водосборах характеризуются очень малой минерализацией, высокой окисляемостью и цветностью. По уровню минерализации поверхностные воды Восточной Фенноскандии относятся к ультрапресным

( $\Sigma n < 100$  мг/л). Общекислотная агрессивность для поверхностных вод не свойственна, так как, по имеющимся данным, величина рН ниже 5,9 в воде рек наблюдается крайне редко.

По своим природным показателям поверхностные воды исследованной территории в большинстве своем носят олиготрофный характер. Содержание всех форм азотистых соединений в водах рек невысоко и не имеет сколько-нибудь заметного значения. Содержание фосфатов варьирует от 0,005 до 0,140 мгР/л в реках Приладожья, от 0,002 до 0,040 мгР/л в реках Карелии и от 0,000 до 0,097 мгР/л в реках Кольского полуострова и финской Лапландии. Содержание органического вещества в поверхностных водах региона характеризуется заметными колебаниями - от очень низкого (в ультраолигогуменных,  $ПО < 3$  мгО<sub>2</sub>/л) до очень высокого (в полигуменных,  $ПО > 30$  мгО<sub>2</sub>/л). Аналогично цветности меняется и величина окисляемости: перманганатной от 2 до 20 мгО<sub>2</sub>/л и бихроматной от 6 до 65 мгО<sub>2</sub>/л в среднем по региону. Содержание тяжелых металлов в водах рек исследованной территории не высоко.

### ГЛАВА 3. СТРУКТУРА ФИТОПЕРИФИТОНА ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

#### 3.1. Таксономический состав

В перифитоне 66 исследованных рек определено 648 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к 130 родам, 66 семействам, 24 порядкам и 9 отделам (табл. 1).

Таблица 1

Таксономическая структура и пропорции компонентов альгофлоры перифитона исследованных рек (по качественным пробам)

Отделы	Ord.	Fin.	Gn.	Spp.	Gn./Fm.	Spp./Fm.	Gn./Fm.
Raphidophyta	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0
Euglenophyta	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0
Cyanophyta	7	23	34	124	1,5	5,4	3,6
Chrysophyta	1	2	2	5	1,0	2,5	2,5
Dinophyta	1	1	2	2	2,0	2,0	1,0
Bacillariophyta	6	17	44	386	2,6	22,7	8,8
Chlorophyta	6	16	37	121	2,3	7,6	3,3
Xanthophyta	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0
Rhodophyta	2	4	6	7	1,5	1,8	1,2
Альгофлора в целом	26	66	128	648	1,9	9,8	5,1

Примечание: Ord - порядки; Fm - семейства; Gn - роды; Spp - виды.

Таксономический состав количественных проб менее разнообразен и включает только 525 видов, при этом надвидовая структура в целом сохраняется без изменения: 23 порядка, 63 семейства и 118 родов.

Основу списка (>90 %) во всех исследованных реках составляют диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. Судя по литературным данным, преобладание этих групп водорослей отражает специфику фитоперифитона и других речных систем бореальной и субарктической зон.

### **3.2. Эколого-географическая характеристика фитоперифитона**

Большая часть видов (46,5 %) — евперифитонные формы. Они формируют структуру группировок фитоперифитона во всех исследованных водотоках, составляя от 31,8 до 92,8 % от общего числа встреченных видов и от 52,5 до 99,5 % от суммарной численности.

Положение на шкале галобности известно для 373 таксонов водорослей, подавляющее большинство которых относится к олигогалобам. Среди них преобладают индифференты (ind), составляющие от 25 до 85,7 % от общего числа видов, определенных в перифитоне рек. Галофилы (gl) и галофобы (gb) значительно менее разнообразны, соответственно 12,1 и 11,8 % от общего числа таксонов. Наиболее характерными галофобными видами, предпочитающими очень низкую минерализацию (до 0,02 г/л), являются *Tabellaria fenestrata* и *T. flocculosa*. Среди индикаторов pH среды в перифитоне также преобладают индифференты (ind) — 61,1 % таксонов. Алкалофилы (al) и ацидофилы (az) составляют соответственно 22,2 и 16,7 %.

Основу альгофлоры перифитона исследованных рек формируют широко распространенные виды и космополиты (C) — 50,7 % таксонов; 34,9 % — бореальные (B) и 14,4 % — арктоальпийские (Aa) виды.

### **3.3. Структура биомассы и продукция фитоперифитона в исследованных реках**

В исследованных река Восточной Фенноскандии несмотря на изменения в таксономической и экологической структуре фитоперифитона при продвижении с юга на север и на "жесткие" гидрологические условия, в которых формируется фитоперифитон, высокая активность водорослей позволяет группировкам достигать высокого уровня биомассы и первичной продукции. Размах колебаний численности водорослей в конце биологического лета (июль—август) достигал в исследованных реках нескольких порядков - от  $0,1 \times 10^4$  до  $6800 \times 10^4$  кл/см<sup>2</sup>, а биомасса изменялась от 0,03 до 34,4 мг/см<sup>2</sup> субстрата. Однако в целом во всех исследованных реках в конце биологического лета отмечены достаточные близкие средние значения биомассы. Это указывает на наличие в

реках сходных условий для формирования и развития фитоперифитона, хотя отмечена тенденция снижения максимальных значений биомассы в реках северной Карелии и Кольского полуострова, а также в ряде рек с высокой цветностью.

Интенсивность фотосинтеза водорослевых сообществ колебалась от 1,7 до 8176,9 мгС<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> и также как и биомасса была наибольшей для обрастания камней (табл. 2).

Таблица. 2

Максимальные (Max), минимальные (Min), средние значения (M) и медианы (Me) для биомассы водорослевого компонента (BAlg), хлорофилла (Хл) и первичной продукции (PP).

Переменная	Max	Min	M	Me
BAlg, г/м <sup>2</sup>	324,3	0,30	27,4	12,0
Хл, г/м <sup>2</sup>	1,6	0,0002	0,9	0,3
САЧ, мгС <sub>2</sub> /мг Хл а	78,8	0,6	11,3	4,8
PP, мг С <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> субстрата/сутки	8176,9,3	1,7	99,4	71,1
P/B	1,7	0,03	0,4	0,2

### 3.4. Доминирующий комплекс видов

Основа фитоперифитона в исследованных реках сформирована относительно небольшим количеством видов. Своеобразие структуры водорослевых обрастаний заключается в том, что они образованы видами, заметно различающимися по размеру: от нескольких микрон до нескольких сантиметров. Поэтому списки видов, доминирующих по численности и биомассе, заметно различаются. К видам, доминирующим по численности, отнесено 149 видов, или 28,0%, из определенных в количественных пробах. Однако реально структуру фитоперифитона в реках определяет еще более ограниченное число видов, которые образуют более 10 % от суммарной численности и биомассы группировок фитоперифитона, формируемых в конкретных реках.

В исследованных водотоках доминирующие комплексы включают от 5 до 20 таксонов, т. е. не более 15 % от выявленного видового состава и всего около 7% видов достигают относительного обилия 10%. В то же время, подавляющее большинство водорослей, определенных в перифитоне, — единичные формы с низкими показателями численности. При этом 187 видов, или 35,6%, были зарегистрированы только на одной и 76, или 14,5 %, на двух станциях. Это, главным образом, бентосные и планктонные виды. Кроме того, ограниченное распространение имеют многие арктоальпийские виды.

Систематическая и ценотическая структуры доминирующего комплекса видов несколько отличаются от структуры альгофлоры в целом.

В доминирующем комплексе по численности разнообразнее представлены синезеленые и красные водоросли, а в формировании биомассы более заметна роль зеленых, главным образом, нитчатых водорослей. Несмотря на это, диатомовые водоросли, которые являются флористически самой разнообразной группой, и постоянно преобладают количественно, сохраняют свою руководящую роль в формировании структуры группировок фитоперифитона. Поэтому, при кластерном анализе, когда используются данные о численности таксонов, объединяются реки, имеющие в первую очередь сходный состав диатомового комплекса видов.

Биомасса фитоперифитона в исследованных реках сформирована в первую очередь видами с нитчатой структурой таллома и практически его структуру в период летней межени определяют 15-20 видов, с относительным обилием более 10%, которые формируют от 20 до 80% суммарной биомассы. Это *Ulothrix zonata*, *Bulbochaete* spp., *Oedogonium* spp., *Spirogyra* spp., *Zygnema* spp. и *Mougeotia* spp., имеющие встречаемость от 37 до 72 %.

#### **ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОПЕРИФИТОНА**

Интегральное влияние экологических факторов в гетерогенных условиях речных экосистем определяет более сложную модель динамики альгоценозов обрастаний в сравнении с фитопланктоном. Объяснение происходящих процессов возможно только при одновременном комбинированном использовании концепций речного континуума (Vannote *et al*, 1980), динамики пятен (Pringle *et al*, 1988) и теории разрушений (Богатое, 1993; Lachman *et al*, 1992; Peterson, 1996 a, b). Необходимо также учитывать специфичность перифитона как пограничного сообщества, формирующегося на границе двух, а иногда и трех сред (Чернов, 1946 a; Wetzel, 1979, Протасов, 1984; Naiman *et al*, 1988).

Особенность логических систем заключается в том, что здесь, кроме временной, наблюдается и пространственная сукцессия, заключающаяся в способности биоценозов верховий влиять на структуру таковых, расположенных в нижнем течении.

##### **4.1. Пространственная динамика**

Пространственная неоднородность фитоперифитона обнаруживается при анализе структуры группировок на разных уровнях.

#### 4.1.1. Зональные особенности фитоперифитона

Зональные особенности фитоперифитона связаны с различиями климата, определяющими продолжительность периода вегетации. Неоднородность климатического режима на исследованной территории определяет одновременное присутствие в альгофлоре широко распространенных эвритермных видов, характерных для таежной зоны, stenotherмных реофилов альпийского происхождения и бореального комплекса, типичного для заболоченных территорий. На фоне общего доминирования диатомей отмечено постепенное повышение к югу видового богатства альгофлоры. В составе альгофлоры перифитона в реках Карелии появляются эвгленовые, перидеи и харовые водоросли, отсутствующие в альгофлоре рек Кольского полуострова. Наблюдается замещение в альгоценозах нитчатых зигнемовых водорослей хетофоровыми. В результате таксономическая однородность альгофлоры к югу заметно снижается и менее выраженной становится роль небольшого числа ведущих семейств, на долю которых в реках Кольского полуострова приходится более 70% видов.

Постоянные\* в течение всего сезона (май-сентябрь) для альгоценозов обростаний рек побережья Баренцева моря stenotherмные реофилы арктоальпийского происхождения *Diatoma elongation*, *Ceratoneis arcs*, *Eunotiapraerupta*, *E. fallax* v. *gracihntna*, *E. sudetica*, *Cymbella stuxbergi*, *Gomphonema olivaceum*, *Didymosphema geminata*, *Lemanea fluviatilis* в реках юга Карелии и Ленинградской области встречаются только весной, либо спорадически присутствуют в реках в местах поступления родниковых вод, кроме того, их обилие возрастает в холодные многоводные годы.

При оценке «географических» особенностей альгофлоры используется отношение Cyanophyta/Chlorophyta (Гецен, 1985). Для обсуждаемой альгофлоры оно составляет 1,02:1,00, что близко к результатам, полученным для донных альгоценозов верховьев Енисея (Левадная, 1986) и малых рек бореальной и субальпийской зоны (Кавецка, 1971; Johansson, 1982; Потапова, 1993), и заметно отличается от соотношений, характерных для фитопланктона рек (Ермолаев, 1981; Вислянская, 1990) и перифитона озер (Рычкова, 1977, 1986, 1987; Гецен, 1985; Станиславская, 1995; Анохина, 1998).

Показательным является также отношение числа таксонов в порядках Nostocales и Oscillatoriales. В перифитоне исследованных рек преобладают ностоковые водоросли, ценозообразующая роль которых возрастает в водотоках Северной Карелии и Кольского полуострова. На северное положение рек указывают также набор и порядок расположения семейств. Самое высокое положение

расположения семейств. Самое высокое положение занимают семейства, видовое разнообразие которых отражает голарктические черты флор северного полушария: Naviculaceae и Desmidiaceae. Характерным, как и для других водоемов Европейского Севера, является высокое положение семейств Fragilariaceae и Eunotiaceae.

Сравнительная оценка роли отдельных родов в формировании таксономического разнообразия фитоперифитона показала, что оно определяется в первую очередь родами, в которых преобладают типичные прикрепленные формы. Наблюдается также свойственное северным флорам преобладание числа родов с одним таксоном и значительная роль одновидовых семейств. Сокращение числа видов в семействах и родах объясняется низкой минерализацией поверхностных вод.

К югу увеличивается формирующая роль широкораспространенных видов и снижается разнообразие арктоальпийских видов. Ростом продуктивности проточных озер и обилием органики в донных биоценозах объясняется увеличение в водотоках южной Карелии обилия и разнообразия аллохтонных (планктонных и донных) комплексов. В первую очередь это виды, вызывающие цветение водоемов, вынос которых в реки и последующее осаждение приводят к заметным структурным перестройкам в альгоценозах перифитона.

Распространение болот и расположение дистрофных озер не связано с конкретными ландшафтными и климатическими зонами, а, следовательно, их влияние на структуру альгофлоры азонально. Ацидофильные и галофобные, виды, доминирующие в таких водоемах, несмотря на высокую экологическую специализацию, в большинстве своем являются широкораспространенными и космополитами. Альгофлора рек с высокой заболоченностью, особенно в многоводные годы, отличается разнообразием независимо от широты.

Сравнительный анализ зональных изменений биомассы и продукции также не позволил выявить какой-либо строгой зависимости. Снижение средних значений биомассы в центральной зоне исследованной территории связано с тем, что здесь располагается Прибеломорская низменность, характеризующаяся значительной заболоченностью. Высокая заболоченность водосборов и, связанная с этим повышенная цветность воды, приводит к снижению биомассы.

#### *4.1.2. Региональные особенности фитоперифитона*

Региональный уровень различий наблюдается при сравнении структуры перифитона в реках, относящихся к одной климатической зоне, но отличающихся морфометрией и сложностью водосборов.



Например, достаточно специфическим на фоне характерного для альгофлоры Южной Карелии широкого распространения индифферентных и галофобных форм, является доминирование в фитоперифитоне некоторых рек Заонежья (Падме, Калей) галофильных видов. Здесь на их долю приходится до 60% от суммарной численности. Это объясняется тем, что водоемы Заонежского полуострова представляют собой особый гидрохимический тип вод. Его основной особенностью является повышенная ( $>100$  мг/л), по карельским меркам, минерализация вод, что связано с распространением карбонатных пород. В исследованных реках Заонежского полуострова в составе альгоценозов перифитона постоянна *Cladophora glomerata*, снижается обилие *Tabellaria flocculosa*, *Frustulia rhomboides*, видов рода *Eunotia* и некоторых других таксонов, характерных для рек с высокой цветностью воды.

Особенность гидрохимии рек Карельского побережья Белого моря - очень высокое, даже для Карелии, содержание органических веществ природного происхождения (фулевые и гуминовые кислоты). Цветность достигает  $630^\circ$ , а перманганатная окисляемость -  $39$  мгО<sub>2</sub>/л. В этих условиях выделяются две группы рек, отличие структуры фитоперифитона в которых определяется озерностью водосборов. Хотя планктонные и донные формы не играют большой роли в формировании суммарной биомассы фитоперифитона, их постоянное присутствие определяет физиономическую специфичность альгоценозов обрастающих.

Озера играют заметную роль в формировании структуры гидробиоценозов отдельных рек через регулирование термического и водного режима, одновременно являясь источником видов-иммигрантов. Отмечено увеличение планктонных и донных форм в альгоценозах перифитона в реках с более сложной структурой: озерностью, числом притоков, частотой чередования плесовых и порожистых участков.

#### 4.1.3. Биотопические особенности фитоперифитона

Руслу исследованных рек представляют собой мозаику разнообразных местообитаний, формируемых взаимодействием между субстратом и течением. В первую очередь, выявляется специфичность структуры фитоперифитона на порожистых и плесовых участках. Как правило, максимальное видовое богатство наблюдается на порогах, для которых характерно разнообразие местообитаний.

В то же время в обогащенных биогенами водотоках (реки Сяпса, Хиитоланйоки, Тохмаййоки) максимальные значения биомассы отмечены на плесах и перекатах с невысокой скоростью течения, где доминируют нитчатые водоросли (*Spirogyra*, *Osallatoria*, *Phormidium*).

Особенность лотических систем - их ориентированность в пространстве. Взаимодействие относительно изолированных сообществ в пределах реки создает внутреннюю организованность речной системы, проявляющуюся в формировании «*речного континуума*» (Vannote *et al*, 1980). Для таких рек изменение альгофлоры связано с уменьшением падения, изменением «*геометрии русла*» и увеличением освоенности водосбора вниз по течению. Средние значения биомассы фитоперифитона при таких условиях увеличиваются от верховьев к среднему течению и вновь уменьшаются в нижнем течении. Вниз по течению с ростом трофности повышается обилие требовательных к концентрации биогенов водорослей, отмечается снижение/Видового богатства и разнообразия.

Эти изменения часто определяются как «*продольная сукцессия*». Действительно, как показали наши наблюдения, изменения таксономического состава от истока к устью сходны с сезонной динамикой видового состава. Отмечены различия в видовом составе и на других уровнях таксономического анализа. Водоросли порядка Araphales, как правило, более разнообразны в верховьях рек. Порядок Raphales слагается из разных в экологическом отношении видов: обрастателей (роды *Cymbella*, *Gomphonema*), и свободно передвигающихся (роды *Navicula*, *Pinnularia*). Первые равномерно распределены вдоль реки, а вторые достигают максимального обилия в нижнем течении, где также более обычны центрические диатомеи.

Изменения видового состава сопровождаются изменениями параметров, характеризующих плотность развития фитоперифитона. Часто они более непредсказуемы, либо на достаточно большом протяжении реки отмечены участки с высокими ( $> 300 \text{ г/м}^2$ ) биомассами дискретных группировок фитоперифитона.

В большинстве исследованных нами рек «классический» континуум оказывается, кроме того, нарушенным из-за наличия проточных озер. Практически каждый ограниченный озерами водоток представляет собой самостоятельную реку, имеющую собственные исток и устье. Количество, морфометрия и трофность озер изменяют структуру и обилие аллохтонной альгофлоры, что, в свою очередь, и сказывается на направленности сезонной сукцессии. При высокой трофности озера из которого вытекает река, наблюдается модель континуума, обратная «*классической*».

Особый интерес при анализе пространственной динамики перифитона в пределах реки, безусловно, представляет зона, сочетающая лотические и лентические условия, где в перифитоне увеличивается обилие

аллохтонных форм, активно или пассивно мигрирующих из смежных планктонных и донных биоценозов. Состав аллохтонной альгофлоры определяется морфометрией и трофностью выше расположенных участков и обилием потенциальных эмигрантов. Наиболее часто среди аллохтонных форм доминируют *Aulacosira* spp., *Melosira* spp, *Fragilaria* spp. и *Tabellana fenestrata*. Особенно существенное влияние на формирование перифитона оказывают планктонные золотистые (*Dinobryon* spp.), зеленые (*Palmodictyon viride*, *Hyalotheca mucosa*) и синезеленые (*Gloeotnchia echinulata*, *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* spp., *Woronichinia naegeliana*) водоросли, т. е. виды, вызывающие цветение.

Структурные изменения, связанные с увеличением численности планктонных форм в перифитоне, сопровождаются значительным увеличением (на 1-2 порядка) плотности альгоценозов. В конце биологического лета на долю планктонных водорослей, вызывающих цветение, приходится до 80 % органического вещества, накапливаемого в перифитоне.

Миграция большого количества водорослей из одного сообщества в другое усиливает природную мозаичность, типичную для альгоценозов в озерно-речных системах. Разнообразие альгоценозов формируется благодаря включению в них новых таксонов. Чередование речных и озерных участков, характерное для гидрографической сети Европейского Севера России, объясняет присутствие в альгоценозах наряду с типичными формами случайных, некоторые из которых доминируют в несвойственных экотопах.

Одновременное исследование структуры фитопланктона, микрофитобентоса и фитоперифитона позволило не только оценить особенности формирования их структуры, но и проанализировать характер взаимовлияния сообществ. Для группировок эпифитона и эпилитона обычным является разнообразие и доминирование планктонных видов. Биомасса фитоперифитона увеличивалась по направлению от истока каждого речного участка к устью, достигая 230 г/м<sup>2</sup> для эпилитона и 29 г/м<sup>2</sup> для эпифитона. Истинно планктонные формы составляют до 10% от суммарной биомассы в альгоценозах перифитона. Минимальная плотность, видовое богатство и разнообразие речного фитопланктона большую часть года наблюдается в истоке из озер, особенно глубоких олиготрофных. Увеличение биомассы на собственно речных участках происходит за счет прикрепленных форм мигрирующих из перифитона. Массовыми среди них были *Achnanthes minutissima* и *Tabellana flocculosa*.

#### 4.1.4. Особенности структуры фитоперифитона, связанные с микрорежимом

Микромасштабная специфичность альгоценозов определяется гетерогенностью альгоценозов в пределах отдельных биотопов и отмечена нами не только на естественных, имеющих гетерогенную поверхность, субстратах, но и на различно ориентированных поверхностях искусственных субстратов и даже отдельных их участках. Например, стебельковые диатомеи (*Gomphonema*) предпочитают верхнюю поверхность стабильных субстратов, а стелющиеся формы (*Cocconeis*, *Cymbella*) концентрируются в углублениях и трещинах.

В первую очередь, таксономическое разнообразие фитоперифитона зависит от качества поверхности субстрата. Шероховатость субстрата позволяет водорослям не только быстрее его колонизировать, но и противостоять высокому течению. Как правило, микромасштабная пространственная неоднородность фитоперифитона связана с формированием пограничных (экотонных) сообществ. Простейшие пограничные биоценозы формируются на поверхности каждого отдельного субстрата. Фитоперифитон представляет собой структурированное сообщество, в котором в каждый ярус входят водоросли определенной морфологии. Базальный слой составляют бесстебельковые (*Ceratoneis* spp, *Cocconeis* spp, *Achnanthes* spp, *Amphora* spp), средний длинностебельковые (*Gomphonema* spp), а также живущие в слизистых трубочках (*Cymbella* spp), верхний - цепочковидные колонии (*Diatoma* spp, *Fragilaria* spp, *Melosira* spp).

Чрезмерная турбулентия над верхней поверхностью субстрата при скоростях течения больше 0,4 м/с оказывает деструктивное влияние на формирование перифитона. В то же время ежегодное развитие одного и того же видового состава фитоперифитона в этой зоне и постоянство направленности сезонной сукцессии не позволяют говорить о несбалансированности формирующихся здесь биоценозов. Причем в конце биологического лета, в период межени, самые высокие значения биомассы были зарегистрированы именно в этой «брызговой», или «амфибиотической», где доминировали синезеленые водоросли *Stigonema* spp, *Nostoc* spp, *Tolypothrix* spp, *Calothrix* spp, способные сопротивляться эрозии и периодическому обсыханию субстрата, и зеленые водоросли, встречающихся на границе субстрата и атмосферы (*Ulothrix zonata*). В этих условиях пограничный слой приобретает новые свойства. Отмечено, что доминирование синезеленых и красных водорослей приводит к увеличению видового разнообразия, а при массовом развитии зеленых нитчатых водорослей оно снижается.

С увеличением глубины и уменьшением турбулентции возрастает количество осаждающегося на поверхности минерального и органического вещества. Это облегчает если не колонизацию, то пассивное осаждение клеток водорослей. Одновременно из-за недостатка света снижается их функциональная активность. Большинство водорослей, встречаемых в этих условиях, это подвижные формы типа *Navicula*.

#### 4.2. Временная динамика

Краткосрочные изменения в структуре фитоперифитона обнаруживаются при заселении искусственных субстратов и при восстановлении разрушенных сообществ. Скорость первоначальной колонизации зависит от обилия потенциальных поселенцев. Она, несомненно, изменяется в различные сезоны, хотя общая динамика процесса на начальном (2-3 недели) этапе достаточно единообразна (рис. 1).

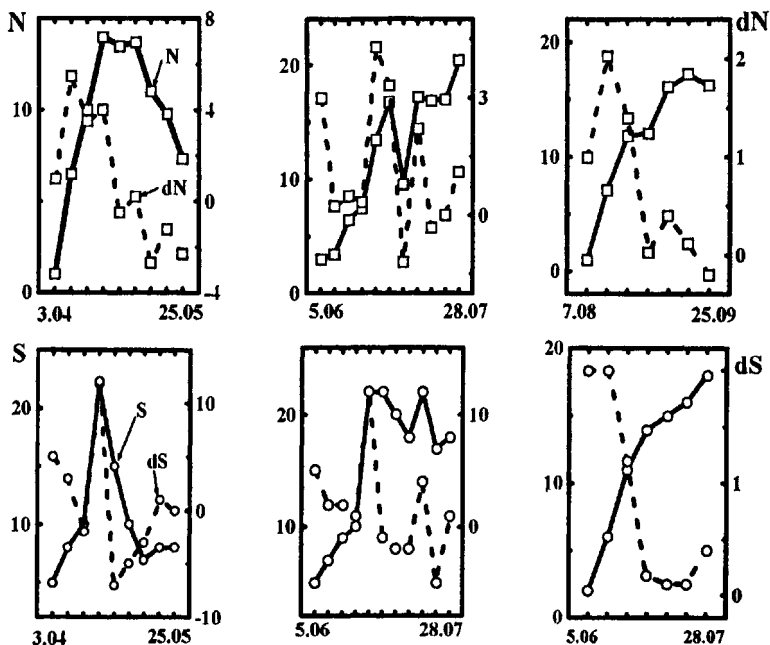


Рис. 1. Динамика числа видов и численности водорослей в перифитоне реки Лижмы; ж/д мост; скорость - 0,15 м/с; глубина - 0,2-0,4 м, валун (10 x 10 см)  
По оси ординат: верхний ряд - N,  $10^4$  кл/см<sup>2</sup> и N/сутки, нижний ряд - S, видов/5 см<sup>2</sup> и S/сутки

И только затем, в зависимости от активности разрушительных процессов, либо формирование обрастаний прекращается, как это происходит в мае из-за паводка, либо, биомасса и видовое богатство стабилизируются на некотором уровне.

В незатененных водоемах скорость колонизации определяется сезонным изменением расхода воды и температуры, отражающим климатические, геологические, топографические особенности водосбора, а также «подготовленностью» субстрата. Причем, именно для начальной стадии характерна четкая зависимость скорости прироста от экологических факторов, которая снижается после формирования достаточно плотного водорослевого мата.

Большое значение для формирования структуры альгоценозов имеет морфология клеток, а также способность к агрегированию потенциальных иммигрантов. Различия в скорости оседания отмечены даже среди видов, составляющих основу «пионерной» эпифлоры (табл. 3).

Таблица 3.

Относительная численность водорослей в планктостоеке, в эпилитоне и в обрастаниях на экспериментальных субстратах (река Лижма; глубина - 0,5 м; скорость - 0,3-0,4 м/с; экспозиция стекол с 03.04 по 28.07)

Виды	Планктон	Эпилитон	Стекла
	Mean±SD		
<i>Achnanthes</i> spp.	19,0±12,1	13,4±5,7	25,0±6,7
<i>Diatoma</i> spp.	8,9±6,7	20,6±10,2	10,5±6,9
<i>Cocconeis placentula</i>	6,8±5,1	24,5±11,3	16,7±9,4
<i>Ceratoneis arcus</i>	9,5±6,7	20,2±11,4	12,3±5,9

Эти виды легко иммигрируют, поэтому многочисленны в дрifte, хотя сезонные отличия в составе пионерной альгофлоры весьма заметны (рис. 2).

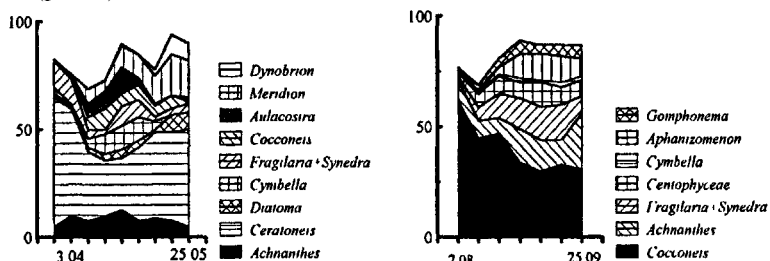


Рис. 2. Динамика видового состава фитоперифитона на экспериментальных субстратах. (Река Лижма; ж/д мост; предметные стекла; глубина - 0,3-0,5 м; скорость - 0,3-0,4 м/с. Первая проба отобрана после суточной экспозиции).

Дальнейшее формирование альгоценозов перифитона (4–6 недель), или «*поздняя сукцессия*» осуществляется быстрорастущими видами, для которых характерна высокая скорость репродукции и которые легко аккумулируются в плотных матах. В наших наблюдениях это евперифитонные диатомеи *Fragilaria*, *Synedra*, *Gomphonema* и нитчатые формы различных отделов.

Время, необходимое для достижения «*пиковой*» биомассы, которая оценивается в 300–400 мг/м<sup>2</sup> для диатомей, и в 1200 мг/м<sup>2</sup> хлорофилла *a* для нитчатых синезеленых водорослей, заметно варьирует и во многом зависит от частоты паводков. В исследованных нами реках активное формирование фитоперифитона начинается в первой декаде апреля, но уже через 2–3 недели наблюдается пик половодья, которое приводит к замедлению и прекращению роста водорослей. Достижение летне-осенних пиковых биомасс бывает трудно проследить из-за падения уровня и обсыхания экспериментальных субстратов. Поэтому в наших экспериментах по заселению водорослями различных экспериментальных субстратов количественные показатели даже после достаточно продолжительного экспонирования были далеки от максимальных, наблюдаемых на естественных субстратах.

Долгосрочная временная динамика фитоперифитона в реках представлена двумя основными моделями: относительно постоянный период низкой биомассы, характерный для мелкогалечных грунтов, особенно на затененных участках, и сезонный цикл. Постоянная низкая биомасса наблюдается в ультраолиготрофных реках с высокой частотой паводков, для высокоширотных и высокогорных водотоков и участков с сильно затененным береговой растительностью руслом.

Сезонный цикл в исследованных реках характеризуется «классической» таксономической сукцессией, для которой характерно доминирование диатомей до и после весеннего паводка, летнее доминирование по биомассе синезеленых и крупноклеточных зеленых нитчатых осенью, после чего сообщество деградирует и смывается. Отличительной особенностью таксономического состава фитоперифитона исследованных рек является постоянное присутствие планктонных форм. Поэтому и сезонная динамика обрастаний может оцениваться не только по обилию типичных евперифитонных таксонов, но и по изменению структуры аллохтонной, планктонной составляющей в альгоценозах.

Вегетационный период в реках Карелии начинается в марте-апреле на порогах, свободных ото льда, где солнечная радиация достаточна для фотосинтеза. Для исследованной территории весна является периодом наиболее заметных колебаний температуры, она ха-

рактируется значительными изменениями в скорости течения, химизме вод и уровне освещения. В это время в перифитоне доминируют холодолюбивые диатомеи *Ceratoneis arcus* и *Tabellaria fenestrata* (рис.3), характерно также обилие красной *Lemanea fluviatilis*. Одновременно с повышением температуры увеличивается количество видов и внутривидовых таксонов зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей. На участках, расположенных ниже проточных озер наблюдается массовая миграция и осаждение в перифитоне планктонной *Aulacosira islandica*, одного из самых распространенных видов в планктоне северных широт.

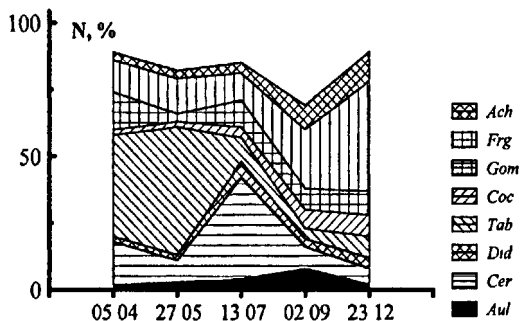


Рис. 3 Сезонная динамика диатомовых водорослей в перифитоне реки Лижмы *Ach*-*Achnanthes* spp, *Frg*-*Fragilaria* spp, *Gom*-*Gomphonema* spp, *Coc*-*Cocconeis* spp, *Tab*-*Tabellaria* spp; *Did*-*Didymosphenagemma*; *Cer*-*Ceratoneis arcus*; *Aid*-*Aulacoseira* spp

Во вторую фазу весны при температурах от +10 до +12 °C наблюдается массовое развитие более теплолюбивого комплекса диатомовых: *Fragilaria* spp, *Tabellaria* spp., которое продолжается в начале лета. Основными аллохтонными видами становятся *Asterionella formosa* и *Aulacosira italica*. Одновременно повышается обилие зеленых и синезеленых водорослей.

Летом диатомовые водоросли, как правило, занимают подчиненное положение в формировании биомассы, а структуру формируют более требовательные к свету зеленые и синезеленые водоросли, относящиеся к организмам длинного дня и интенсивно развивающиеся при круглосуточном освещении. Однако именно в это время отмечено максимальное развитие многих типичных диатомей-обратателей: *Cymbella affinis*, *C. cistula*, *C. cesatii*, *C. helvetica*, *C. ventricosa*, *Gomphonema angustata*, *G. constrictum*, *G. lanceolatum*, *G. parvulum*, *Didymosphenagemma* и других.



В конце биологического лета, при понижении температуры до +12 - + 10°C вновь наблюдается подъем продуктивности холодноводных диатомей. Среди них, как и весной, широко распространены водоросли родов *Achnanthes*, *Synedra*, *Fragilaria*, но с большим количеством видов. Из планктонных диатомей часто встречается *Aulacosira distortis*. В отличие от весны, в конце лета заметно более значительную роль играют синезеленые водоросли родов *Stigonema*, *Tolypothrix*, *Calothrix*. В этот период отмечается второй максимум в развитии красных водорослей, это главным образом, *Batrachospermum moniliforme* и *Chantransiachalybea*.

Отличительной особенностью летнего фитопланктона является развитие видов - возбудителей цветения воды из синезеленых. На речных участках, расположенных ниже эвтрофных озер, это могут быть виды родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Osallaloria*, *Gloeotrichia*, а также зеленые водоросли родов: *Sphaerocystis*, *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Oocystis*.

В позднеосенний и зимний период развитие водорослей всех отделов минимально. В эпилимнине на незамерзающих участках рек присутствуют только малочисленные диатомеи, доминирующие по числу видов, по численности и биомассе.

Как правило, при анализе видового разнообразия водорослевых сообществ в водоемах наблюдается его снижение от весны к лету и минимум осенью, то есть постепенное обеднение видового состава и возрастание доминирования немногих видов летне-осенних комплексов. Мы не отметили столь четкой картины в ходе исследований. Чаще наблюдается некоторое увеличение разнообразия, выражающееся в увеличении значения индекса разнообразия, и в снижении видового сходства альгоценозов перифитона. Эта неопределенность сезонной динамики во многом определяется изменением состава аллохтонной альгофлоры, структура, которой зависит от морфометрии и трофности проточных озер, от заболоченности водосборов и наличия притоков.

Параллельно с изменением видового состава фитоперифитона происходит изменение плотности формируемых группировок. Максимум биомассы в реках со стабильным режимом наблюдается весной, до появления листьев, и в конце биологического лета

В большой мере сезонная динамика плотности альгоценозов и величина достигаемых биомасс зависят от формирования нитчатых образований

Сезонная динамика разнообразия нитчатых водорослей в перифитоне рек совпадает с динамикой количественных характеристик,

описывающих продукционные возможности водорослевых обрастаний. Увеличение относительного обилия зеленых и синезеленых водорослей в альгоценозах обрастаний приводит к увеличению потенциальных продукционных возможностей фитоперифитона, благодаря возрастанию концентрации хлорофилла.

«Классический» ход сезонной сукцессии может нарушаться из-за различных причин: непредсказуемости паводков, затенения прибрежной растительностью или образования на порогах ледового покрова, которое замедляет весеннее формирование альгоценозов.

Наблюдения за первичной продукцией фитоперифитона в разные сезоны показали, что, несмотря на большую изменчивость в течение вегетационного периода, ее максимальные значения отмечаются достаточно явно весной и летом. Р/В коэффициенты и суточные ассимиляционные числа также имеют тенденцию уменьшаться к осени (рис.4).

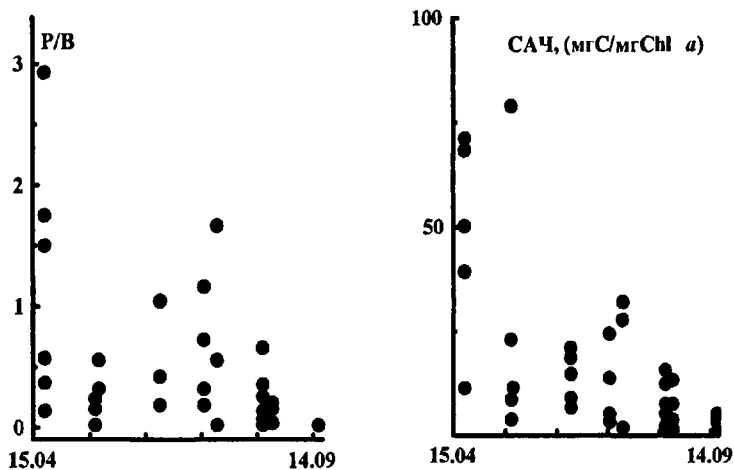


Рис. 4. Сезонная динамика суточных Р/В - коэффициентов и суточных ассимиляционных чисел. Река Лижма

## ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ФИТОПЕРИФИТОНА В РЕКАХ

Состав и функционирование фитоперифитона в реках обусловлены пространственной и временной неоднородностью экологических факторов, характерных для конкретного местообитания в данное время.

## 5.1. Абиотические факторы

### 5.1.1. Свет

Фитоперифитон в исследованных реках формируется и функционирует при заметной неоднородности светового режима, часто в условиях недостатка света. Одной из причин низкой освещенности является высокая цветность вод. Гумифицированные воды, поглощая коротковолновую часть спектра, пропускают красный свет. Отмеченное нами обилие красных водорослей (*Batrachospermum foeniculaceum*) в гумифицированных водах, возможно, указывает именно на это, учитывая, что они разнообразны в реках с различной цветностью.

Кроме растворенной органики, интенсивность света снижает присутствие в воде минеральных взвесей, которые адсорбируют и рассеивают падающий свет. Нами отмечены значительные изменения в структуре и плотности фитоперифитона во время весенних паводков на участках, где проводится осушение болот. Поступление в русло вод с большим количеством минеральных веществ при оттаивании дренажных каналов снижает прозрачность, увеличивает скорость разрушительных процессов. Это приводит к изменению видового состава, уменьшению плотности группировок. Причем даже в реках, где глубина редко достигает одного метра, отмечены резкие изменения, как видового состава, так и плотности группировок (рис. 5).

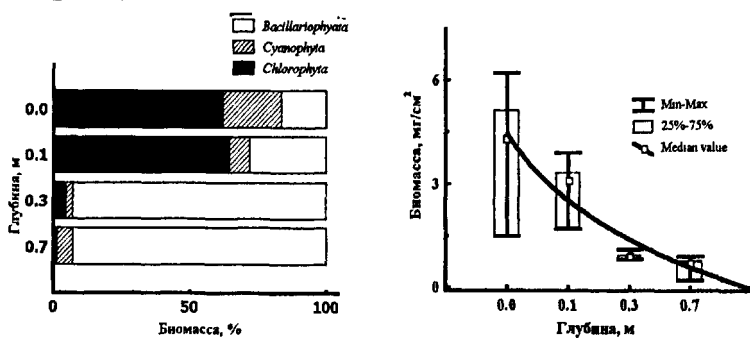


Рис. 5. Зависимость таксономической структуры и биомассы фитоперифитона от глубины, (р. Сяпса, 17.08. 87; глыба; глубина - 0,5 м; скорость - 0,5 м/с).

Зональность на видовом уровне проявляется не столь четко, однако, нами отмечено преобладание в группировках, расположенных ближе к поверхности евперифитонных форм (*Cocconeis*, *Synedra*, *Gomphonema*).

С увеличением глубины возрастает количество и видовое разнообразие донных видов (*Navicula*, *Pinnulana*, *Nitzchia*).

Вертикальная динамика фитоперифитона в реках имеет сезонный характер и часто наиболее четко выделяется весной, пока накопление аллохтонной органики не уравнивает условия формирования.

В большинстве малых рек лесной зоны кроме вертикальной заметна и горизонтальная зональность, обусловленная затенением прибрежной растительностью и водными макрофитами, которые перехватывают до 95% падающего света. Именно на этих участках отмечена характерная для рек «обратная сезонная сукцессия» фитоперифитона, когда климатическое сообщество, первоначально сформировавшееся весной, постепенно теряет свою плотность (рис. 6).

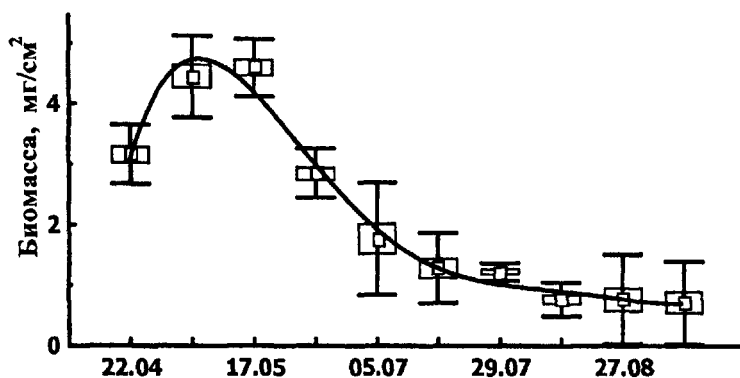


Рис. 6. «Обратная сезонная сукцессия» фитоперифитона (р. Лижма; крупная галька, мелкий валун; скорость- 0,2-0,3 м/с, глубина- 0,2-0,3 м)

Скорость первоначального формирования фитоперифитона также зависит от глубины. Нами было отмечено, что прирост биомассы идет быстрее на небольших глубинах пропорционально глубине, на которой формируются группировки фитоперифитона.

В то же время изменение разнообразия формируемых группировок, особенно в поверхностном слое, более непредсказуемо и связано с внутренними перестройками структуры. Реакция таксономически неоднородных группировок фитоперифитона - это интегральная реакция отдельных таксонов. В исследованных водотоках интенсивность фотосинтеза изменялась в широких пределах, а максимальные для конкретного биотопа значения фотосинтеза, как

правило, отмечались также для группировок, формирующихся в поверхностном слое (рис. 7).

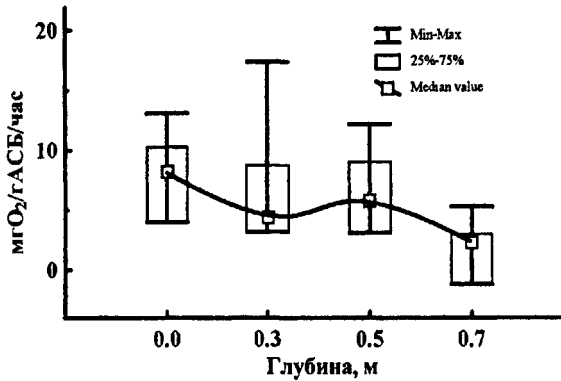


Рис. 7. Первичная продукция перифитона на различных глубинах (р. Лижма, 10 08, средний валун, скорость - 0,2-0,3 м/с)

### 5.1.2. Субстрат

Пятнистое расположение разнообразных субстратов усугубляет неравномерность распределения перифитона. Формирование этой первоначальной пленки зависит от микро топографии поверхности субстрата, которая либо препятствует, либо способствует накоплению «пионерной» альгофлоры. Этим, на наш взгляд, объясняются различия в начальной колонизации клеток на экспериментальных субстратах (табл. 4).

Таблица 4

Колонизация экспериментальных субстратов в реке (р. Лижма; ниже ж/д моста; глубина - 0,2-0,4 м; скорость течения - 0,1-0,2 м/с; экспозиция 58 дней (02.06-30.07))

Субстрат	Дата					
	05.06	09.06	29.06	13.07	22.07	30.07
	Численность $10^4$ кл./см <sup>2</sup> (Mean±iSE)					
Ст. стержни	4±0,6	4±0,3	4±0,3	4±0,2	4±0,3	6±0,7
Ст. пластинки	4±0,6	5±0,5	6±0,4	4±0,2	8±0,5	15±0,9
Тростник	3±0,3	6±0,4	7±0,2	16±0,2	17±0,2	17±0,2
Гравий	2±0,7	3±0,1	8±0,2	17±0,2	17±0,2	19±0,3
Валун	4±0,2	8±0,3	10±0,2	17±0,2	17±0,2	20±0,6
Древесина	4±0,2	8±0,4	11±0,3	11±0,5	18±0,6	17±0,9

По-видимому, шероховатостью поверхности, а не только изменением освещенности, определяется вертикальное распределение фитоперифитона и на макрофитах (табл. 5).

Таблица 5

Вертикальная динамика фитоперифитона на макрофитах  
(р. Лижма, плес, 27.08)

Субстрат	Расстояние до поверхности, см					
	5	10	15	25	35	45
	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/см <sup>2</sup> (Mean±SE)					
Тростник	31±4	21±5	12±2	13±2	72±3	160±15
Хвощ	60±2	79±5	80±3	84±4	207±17	175±15

При анализе сукцессии перифитона часто говорят не о параметрах субстрата, а о его *time*, как некоем интегральном показателе. Во всех исследованных водотоках и отдельных станциях эпилитон характеризуется не только большим таксономическим разнообразием, но и более высокими количественными характеристиками (табл. 6), причем стабильные группировки формируются только на крупных, устойчивых субстратах.

Таблица 6.

Биомасса (В, г/м<sup>2</sup>), содержание хлорофилла *a* (CHL, мг/м<sup>2</sup>), первичная продукция (Р, мгС/м<sup>2</sup>.сутки), суточные Р/В коэффициенты и суточные ассимиляционные числа (САЧ, мгС/мг Chl *a*).

Река Лижма 10.08; Тводы = 18,2°С.

Субстрат	Минимальные и максимальные значения				
	В	CHL	Р	Р/В	САЧ
Круп. валун	1-324	1-1622	10-4054	0,07-0,66	2,5-16,1
Ср., м. валун	11-212	24-424	832-5300	0,16-0,25	6,4-12,5
<i>P. austrahs</i>	1-3	6-17	41-109	0,16-0,35	4,3-6,4
<i>E. fluviatilis</i>	5-13	6-139	16-227	0,02-0,07	0,6-3,2
<i>F. antipyretica</i>	1-151	20-97	13-86	0,05-0,10	0,8-2,4
<i>M. spicatum</i>	1-31	2-78	2-47	0,02-0,05	0,6-2,1

Однако в первую очередь, плотность и разнообразие альгоценозов обрастаний зависит от времени, в течение которого субстрат доступен для колонизации и микротопографии его поверхности. Именно этим, на наш взгляд, объясняются различия в количестве видов, выявленных в пробах, отобранных на различных субстратах в реке Лижме (табл. 7).

Таблица 7

Сезонная динамика фитоперифитона на различных субстратах  
в р. Лижме (порог и плес ниже ж/д моста)

Субстраты	Число видов						
	Дата						
	24.03	17.04	18.06	07.07	28.08	08.10	12.01
Круп. валун	33	21	34	58	62	47	22
<i>F. antipyretica</i>	19	18	22	57	53	31	17
древесина	17	18	23	38	37	36	16
<i>Batrachium.</i>	4	3	5	17	21	16	12
<i>E. fluviatilis</i>	5	8	8	30	15	14	8
<i>P. australis</i>	4	4	3	25	24	11	3
<i>P. perfoliatus</i>	(-)	(-)	2	21	8	4	(-)
<i>M. spicatum</i>	(-)	(-)	2	22	8	8	2
<i>E. canadensis</i>	(-)	(-)	2	19	11	8	(-)

Примечание: (-) - субстрат отсутствует

### 5.1.3. Течение

Постоянное, однонаправленное движение воды формирует речное русло и обуславливает специфичность экологии фитоперифитона в реках. Позитивный эффект течения был давно отмечен по интенсивному росту нитчатых водорослей на порожистых участках рек, что показано и нашими наблюдениями (рис.8).

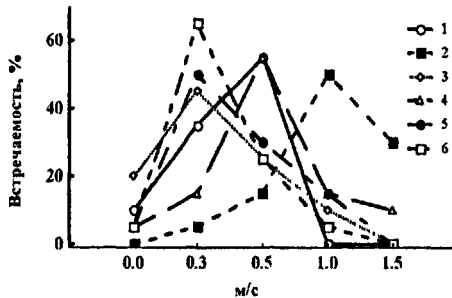


Рис. 8. Встречаемость нитчатых водорослей при разных скоростях течения (1-*Batrachospermum foeniculaceum*, 2-*Lemanea* spp, 3-*Stigonema niannilosuni*, 4-*Zygnema* spp., 5-*Ulothrix zonata*, 6-*Calothrix* spp. + *Tolypothrix* spp)

Положительный эффект течения обнаруживается до тех пор, пока обеспечиваемая им доступность биогенов нивелирует эрозивное действие течения. В проводимых нами наблюдениях на искусственных

экспериментальных субстратах максимальная плотность перифитона чаще всего отмечалась при скорости течения от 0,1 до 0,2 м/с. В то же время максимальное разнообразие группировок эпифитона наблюдалось при более высоких скоростях течения и заметно снижалось только при скоростях течения более 0,6 м/с.

Изменение скорости течения влияет и на видовой состав перифитона. В альгоценозах обрастаний на порогах доминируют нитчатые неветвящиеся формы: *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Lemanea fluviatilis* и др. и диатомовые водоросли, плотно прижимающиеся к субстрату: *Cocconeis* spp., *Ceratoneis* spp., *Symbella* spp. (табл. 8).

Таблица 8

Встречаемость некоторых таксонов диатомовых водорослей при разных скоростях течения (р. Лижма. 31.07—01.08)

Таксоны	Встречаемость%		
	≤0,2	0,3—0,6	≥0,8
<i>Aulacosira</i> spp.	43,0	52,5	4,5
<i>Cyclotella</i> spp.	63,7	31,1	5,2
<i>Fragilaria</i> spp. + <i>Synedra</i> spp.	23,1	68,3	8,6
<i>Cocconeis placentula</i>	18,7	64,5	16,8
<i>Achnanthes</i> spp.	16,4	81,9	1,7
<i>Navicula</i> spp. + <i>Pinnularia</i> spp.	64,8	34,6	0,6
<i>Symbella</i> spp.	47,3	52,1	0,7
<i>Gomphonema</i> spp.	3,6	88,8	7,6
<i>Didymosphenia geminata</i>	2,3	76,3	21,4
<i>Epithemia</i> spp.	33,4	66,0	0,6

Изменение скорости течения приводит к изменению разнообразия планктонных и донных форм в обрастаниях и распределение детрита в русле, что в свою очередь влияет на плотность группировок (рис. 9).

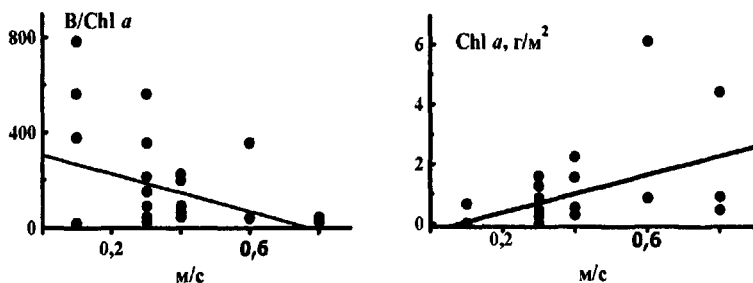


Рис. 9. Изменение отношения органического вещества к хлорофиллу (B/Chl a) и содержания хлорофилла a (Chl a) при разных скоростных режимах (р. Лососинка, 11 04, крупный и средний валун)



## 5.2. Биологические факторы

Влиянию биологических факторов на структуру и сукцессию фитоперифитона посвящено значительно меньше исследований. Основное внимание уделяется выеданию водорослей беспозвоночными (редко рыбами), значительно реже анализируется конкуренция и аллелопатия.

### 5.2.1. Аллелопатия и конкуренция

Многочисленными экспериментами показано, что фильтраты одних видов могут оказывать ингибирующее или стимулирующее (альгостатическое, альгоцидное, альгодинамическое) воздействие на другие виды (Сиренко, 1978). Для фитопланктона озер аллелопатия достаточно подробно описана Т. М. Михеевой (1983). Однако трудно предположить, чтобы в реках, где течение постоянно удаляет продукты распада, могла бы быть достигнута концентрация химических субстанций выделяемых одними видами, достаточная для подавления роста других.

Оценка значимости внутривидовой и межвидовой конкуренции в альгоценозах обрастаний различных водоемов также не выражена в форме концептуальной модели в отличие от экологии наземных местообитаний. Спецификой конкуренции в альгоценозах считается сходство меж— и внутривидовой конкуренции. Это объясняется тем, что большинство водорослей требовательны к одним и тем же ресурсам (биогены, свет), а отличия между видами связаны только со способностью их добывать благодаря морфологическим и физиологическим адаптациям. Кроме того, интенсивность конкуренции зависит от положения водорослей внутри мата. Внутривидовая конкуренция между особями увеличивается у таксонов, формирующих группировки при неполном размножении.

Однако существует и альтернативная точка зрения, объясняющая происходящие изменения в обрастаниях регулирующим влиянием постоянно увеличивающейся плотности группировок, которая усиливает недостаток света и биогенов в водорослевых матах.

Имеется и компромиссная точка зрения, которая предполагает, что в вертикально—структурированных группировках рост доминирующих форм определяется внутривидовой конкуренцией, а при высокой плотности рост таксонов, расположенных внутри водорослевого мата, ограничивается перехватом ресурсов верхними слоями. Причем этот перехват осуществляется главным образом не водорослями, а органическим и минеральным веществом, накапливаемым на поверхности водорослевого мата.

Наши наблюдения показали, что обилие стебельковых и апикальных форм (*Fragilaria*, *Synedra*, *Gomphonema*) снижается при увеличении

обилия видов, клетки которых плотно прижимаются к субстрату (*Achnanthes*, *Cozecconeis*, *Cymbella*). Однако изменение роли названных групп происходит на фоне увеличения общей биомассы водорослевого мата, и, скорее, именно ее увеличение является непосредственной причиной структурных перестроек в альгоценозах.

### 5.1.2. Выведание

Фитоперифитон служит пищевым объектом для разнообразной фауны беспозвоночных, и играет важную роль в их онтогенезе.

Содержимое кишечника исследованных видов беспозвоночных представляет собой смесь всех доступных объектов питания, встреченных на поверхности камней. Соотношение основных категорий пищи для совместно обитающих видов оказалось достаточно сходным. На детрит, как правило, приходится основная масса от общего содержимого кишечника (табл 9)

Таблица 9

Относительное обилие основных категорий пищевых объектов в питании некоторых совместно обитающих беспозвоночных

Виды	(Mean±SE)					
	fd	vpp	ap	fa	ua	fd
<i>S. lacustris</i>	50±1	48±1	0,3±0,1	0,4±0,1	0,7±0,3	1,3±0,1
<i>S. heringianus</i>	52±2	45±2	0,3±0,1	0,3±0,1	0,4±0,1	2,0±0,2
<i>L. digitata</i>	7±1	90±1	0,7±0,1	0,3±0,1	1,2±0,1	0,3±0,1
<i>L. fusca</i>	8±0,9	82±1	9,2±1,0	0,2±0,1	0,3±0,1	0,9±0,1
<i>D. bimaculata</i>	1±0,2	82±1	6,0±0,7	2,2±0,3	7,9±1,0	0,8±0,1
<i>O. thenermanni</i>	5±0,5	80±1	5,1±0,6	2,0±0,3	6,2±0,8	1,5±0,3
<i>H. instabilis</i>	8±0,3	62±3	5,4±0,4	16,7±2,9	4,7±0,4	3,7±0,2
<i>H. angustipennis</i>	4±0,3	67±3	9,2±1,3	12,5±2,1	2,7±0,3	3,5±0,5
<i>P. caseratum</i>	1±0,6	90±1	0,7±0,1	0,3±0,1	0,2±0,1	8,3±0,1
<i>V. viviparus</i>	1±0,2	75±1	11,0±0,7	2,2±0,3	9,9±1,0	0,8±0,1

Примечание, тр-минеральные частицы; fd-тонкий детрит; vpp-ткани сосудистых растений; ap-фрагменты тканей беспозвоночных; fa-нитчатые водоросли, ua-одноклеточные водоросли.

В содержимом кишечника беспозвоночных определено 44 вида водорослей. Наиболее разнообразно представлены диатомеи, составляющие 63% от общего количества определенных таксонов. Из четырех видов синезеленых водорослей многочисленны в содержимом кишечника были планктонные: *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Gomphosphaena lacustris*. Фрагменты нитей *Tolypothrix tenuis* и

*Oscillatoria irrigua* отмечены в рационах спорадически. Среди 9 видов зеленых водорослей, определенных в содержимом кишечника, наибольший удельный вес имели нитчатые формы, а большинство планктонных водорослей встречены единично. Только у брюхоногих моллюсков обилие донных и прикрепленных форм (*Oedogonium* sp, *Ulothrix* sp., *Microspora* sp.) водорослей было достаточно высоким. Из красных водорослей только *Audouinella hermannu* обнаружена в рационе личинок *Leuctra fusca*, однако, в обоих случаях на ее долю приходилось более 10% от общего объема пищевого комка. Золотистые водоросли представлены в питании одним видом - *Dinobryon divergens*, но он входит в состав доминирующего комплекса потребляемой альгофлоры у всех исследованных личинок насекомых на участках, расположенных ниже оз. Кедрозеро.

Число видов водорослей в содержимом кишечника варьирует от 6 до 22, а численность - от нескольких десятков до 3,5 тыс. клеток на организм. Максимальная численность отмечена для *Stylaria lacustris* и *Pisidium caseratum*. Однако, только у *Dicranota bimaculata*, за счет активного потребления нитчатых водорослей, их относительное обилие в содержимом кишечника достигало 40%. Относительное обилие остальных, главным образом, одноклеточных видов не превышало 5% и зависело от их размеров и способности удерживаться на поверхности субстрата (табл.10)

Таблица 10

Относительное обилие некоторых таксонов водорослей в рационе личинок *Leuctra digitata* и в перифитоне

Виды	(Mean±SE)				
	N%		R2	α	E
	per	gut			
<i>Dinobryon</i> spp.	6±0,7	25±4,8	0,21	0,76	0,55
<i>Cyclotella</i> spp.	9±1,3	18±2,3	0,90	0,29	0,41
<i>Fragilaria</i> spp + <i>Synedra</i> spp.	10±1,9	11±1,5	0,59	0,15	0,08
<i>Tabellaria flocculosa</i>	22±2,2	19±2,5	0,76	0,11	-0,07
<i>Achnanthes</i> spp.	10±0,2	6±1,2	0,02	0,07	-0,20
<i>Gomphonema</i> + <i>Didymosphenia</i>	11±1,3	5±0,7	0,21	0,05	-0,39

Размеры потребляемых клеток изменяются от 25 до 125300 мкм<sup>3</sup>. Распределение размерных групп в рационах смещено в сторону увеличения встречаемости более мелких форм (табл. 11), наиболее активно потребляются клетки объемом 100—1000 мкм<sup>3</sup>.

Таблица 11

Относительное обилие различных размерных групп одноклеточных водорослей в питании беспозвоночных и в перифитоне

Виды	Объем клеток, мкмЗ			
	<100	100-1000	1000-10000	>10000
	Объем клеток, % (Mean±SE)			
<i>Stylaria lacustris</i>	17,1±4,6	56,3±4,3	23,6±4,8	3,0±0,8
<i>Stylodnlus heringianus</i>	10,1±1,0	66,3±5,1	21,7±5,5	2,0±0,5
<i>Leuctra digitata</i>	18,1±2,8	44,3±3,5	34,4±4,7	3,1±0,9
<i>L.fusca</i>	5,8±0,8	56,0±4,9	36,1±4,2	2,0±0,5
<i>Dicranota bimaculata</i>	0,1±0,1	27,9±4,9	65,1±4,2	7,1±1,4
<i>Orthocladus thenemann</i>	0,1±0,1	54,0±5,2	42,9±5,1	3,0±0,8
<i>Hydropsyche instabilis</i>	8,1±1,1	60,9±4,8	28,9±4,2	2,1±0,6
<i>H. angustipennis</i>	5,6±1,8	67,1±5,2	24,6±3,4	2,7±0,7
Фитоперифитон	3,2±0,9	34,4±6,1	32,0±7,8	30,4±4,8

Остальные потенциальные пищевые объекты - фрагменты сосудистых растений, животные организмы - значительно реже встречаются в питании исследованных видов беспозвоночных. Увеличение относительного обилия органики животного происхождения, главным образом, планктонных организмов, связано с положением исследуемого участка реки относительно проточных озер. Наряду с локальным, имеет место и онтогенетическое изменение структуры рационов. Отмечено увеличение доли животной органики в питании старших возрастных групп. Так, для крупных личинок *Hydropsyche instabilis* основным компонентом питания становятся планктонные организмы, что можно объяснить наличием у них ловчих сетей с большим, чем у младших, размером ячеей (табл. 12).

Таблица 12

Относительное обилие основных категорий пищевых объектов в питании различных размерных групп личинок *Hydropsyche angustipennis*

Длина см	Объем, % (Mean±SE)					
	mp	fd	vpp	ap	fa	ua
0,5±0,2	11,1±1,1	69,5±1,4	4,5±0,2	4,8±0,3	5,1±0,3	4,9±0,3
1,2±0,3	2,1±0,2	7,0±0,6	11,9±0,5	71,4±1,4	5,5±1,5	2,0±0,2

Примечание: обозначения как в табл. 10

## ГЛАВА 6. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ФИТОПЕРИФИТО- НА РЕК ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ И ИХ САПРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА

Густая сеть рек Восточной Фенноскандии, объединяющая различные ландшафты, поддерживает их экологическую стабильность. Малые реки, дренируя большие площади водосборов, определяют водность, качество и другие показатели более крупных водоемов, выполняя очень важную экологическую роль. В то же время, незначительные размеры малых рек, замкнутость водосборов, непосредственный контакт с результатами деятельности человека создают условия для быстрого отклика экосистем на антропогенные воздействия и определяют их уязвимость.

Наиболее разнообразно в альгофлоре перифитона большинства рек представлены  $\beta$ -мезосапробы - 16-40% от общего числа видов-индикаторов. Основу доминирующего комплекса на большинстве станций составляют  $\chi$ -,  $\chi$ - олиго и олигосапробные виды. Поэтому неудивительно, что значения индекса Сладчека (РВ) и трофического диатомового индекса (TDI), рассчитанные для альгофлоры рек в целом, изменяются, соответственно, от 0,56 до 1,51 и от 1,03 до 2,97. Это позволяет отнести воды исследованных рек к олигосапробной зоне, характеризующейся как условно чистой.

Вместе с тем, в некоторых реках отмечена локальная специфичность систематической и эколого-географической структур, которая объясняется не только естественными зональными и аazonальными факторами и их сезонной динамикой, но и интенсификацией хозяйственной деятельности на водосборах.

### 6.1. Урбанизация водосборов

Урбанизация территории сопровождается изменением элементов водного баланса, качества воды, сложившихся биоценозов. Антропогенное воздействие вызывает исчезновение или сокращение длины водотоков, заиление русел, пойм и даже низких террас, зарастание и заболачивание. Одновременно с изменением стока урбанизация вызывает трансформацию химического состава воды. Главная причина снижения качества воды связана с высокими концентрациями в воде фосфатов и нитритов. Кроме химического загрязнения, долины и русла рек подвержены механическому загрязнению.

Примером может служить изменение в структуре перифитона в реке Лососинке в черте г. Петрозаводска (рис. 10). Отмечена замена комплекса *Tabellaria-Eunotia*, характерного для олиготрофных гуминизированных рек Европейского Севера, на комплекс, в котором доминиру-

ют виды родов *Diatoma*, *Gomphonema* и *Nitzschm*. Одновременно наблюдалось снижение доли водорослевого компонента в перифитоне, что также характерно для альгоценозов в антропогенно измененных водах.

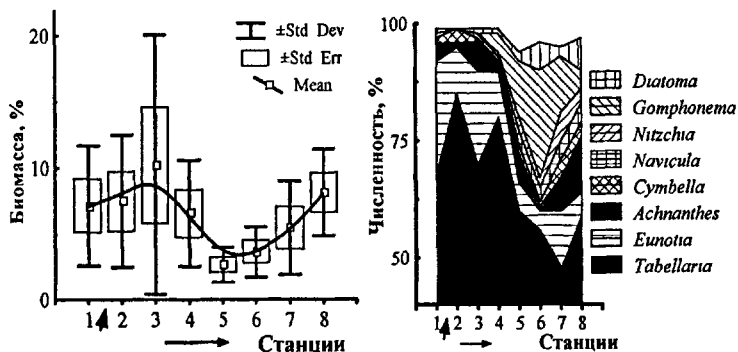


Рис. 10. Изменение доли водорослевого компонента (BAI%) в общей биомассе органического вещества на поверхности субстрата и изменение структуры фитоперифитона в реке Лососинке Горизонтальная стрелка - направление течения, вертикальная стрелка-начало города.

В маловодные годы в структуре перифитона происходят более заметные изменения, чем при высоких расходах воды. При минимизации антропогенной нагрузки естественная структура альгоценозов быстро восстанавливается. Это особенно характерно для рек с чередованием порогов и плесов, играющих роль природных очистных сооружений (рис.11).

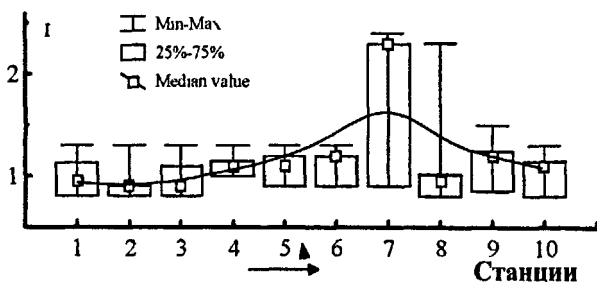


Рис. 11. Изменение индекса сапробности по Пантле и Буку для фитоперифитона реки Колы Горизонтальная стрелка - направление течения, вертикальная - место поступления промышленных и бытовых стоков.

Показательным для фитоперифитона урбанизированных водоемов является увеличение концентрации тяжелых металлов (табл. 13). Особенно оно заметно в конце биологического лета в группировках с доминированием нитчатых водорослей.

Таблица 13

Изменение концентрации тяжелых металлов в водорослях перифитона - *Zygnema sp. subpurum* (28.08.2003; Tводы=15С°.)

РЕКИ		Концентрация, мг/кг						
		№	Zn	Си	Pb	Mn	Ca	Mg
Лососинка	1	14	143	35.8	26	13240	6250	4620
	2	20	266	86.9	60	3520	8730	6080
Неглинка	1	11	ПО	37.5	18	8900	6890	5800
	2	16	241	107	52	2240	7040	6890

1 - верховье, 2 - в черте города Петрозаводска

### 6.2. Реакция речного фитоперифитона на изменение трофности проточных озер

Значительно чаще изменения в структуре фитоперифитона, формирующегося непосредственно на речных участках, происходят в результате хозяйственной деятельности на вышерасположенных озерах (Комулайнен, 1978; Круглова, Комулайнен и др., 1985; Komulainen, 1998; 1999).

В результате на участках рек, расположенных ниже озер и испытывающих влияние хозяйственной деятельности (оз. Сямозеро, бассейн р. Шуи), отмечено увеличение числа видов индикаторов загрязнения. Обнаруживается достаточно четкая корреляция между относительной численностью этих видов на истоковых участках рек и в альгофлоре озер.

Заметные изменения в составе и динамике альгофлоры связаны также с проводимым в бассейнах некоторых рек осушением болот. Поступление в русло вод с большим количеством органики, особенно весной при оттаивании дренажных каналов, снижет прозрачность, увеличивает скорость разрушительных процессов. Это приводит к изменению видового состава перифитона, к снижению плотности группировок и увеличению мозаичности. Проявление последней часто связано с усилением чисто механического воздействия на группировки обрастаний, что снижает скорость колонизации. Она становится особенно заметной при переустройстве русел рек, выравнивании речного ложа, увеличении количества неконсолидированных грунтов и уничтожении береговой растительности, усиливающей эрозию берегов и заиливание дна

### 6.3. Реакция фитоперифитона на увеличение минерализации при техногенном воздействии на водоем.

Освоение Костомукшского железорудного месторождения привело к поступлению в воды озерно-речной системы Кенти-Конто стоков с высоким содержанием минеральных компонентов, что характеризует новый вид антропогенной нагрузки на водотоки Карелии (Комулайнен, 1995, 1996; Komulainen, 2004). Ответной реакцией на неблагоприятное воздействие среды является также увеличение обилия донных и алка-лифильных видов (рис. 12).

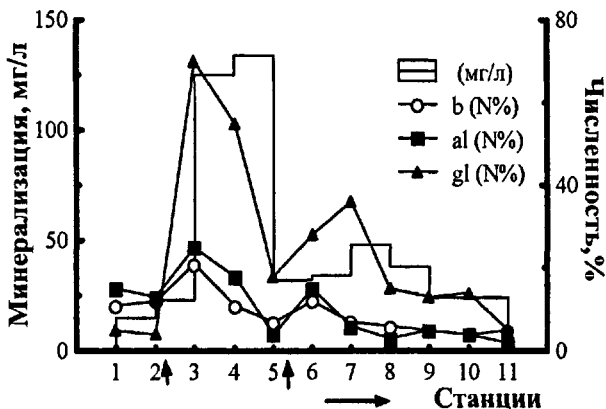


Рис. 12. Изменение в структуре фитоперифитона реки Кенти в результате поступления промышленных стоков  
Горизонтальная стрелка - направление течения, вертикальные - места поступления промышленных стоков.

Показательны также результаты сравнительного анализа перифитона исследованных одновременно рек Кенти и Лахны, бассейны которых расположены рядом и перифитон. В перифитоне реки Лахны отмечено большее разнообразие и обилие ацидофильных форм, характерных для водоемов, имеющих заболоченные водосборы, и отсутствие галофильных видов, доминирующих в перифитоне р. Кенти. Эти различия, а также общее обеднение видового состава и упрощение структуры альгоценозов в верховье реки Кенти можно объяснить только следствием повышенной минерализации воды, так как не только термический, но и гидрологический режим в реках был сходен (рис. 13).



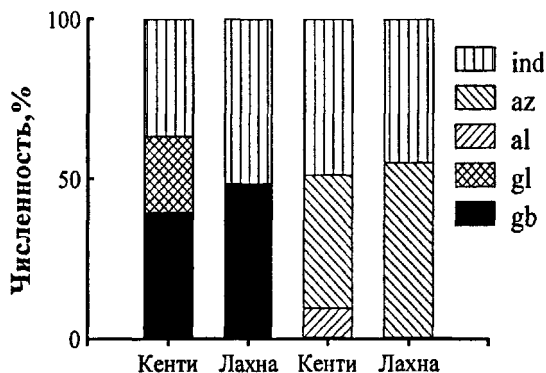


Рис. 13. Экологические спектры фитоперифитона рек Лакны и Кенти (10-15 08)

#### 6.4 Реакция фитоперифитона на поступление стоков с форелевой фермы

Снижение численности ценных пород рыб вызвало повышенный интерес к их искусственному разведению. В 1995-1997 гг. объемы выращивания форели в садковых линиях Карелии достигли 1200-1500 тонн в год. Следствием интенсификации искусственного воспроизводства становится увеличение антропогенной нагрузки на водоемы, а, следовательно, ускорение темпов эвтрофикации, которая в водоемах умеренной зоны определяется поступлением фосфора с водосбора.

Структура альгофлоры в целом также сохранила свои основные характеристики, указывающие на принадлежность к флорам бореального типа. Вместе с тем сравнительный анализ пространственной структуры альгоценозов обрастаний позволил выделить особенности, которые связаны с воздействием стоков, поступающих с рыбоводного комплекса. Во-первых, отмечены максимальные, более 2,0, значения индексов сапробности для ограниченной по площади зоны, непосредственно примыкающей к рыбоводному комплексу. Во-вторых, анализ дендрограмм видового состава перифитона для разных сезонов показал увеличение специфичности альгоценозов обрастания в точке сброса вод с рыбоводного завода, особенно в период летней межени.

#### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

В составе альгофлоры перифитона 66 рек Восточной Финно-скандии определено 648 таксонов водорослей рангом ниже рода.

Видовой состав и таксономическая структура альгоценозов перифитона в исследованных озерно-речных системах носят преимущественно естественный характер, с преобладанием бореальных и арктоальпийских видов.

Основу доминирующего комплекса видов составляют облигатные и факультативные реофилы. На участках рек, расположенных ниже проточных озер, в альгоценозах обрастаний разнообразны и часто доминируют планктонные формы - до 80% от суммарной биомассы перифитона. По отношению к общей минерализации воды большинство видов - олигогалобы, мезогалобы встречаются только на загрязненных промышленными стоками участках (р. Кенти и устьевые участки притоков Белого моря). По отношению к рН воды преобладают индифференты и ацидофилы, что отражает специфику гумифицированных водоемов Восточной Фенноскандии.

Фитоперифитон в исследованных реках испытывает влияние широкого спектра природных факторов - климатических и гидрологических. Основными факторами, определяющими распределение фитоперифитона в пределах конкретной речной экосистемы, являются водный режим, характер грунтов и уровень освещения. Установлена зависимость видового разнообразия фитоперифитона от экологических факторов, в том числе антропогенных

В большинстве исследованных рек в условиях однообразия химического состава и отсутствия антропогенного воздействия скорость формирования фитоперифитона определяют доступность субстрата, скорость течения и уровень освещенности. Максимальная биомасса и видовое разнообразие характерна для группировок эпилитона на крупных стабильных валунах, при скоростях течения 0,3-0,4 м/с на глубинах от 0 до 0,3 м.

Диапазон варьирования количественных показателей фитоперифитона исследованных рек составил несколько порядков (биомасса изменялась от 0,1 до 324,3 г/м<sup>2</sup> субстрата, содержание хлорофилла *a* - от 0,1 мг до 1,6 г/м<sup>2</sup> субстрата; относительное содержание хлорофилла в сырой биомассе составляло 0,01-2,5%). Интенсивность фотосинтеза водорослей перифитона колебалась от 1,7 мг до 8,2 гС/м<sup>2</sup> субстрата в сутки. Максимальные значения первичной продукции отмечены в конце июля. Р/В- коэффициенты и САЧ изменялись в пределах 0,03-1,70 и 0,6-78,8 соответственно.

Для сезонной динамики биомассы фитоперифитона характерны максимумы весной (до пика половодья) и в конце биологического лета (август - начало сентября), а ее снижение наблюдается к осени

и в период весеннего паводка.

Изменение структуры сообществ от истока к устью (речной континуум) сходно с сезонной динамикой. Однако «классический» континуум часто нарушается благодаря разветвленности речных систем, обилию проточных озер, заболоченности водосборов, характеру продольного профиля.

Увеличение антропогенной нагрузки вызывает изменение в структуре фитоперифитона рек, которые проявляются в видовом составе и разнообразии, в увеличении индексов сапробности. Отмечено снижение доли водорослевого компонента в общей биомассе органического вещества, накапливаемого на поверхности субстрата, и увеличение количества галофильных видов и донных форм.

Статьи, опубликованные по теме диссертации

Комулайнен С. Ф. 1978. Водная и прибрежная растительность притоков Онежского озера// Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., Наука. 14-31.

Комулайнен С. Ф., Смирнов Ю. А. 1980. Установка для экспонирования продукционных сосудов в потоке. Информационный листок. ЦНТИ. Петрозаводск., 4 с.

Комулайнен С. Ф. 1980. Устройство для изучения перифитона в потоке. Информационный листок. ЦНТИ. Петрозаводск., 4 с.

Круглова А.Н., Комулайнен С.Ф. Хренников В.В., Широков В.А. 1985. Кормовая база молоди семги в реке Кола// Исследование популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., Труды Зоол. Ин-т АН СССР, С.38-60.

Комулайнен С. Ф., Смирнов Ю.А. 1985. Оборудование для изучения перифитона в потоке//Гидробиологический журн., 21.2.1985. С.96-97.

Komulaynen S., Smirnov J. 1985. Equipment for studying periphyton in a stream.//Scripta Technica, 6. p. 108-110.

Первозванский В.Я., Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Маслов С.Е., Образцов А.Н., Хренников В.В., Широков В.А. 1988. Современное состояние нерестовыврастных угодий пресноводного лосося в бассейнах рек Паша и Оять//Сб. науч. трудов Гос. НИОРХ. Вып.276. Л., С.33-54.

Sterligova O.P., Pavlovskij S.A., Komulavnen S.F. 1988. Reproduction of coregonids in eutrophicated Lake Syamozero, Karelian ASSR//Finnish Fisheries Research 9, P.485-488.

Комулайнен С. Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А. 1989. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск, 41 с.

Komulaynen S.F 1990. Periphytic diatoms in small rivers in North-Western USSR// Proceeding of 10<sup>th</sup> Inter, diatom Symposium. Koengistein 1990.P.545-552.

Комулайнен С. Ф., Маслов С.Е., Хренников В.В., Круглова А.Н., 1990. Влияние лесной и с/х мелиорации на элементы биологического режима рек Шуя и Сяпся//Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск. С.89-96.

Комулайнен С. Ф. 1990. Макрофиты в малых реках Карелии и Кольского полуострова// Гидробиологический ж. Деп. в ВИНТИ 05.01.90. N 75. 22 с.

Комулайнен С. Ф. 1991. Реакция речного перифитона на изменение трофности проточных озер// Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб. Гидрометиздат,. С.283-286.

Стерлигова О.П., Бушман Л.Г., Павловский С.А., Комулайнен С. Ф. 1991. Изменение экосистемы Сямозера под влиянием антропогенных факторов//Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб. Гидрометиздат, С.337-340.

Комулайнен С. Ф., Хренников В.В. 1993. Питание беспозвоночных эпилимниона в небольшой реке//Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск, С.89-105.

Стерлигова О.П., Комулайнен С. Ф., Круглова А.Н., Морозов А.К., Первозванский В.Я. 1993. Характеристика озера Тарасмозера в его естественном состоянии//Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск. С. 133-154.

Комулайнен С. Ф. 1994. Фитоперифитон в малых реках Кольского полуострова. Гидробиологический, ж., Киев. 27 с. Деп. ВИНТИ. 22.08.94. N 2097-В94.

Комулайнен С. Ф., Сластина Ю.Л. 1995. Фитопланктон водоемов системы реки Лижма. //Биологические ресурсы Белого моря и Европейского севера Петрозаводск. С.45-48.

Стерлигова О.П., Комулайнен С. Ф., Павловский С.А., Ильмаст Н.В., Кучко Я. А. 1995. Исследование озерно-речной экосистемы р. Лижма //Биологические ресурсы Белого моря и Европейского севера Петрозаводск. 1995. С.71-73.

Sterligova O.P, Komulaynen S.F., Pavlovsky S.A., Shchurov I.L Ilmast, N.V, Kuchko Y. A. 1995. Influence of the trout farm on the lake-river

ecosystem of the salmon river Lishma//Fish and Land/Inland Water Ecotones. 22-24 May 1995. Zakopane, Poland, p.26-28.

Комулайнен С. Ф. 1995. Перифитон в реках Паанаярвского национального парка //Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск. С. 126-138.

Комулайнен С. Ф. 1995. Перифитон реки Кенти //Влияние техногенных вод горно-обогачительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск. РАН, С.47-60.

Комулайнен С. Ф. 1996. Об использовании перифитона при оценке антропогенного изменения минерализации в водоеме //Экологические проблемы Севера Европейской территории России. Апатиты. С.85-88.

Sterligova O., Komulainen S., Pavlovsky S., Kuchko J., Ilmast N. 1996. Effect of the trout farm on the lake-river ecosystem. Fish and Land/Inland Water Ecotones. UNESCO MAB. Poland. p. 19-33.

Комулайнен С. Ф. 1996. Пространственная динамика перифитона при антропогенном увеличении минерализации в озерно-речной системе. Матер. VII съезда ГБО РАН. Казань. С. 132-134.

Комулайнен С. Ф. 1996. Перифитон рек Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Петрозаводск. 39 с.

Комулайнен С. Ф. 1996. Таксономическое и структурное разнообразие речного перифитона//Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки природных вод. Ярославль.С.47-49.

Komulainen S. 1997. Communities of sessile in rivers flowing into lake Ladoga//Proceeding of 2nd Lake Ladoga symposium. Joensuu, Finland. p. 203-206.

Komulainen S. 1997. Ecological response to climate change assessed by periphyton taxonomy structure//Climate change effects on northern terrestrial and freshwater ecosystems Rovaniemi. Finland. 22-25

Komulainen S. 1997. A peculiarity of the periphyton taxonomy formation in some rivers of northwestern Russia//Biodiversity of Fennoscandia (diversity, human impact, natural conservation). Petrozavodsk. P. 18-21.

Стерлигова О.П., Комулайнен С. Ф., Кучко Я.А., Павловский С.А., Ильмаст Н.В. Морозов А.К. 1997. Биомониторинг озерно-речной системы реки Лижма//Мониторинг биоразнообразия. М., С. 307-312.

Власова Л.И., Комулайнен С. Ф., Кухарев В.И., Литвиненко А.В., Лозовик П.А., Рябинкин А.Я., Сало Ю.А., Фрейдлинг А.В., Чекрыжева Т.А. Географическая, метеорологическая, гидрохимическая и гидробиологическая характеристика, и оценка территории //Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Калевальский». Петрозаводск 1998. С. 8-21.

Vlasova L., Komulavnen S., Kucharev V., Litvinenko A., Lozovic P., Freidling A., Chekryzeva T. 1997. Hydrographic, meteorological, hydrochemical and hydrobiological characterization and assessment of the territory//Inventory of natural complex and ecological feasibility of Kalevala National Park. P. 9-14.

Власова Л.И., Кухарев В.И., Литвиненко А.В., Лозовик П.А., Рябинкин А.Я., Сало Ю.А., Фрейдлинг А.В., Чекрыжева Т.А., Стерлигова О.П., Китаев С. П., Комулайнен С. Ф. Павловский С. А., Первозванский В.Я. Ильмаст Н.В. 1997. Гидрологическая, гидрохимическая и гидробиологическая характеристика и оценка территории. //Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическая экспертиза национального парка «Койтойоки». Петрозаводск. С. 12-24

Власова Л.И., Кухарев В.И., Литвиненко А.В., Лозовик П.А., Рябинкин А.Я., Сало Ю.А., Фрейдлинг А.В., Чекрыжева Т.А., Стерлигова О.П., Китаев С. П., Комулайнен С. Ф. Павловский С. А., Первозванский В.Я. Ильмаст Н.В. Гидрологическая, гидрохимическая, гидробиологическая и ихтиологическая характеристика и оценка территории//Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Тулос». Петрозаводск 1998. С. 8-12.

Komulaynen S. Use of periphyton to assess the impact of climatic changes on aquatic ecosystems. //First International BASIS Research Conference. St Petersburg. 1998. P. 13-16.

Komulaynen S. Climate changes and some peculiarities of periphyton development in streams// Climate and waters. Finland 1998. P.527-532.

Комулайнен С. Ф., Хренников В.В., Широков В.А. Структура донных биоценозов и дрейфт беспозвоночных в некоторых реках Восточной части Кольского полуострова. Петрозаводск 1998. С 111-135.

Комулайнен С. Ф. О реакции альгоценозов на поступление стоков с форелевой фермы.// Петрозаводск 1998. С 100-110

Власова Л.И., Ильмаст Н.В., Карпечко В.А., Китаев С.П., Комулайнен С. Ф., Кухарев В.И., Литвиненко А.В., Лозовик П.А., Павловский С.А., Первозванский В.Я., Рябинкин А.В., Стерлигова О.П., Фрейдлинг А.В., Чекрыжева Т.А. 1998. Флора и фауна водных экосистем. // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск. С. 34-58.

Шуров И.Л., Широков В. А., Комулайнен С. Ф. 1999. Биоразнообразие ихтиофауны рек Карельского побережья Белого моря //Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск. 1999. с. 132-139,

Рябинкин А. В., Власова Л. И., Калинкина Н. М., Комулайнен С. Ф., Кухарев В. И., Литвиненко А. В., Хренников В.В., Чекрыжева Т.А., Широков В. А., Щуров И. Л. 1999. Разнообразие флоры и фауны рек Карельского побережья Белого моря//Там же. Петрозаводск, с. 114-131.

Комулайнен С. Ф. 1999. Анализ структуры перифитона в реках при прогнозировании изменений вызванных потеплением климата. //Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. с. 30-33.

Комулайнен С. Ф. 1999. Фитоперифитон в реках Карельского берега Белого моря//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера Петрозаводск. С. 140-143.

Комулайнен С. Ф. 1999. Миграция водорослей как фактор, определяющий структуру альгоценозов в озерно-речных системах //Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды, Минск-Нарочь. С. 49-55

Комулайнен С. Ф. 1999. Воздействие хозяйственной деятельности на структуру и функционирование фитоперифитона в некоторых озерно-речных системах Европейского Севера России//Итоги и перспективы гидроэкологических исследований. Минск. С. 138-141.

Сластина Ю. М., Комулайнен С.Ф. 1999. Влияние поступления стоков с форелевой фермы на структуру водорослевых сообществ. //Проблемы рыбного хозяйства на внутренних водоемах. С. Петербург. С. 226-228.

Komulaynen S. 1999. The influence of lake on algal communities structure and dynamics in lake-river systems //Conservation and Management of Lakes. Copenhagen. Denmark. S12 P.2-8

Komulaynen S. 1999. Use of periphyton to assess the impact of climatic changes on aquatic ecosystems//Global Changes and the Barents Sea Region. University of Munster. Germany. P. 437-438.

Комулайнен С.Ф. 1999. Формирование и функционирование фитоперифитона в реках. Петрозаводск. 50 с.

Комулайнен С. Ф. 2000. Перифитон//Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Заонежский полуостров. Петрозаводск. С. 175-178.

Комулайнен С. Ф. 2000. Перифитон//Там же. Северное Приладожье. Петрозаводск. С. 313-318.

Komulaynen S. 2000. Macrophytic and algal vegetation in Lake Sяmозero (Karelia, Russia). Proceeding of 3rd Lake Ladoga symposium. Petrozavodsk. Russia, p. 231-236.

Генкал С. И., Комулайнен С.Ф. 2000. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. Бассейн р. Лижмы (Кедрорека, Тарасозеро). Журн. Альгология. Киев. Т. 10. № 1.С. 63-65.

Komulaynen S. 2001. Algal cenosis formation in the North Russian rivers//Biodiversity and conservation of boreal nature. Finland. P. 24-25.

Sterligova O., Komulaynen S. Pavlovsky S., Ilmast N., Kuchko J. 2001. Effect of the trout farm on the lake-river ecosystem of the salmon river Lishma. //Ecohydrology & Hydrobiology Poland. 1. P. 219-228.

Комулайнен С.Ф. 2001. Структурно-функциональная организация перифитона как экотонного сообщества//Материалы 7 съезда ВГБО Калининград. С. 182-183.

Комулайнен С.Ф. 2001. Перифитон. В сб. Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск. С. 170-177.

Komulaynen S. 2002. Features of periphyton in some rivers of north-western Russia. Stuttgart. Verh. Internat. Verein. Limnol. 27 (5): 3159-3162.

Комулайнен С.Ф. 2002. Формирование структуры фитоперифитона рек Карелии. Автореферат диссертации на соискание уч. ст. канд. наук. СП. 23 с.

Komulaynen S. 2002. Use of periphyton for monitoring in rivers in Northwest Russia. J. of Applied Phycology 14: 57-62,

Vlasova I. L., Komulainen S.F. Kukharev V. I., Litvinenko A. V., Lozovik P. A., Ryabinkin A. V., Salo J. A., Freidling A. V., Chekryzeva T. A. 2002. Hydrographic, meteorological, hydrobiological characteristics and assessment of the territory //The Finnish Environment, 577. 14-18.

Стерлигова О.П., Павлов В. Н., Ильмаст Н.В. Павловский С.А., Комулайнен С.Ф. Кучко Я.А. 2002. Экосистема Сяmозера (биологический режим и использование). Петрозаводск. 119 с.

Komulaynen S. 2002 Periphyton in lake-river system - an ecotone within an ecotone. Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart. 28. P. 1824-1826.

Комулайнен С.Ф. 2003. Структура и функционирование фитоперифитона в реках национального парка Паанаярви. Труды КарНЦ РАН. Серия Биология. Вып. 3. С. 124-129

Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск КарНЦ РАН. 43 с.



Komulaynen S. 2003 Periphytic algal communities in some rivers of the northern coast of Lake Ladoga//Publication of Karelian Institute. №138. Joensuu. P. 160-164.

Комулайнен С.Ф. 2003. Перифитон //Разнообразие биоты Карелии: виды, сообщества и условия формирования. Петрозаводск. С. 178-188.

Китаев С. П., Стерлигова О. П., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. 2003. Оценка влияния форелевой фермы на озерно-речную систему реки Лижма (Бассейн Онежского озера) // Журнал Биология внутренних вод. 2. С. 92-99.

Komulaynen S. 2003. Algae cenosis biodiversity formation in the North Russian rivers//The Finnish Environment. № 485. P. 170-174.

Комулайнен С.Ф. 2003. Водоросли в питании водных беспозвоночных типичных для эпилитона небольшой реки//Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Борок. С. 147-148.

Комулайнен С.Ф. 2003. Географическое положение водосборов как фактор, определяющий структурно функциональное разнообразие фитоперифитона в водотоках Восточной Фенноскандии. //Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана. Петрозаводск. С. 72-76.

Комулайнен С.Ф. 2003. Водоросли/Материалы инвентаризации природных комплексов и научное обоснование ландшафтного заказника «Сыроватка». Петрозаводск, с. 73-76.

Комулайнен С.Ф. 2003. Пространственная динамика фитоперифитона в малых реках//Труды КарНЦ РАН. Вып. 4. 2003. С. 37-39

Komulaynen S. 2003. Periphyton // Biotic diversity of Karelia: species, communities and condition of formation. P. 153-163.

Комулайнен С.Ф. 2003. Фитоперифитон в некоторых реках северного побережья Ладожского озера//Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. 2002. Санкт-Петербург АССПИН 2003. С. 112-116

Комулайнен С.Ф. 2004. Фитоперифитон рек Республики Карелия//Ботанический журн., т. 89, №3. С. 18-35.

Komulaynen S. 2004. Experience of using phytoperiphyton monitoring in urban watercourses//Oceanological and Hydrobiological Studies. 33(1) p. 65-75.

Комулайнен С.Ф. 2004. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии Петрозаводск. 182 с.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 25.01.05.

Формат 60x84<sup>1/16</sup>. Бумага офсетная. Гарнитура «Times».

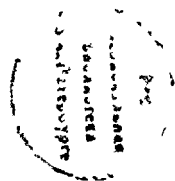
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 2,5. Усл. печ. л. 1,4.

Тираж 100 экз. Изд. № 2. Заказ № 471

Карельский научный центр РАН  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50  
Редакционно-издательский отдел



22 АПР 2005



1299