

10. Pomeroy L. R. // Bio Science. 1974. № 24. P. 499–504.
11. Sladeckova A., Sladeczek V. // Arch. Protistenk. 1966. № 109(4). P. 223–225.
12. Wahl M. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1989. № 58(1–2). P. 175–189.
13. Yongue W. H. Jr., Cairns J. Jr. // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1978. № 25. P. 787–801.
14. Zolotarev V. A. // University of Joensuu Publications of Karelian Institute. 1995. № 112. P. 271–275.

*Юрате КАСПЕРОВИЧЕНЕ,  
Юрате КАРОСЕНЕ —  
Институт ботаники,  
Вильнюс, Литва*

УДК 581:574.526.

### **СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭПИФИТОНА И ФИТОПЛАНКТОНА ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ОЗ. СПЕРА (ЛИТВА)\***

*АННОТАЦИЯ. Исследованы летний комплекс фитопланктона и водорослей эпифитона в сообществах тростника и кубышки, содержание хлорофилла *a* и уровень фотосинтетической активности в литорали мелководного оз. Спера (Литва). Оценено влияние некоторых абиотических и биотических факторов среды на развитие сообществ фотоавтотрофов.*

*Data on species composition of phytoplankton and epiphyton as well as their abundance, chlorophyll *a* content, photosynthetic activity in the littoral zone of the shallow Lake Spera (Lithuania) in summer 2001 are presented. Some important biotic and abiotic factors determining the development of phytoplankton and epiphyton algae are discussed.*

#### **Введение**

В гидроэкологии фитопланктону, как одному из продуцентов органического вещества в пресных водоемах, традиционно уделяется основное внимание. В последние десятилетия исследованиям взаимоотношений сообществ водорослей планктона и бентоса в мелководных водоемах уделяется все больше внимания [1–3]. Отдельные группы фотоавтотрофных организмов занимают определенные ниши в водоемах, и их роль в различных водных экосистемах неодинакова. Более полное понятие процессов, протекающих в пресноводных водоемах, особенно мелководных, возможно лишь при исследовании всего комплекса фотоавтотрофов-фитопланктона, перифитона и макрофитов.

В прибрежной зоне водоемов формируются специфические абиотические условия для функционирования литоральной альгофлоры. В ней ярко выражены гидродинамические, физико-химические процессы, а энергетическая ценность увеличивается из-за высоких продукционных возможностей первичных продуцентов [4]. Доля первичной продукции перифитона и планктона (литоральной альгофлоры) в общей

\* Выражаем благодарность руководителю лаб. Гидрботаники Р. Пашкаускасу за всестороннюю помощь, ценные советы при оформлении работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Государственного Фонда Науки и Образования Литвы. Проект К-083.

первичной продукции озер может измениться в широких пределах (до 83%) в зависимости от трофического уровня водоема [5–7]. Альгоценозы литорали характеризуются высокими возможностями регулирования процессов трансформации органического вещества и энергии на уровне экосистемы озера [4, 6, 7].

Сукцессия водорослей фитопланктона — основное направление исследований альгологов-лимнологов Литвы [8–11]. Фитопланктон небольших озер изучен слабо, а по исследованиям фитоперифитона данных нет, несмотря на то, что почти половину озер Литвы (~6000) составляют небольшие, мелководные озера, площадь которых не превышает 0,5 га [12].

Задачами настоящей работы были исследование летнего комплекса фитопланктона и водорослей эпифитона в сообществах тростника и кубышки, содержания хлорофилла *a* и уровня фотосинтетической активности в литорали мелководного озера, а также оценить влияние некоторых абиотических и биотических факторов среды на видовое разнообразие, плотность, биомассу фотоавтотрофов в натуральных условиях.

### Материал и методика

Материалом для исследований послужили данные, полученные при анализе фитопланктона и эпифитона в июле 2001 г. в оз. Спера, ЮВ часть Литвы (рис. 1). Это небольшое (площадь 81,7 га), мелководное (средняя глубина 1,9 м) эвтрофированное озеро. Литоральная часть занимает более чем треть его площади. Тростник по периметру озера формирует сплошной пояс гелофитов, а кубышка — нимфеидов. Озеро характеризуется низкой прозрачностью (до 0,9 м). Гидрофизическая и гидрохимическая характеристика воды озера представлена в таблице 1.

Таблица 1

Гидрофизическая и гидрохимическая и характеристика воды озера Спера, июль 2001 г.

Точки отбора проб	Т, °С	pH	Электропроводность, $\mu\text{S}/\text{cm}$	O <sub>2</sub> , мг/л	С <sub>орг. раств.</sub> , мг/л	N <sub>общ.</sub> , мг/л	P <sub>общ.</sub> , мг/л	
Литораль	1	24,6	8,19	283	8,16	16,62	0,714	0,111
	2	24,3	8,24	284	7,36	17,77	0,721	0,533
	3	24,2	8,19	283	8,00	17,54	0,693	0,198
	4	24,1	8,27	283	7,65	16,62	0,586	0,222
Пелагиаль	23,6	8,16	286	10,40	18,46	0,536	0,722	

Пробы фитопланктона отбирали батометром Рутнера у поверхности воды (0–0,5 м), фиксировали формальдегидом, концентрировали осадочным методом. Водоросли эпифитона отбирали в трех повторностях в наиболее густых зарослях сообществ тростника обыкновенного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud.) и кубышки желтой (*Nuphar lutea* (L.) Sm.). Смыв водорослей проводили со стеблей тростника и черешков кубышки на глубине 20–50 см от поверхности воды (по данным исследований У. Мюллер [13], это наиболее продуктивный участок эпифитона) и листовой пластинки кубышки. Эпифитон помещали в физиологический раствор, откуда, предварительно перемешав, отбирали пробы для изучения видового разнообразия, численности, содержания хлорофилла *a*, интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания.

Численность и биомассу водорослей учитывали счетно-объемным методом в камере Нажжота (0,05 мл). Содержание хлорофилла *a* измеряли спектрофотометрически в ацетоновом экстракте [14]. Исследования процессов фотосинтетической активности и дыхания проводили с помощью кислородной модификации метода склянок [15].

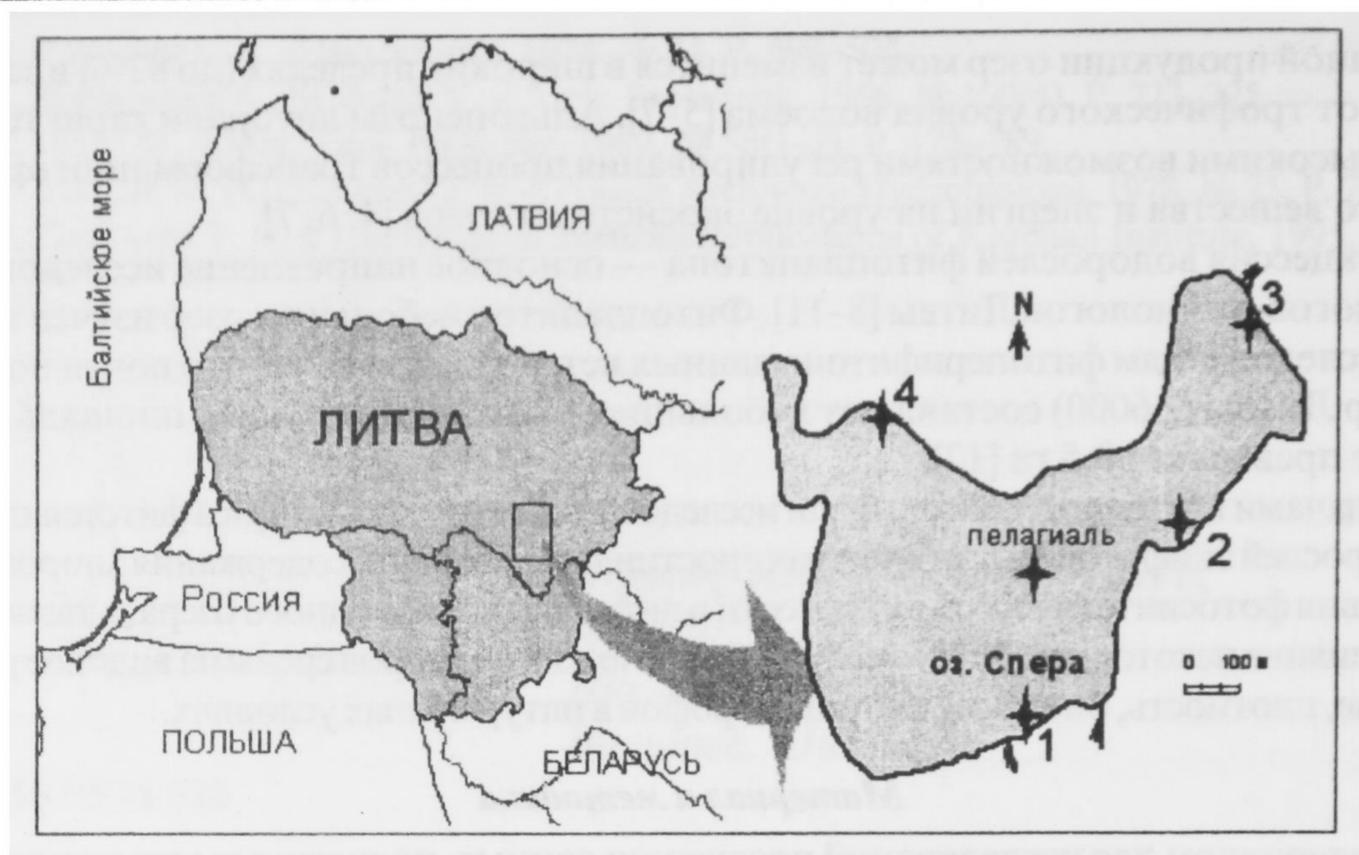


Рис. 1. Схема расположения точек отбора проб фитопланктона и эпифитона в оз. Спера

### Результаты и обсуждение

Фитопланктон и эпифитон оз. Спера характеризуются большим видовым разнообразием и высокими показателями продуктивности — численности и биомассы. Всего в составе фитопланктона и эпифитона отмечено соответственно 114 и 116 видов и внутривидовых таксонов водорослей.

По числу видов в планктоне преобладают *Bacillariophyceae* (26%), *Cyanophyceae* (22%), *Chlorophyceae* и *Chrysophyceae* (по 20% от общего числа видов). Плотность и биомасса фитопланктона открытой части озера были соответственно 21,1 млн единиц/л и 5,06 мг/л (рис. 2, А–Б). 96,2% от общей численности и 71,2% биомассы составляли цианобактерии *Lyngbya* sp. и *Aphanizomenon gracile* Lemm., среди которых первый вид составлял 91,3% численности и 38,4% биомассы. На четырех станциях литорали показатели продуктивности фитопланктона увеличиваются до двух раз (рис. 2, А–Б). Плотность водорослей достигала 49,9 млн. единиц/л, а биомасса — 11,3 мг/л. Преобладали те же виды, что и в пелагиали, но их относительная биомасса была незначительно меньше.

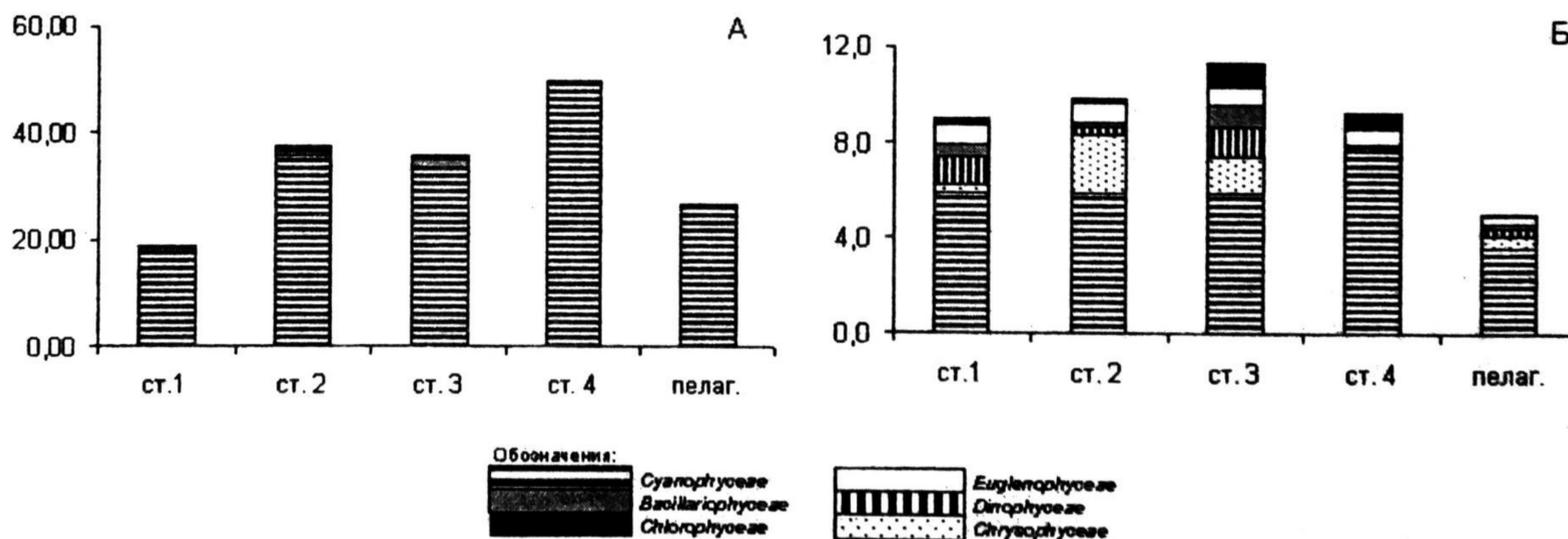


Рис. 2. Численность (млн. единиц/л, А) и биомасса (мг/л, Б) водорослей планктона в литорали и пелагиале оз. Спера, июль 2001 г.

В сообществе фитопланктона литорали увеличивается роль водорослей других систематических групп. Установлены повышение их видового разнообразия и двукратное увеличение биомассы. Следует выделить рост видового разнообразия и повышение продуктивности миксотрофных организмов, особенно золотистых и эвгле-

новых, в фитопланктоне литорали. Наиболее разнообразны и многочисленны виды родов *Chrysococcus*, *Kephyrion*, *Mallomonas*, *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus*, *Leposynclis*, развитию которых, по-видимому, способствовало большое содержание растворенного органического вещества (табл. 1).

В пробах фитопланктона пелагиали установлено самое высокое содержание хлорофилла *a* (42,9 мкг/л) по сравнению с литоральными (табл. 2). В планктоне озера преобладали деструкционные процессы. За исключением 3 станции, где деструкция органического вещества была ниже продукции эпифитона, отношение A/R выше единицы (табл. 2). Здесь увеличивается доля в биомассе зеленых, золотистых и др. водорослей, а цианобактерий — уменьшается (рис. 2).

Таблица 2

Содержание хлорофилла *a*, интенсивность фотосинтеза (A) и соотношение процессов фотосинтеза и дыхания (A/R) фитопланктона в оз. Спера, июль 2001 г.

Точки отбора проб	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	A, мгO <sub>2</sub> /л в в сутки	A/R
Литораль	1	32,8	1,32
	2	20,4	0,72
	3	25,0	0,96
	4	32,9	0,80
Пелагиаль	41,9	2,16	0,56

Эпифитные водоросли на основных ценозообразующих субстратах — тростнике и кубышке — в оз. Спера представлены преимущественно водорослями трех систематических групп: *Vacillariophyceae* (44%), *Cyanophyceae* (25%), и *Chlorophyceae* (22% от общего числа видов).

Плотность и биомасса (по хлорофиллу *a*) водорослей эпифитона на однородных субстратах в разных зонах литорали озера изменялись в незначительных количествах (рис. 3, 4). Максимальные их значение были на стеблях тростника: 11,3 млн единиц/дм<sup>2</sup> и 85,69 мг/дм<sup>2</sup> поверхности субстрата. На черешках кубышки численность и биомасса водорослей была меньше соответственно до 4 и 2 раз, по сравнению с эпифитом тростника.

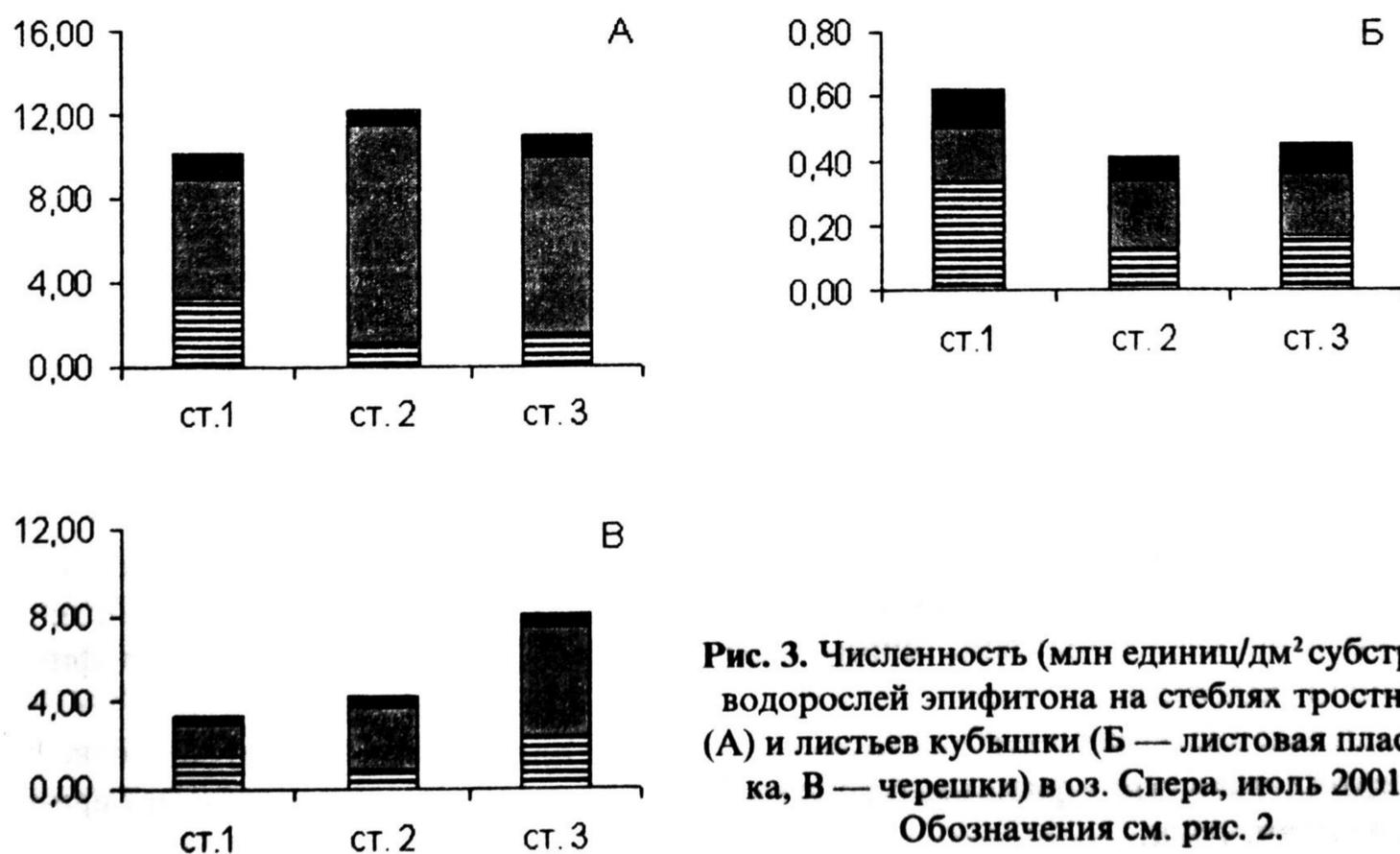


Рис. 3. Численность (млн единиц/дм<sup>2</sup> субстрата) водорослей эпифитона на стеблях тростника (A) и листьев кубышки (Б — листовая пластинка, В — черешки) в оз. Спера, июль 2001 г. Обозначения см. рис. 2.

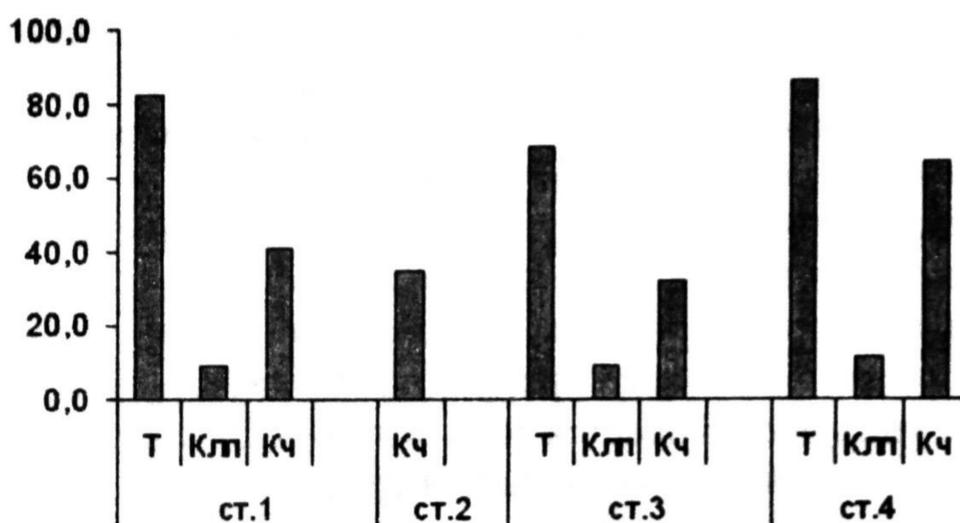


Рис. 4. Содержание хлорофилла *a* (мкг/дм<sup>2</sup> субстрата) в сообществах водорослей эпифитона на стеблях тростника и листьях кубышки в оз. Спера, июль 2001 г.

Обозначения: Т — тростник, Клп — листовая пластинка кубышки, Кч — черешок кубышки.

Преобладающий комплекс эпифитона кубышки составляли цианобактерии рода *Lyngbya*. В отдельных пробах их количество достигало 58% от общей численности водорослей. В эпифитоне черешков кубышки наблюдается повышение мелких колониальных цианобактерий (до 13% от общей численности водорослей).

В сообществах тростника доминировали главным образом диатомовые водоросли, численность которых достигала 83% от общего числа. Наибольший удельный вес в сообществах имели *Epithemia adnata* (Kutz.) Vrebbison, *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Muller и виды родов *Symbella*, *Gomphonema*. Основная роль сохранялась за *Achnanthes minutissima* Kutz., которая составляла до 30% общей численности. По-видимому, это объяснимо тем, что стебли тростника выделяют доступные водорослям соединения кремния [16].

На открытых участках литорали, где проекционное покрытие макрофитов достигает 20–40%, независимо от видов макрофитов, в эпифитоне увеличивается доля диатомовых водорослей. Виды типичных обрастателей, способных слизистыми тяжами прикрепляться к субстрату, в основном из родов *Achnanthes* и *Symbella*, составляли наибольший процент от общей численности. В густых сообществах макрофитов (проекционное покрытие 50–70%) увеличивается плотность цианобактерий.

Оценить значимость продукционных возможностей водорослей эпифитона сложно, поскольку он включает в себя нитчатые синезеленые водоросли, слегка прикрепленные или даже свободно плавающие среди макрофитов.

Значения интенсивности фотосинтеза водорослей эпифитона невысокие, в основном, колеблются в пределах 0,01–0,31 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup> субстрата в сутки (рис. 5). Отмечены существенные различия в фотосинтетической активности эпифитона на одних и тех же видах макрофитов в различных частях водоема. Большая доля органического вещества эпифитона создается на полупогруженных растениях. Максимальные процессы фотосинтетической активности не совпадают с максимальной биомассой эпифитона. Деструкционные процессы проходили интенсивно — 0,24–8,48 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup> субстрата в сутки. Отношения A/R были, соответственно, ниже единицы. По-видимому, высокая температура воздуха и воды озера способствовала интенсивному потреблению кислорода в перифитонном сообществе.

В оз. Спера выедание — менее значительный фактор для фитопланктона и перифитона в сообществах, в которых доминантами являются цианобактерии. Нанопланктонные нитчатые цианобактерии в наименьшей степени включаются в трофическую цепь водоемов.

Преобладание одних и тех же видов водорослей в планктоне и эпифитоне позволяет предполагать, что в фитопланктоне оз. Спера обнаружены водоросли метафитона, а не планктона.

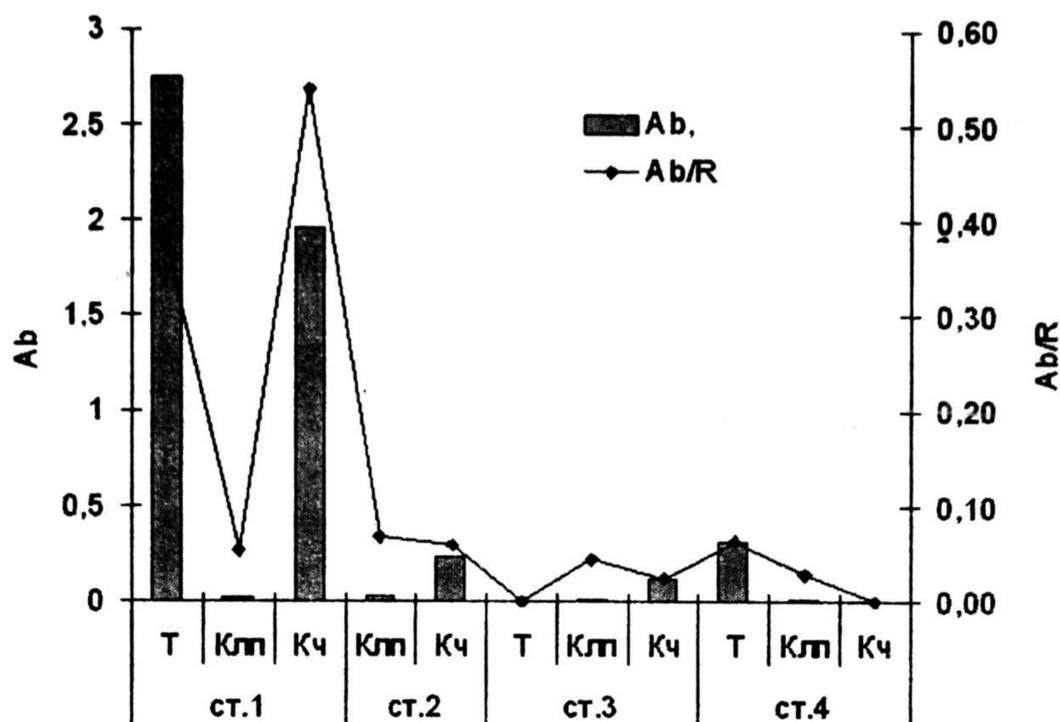


Рис. 5. Фотосинтетическая интенсивность ( $A$ , мг  $O_2$ /дм<sup>2</sup> субстрата в сутки) и соотношение процессов фотосинтеза и дыхания ( $A/R$ ) сообщества водорослей эпифитона на стеблях тростника и листьях кубышки в оз. Спера, июль 2001 г. Обозначения см. рис. 4.

В озерах разной трофности установлена прямая зависимость между содержанием хлорофилла  $a$  и биомассой фитопланктона [17]. Однако в оз. Спера не прослеживается достоверная зависимость между содержанием хлорофилла  $a$  и биомассой фитопланктона. Получена корреляция с низким уровнем значимости. Прямая зависимость с наиболее высоким положительным коэффициентом корреляции ( $r = 0,65$ ) отмечалась лишь при сопоставлении биомассы фитопланктона и содержания общего азота.

В эпифитоне тростника и листовой пластинки кубышки, как и в планктонном сообществе, была получена прямая зависимость с высоким уровнем положительной корреляции ( $r = 0,84$ ,  $r = 0,98$ ) между биомассой водорослей и содержанием общего азота. При сопоставлении биомассы эпифитона на черешках кубышки и общего азота также получили прямую зависимость, но с высоким отрицательным уровнем корреляции ( $r = -0,78$ ).

Известно, что водоросли планктона в эвтрофных водоемах угнетают развитие сообществ эпифитона [1, 18, 19]. В первую очередь интенсивно развивающийся планктон препятствует проникновению света в толщу воды водоема. Конкуренция фитопланктона и эпифитона за питательные вещества менее выражена. Водорослям эпифитона они доступны не только из окружающей среды, но и непосредственно выделяемые растениями. Некоторые виды могут ассимилировать до 60% соединений фосфора, выделяемых макрофитами [16, 20]. Сопоставив численность фитопланктона и эпифитона на всех макрофитах оз. Спера, проследили достоверную значимость с высоким отрицательным уровнем корреляции ( $r$  в пределах  $-0,74$  до  $-0,95$ ).

Известно, что макрофиты оказывают наибольшее влияние на сообщества эпифитона в водоемах с небольшим количеством питательных веществ [16, 21, 22]. Однако в эвтрофном оз. Спера полученные данные дают основание полагать, что степень обрастания зависит от видов макрофитов. Численность и биомасса эпифитона на гелофитах значительно выше по сравнению с нимфеидами. Состав доминирующего комплекса, соотношение видов и отдельных групп водорослей в эпифитоне заметно отличались, несмотря на то, что видовое разнообразие водорослей сообществ эпифитона было сходным. Это согласуется с данными других исследователей, указывающих на то, что от видов макрофитов наиболее сильно зависят количественные показатели эпифитона [23]. Различия в сообществах эпифитона, по-видимому, также определены различной скоростью колонизации отдельных видов водорослей [1].

При большом разбросе проекционного покрытия макрофитов (20–70%) в литорали оз. Спера, не получены низкие уровни корреляции между всеми исследованными показателями эпифитона, а в частности проследив соотношения между численности получен отрицательный уровень корреляции. Получены данные также не позволяют достоверно выделить роль динамики вод в небольшом мелководном озере.

#### Заключение

Флора фитопланктона и эпифитона оз. Спера богата видами водорослей. В доминирующий комплекс планктона и эпифитона входит один и тот же вид водорослей (цианобактерии рода *Lyngbya*). Полученные данные видового разнообразия, плотности и биомассы летнего фитопланктона и эпифитона позволяют оценить степень влияния на развитие каждой из двух групп разного уровня фотоавтотрофов в литорали мелководного эвтрофного озера Спера. Определенная роль биогенных элементов в развитии летнего фитопланктона и эпифитона не прослеживается.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Hansson L. A. Effects of competitive interactions on biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1988. Vol. 3. № 1. P. 121–128.
2. Havens K. E., East T. L., Meerker R. H. et al. Phytoplankton and periphyton responses in situ experimental nutrient enrichment in shallow subtropical lake // *J. of Plankt. Res.* 1996. Vol. 1. № 3. P. 551–566.
3. Sand-Jansen K., Borum J. Interactions among phytoplankton, periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries // *Aquatic Botany.* 1991. Vol. 41. P. 137–175.
4. Harrison S. C., Hildrew A. G. Patterns in the epilithic community of a lake littoral // *Freshwater Biology.* 1998. Vol. 39. P. 477–492.
5. Макаревич Т. А. Роль перифитона в новообразовании органического вещества в озерах // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: Тез. докл. Зоологический ин-т РАН. СПб., 2000. С. 106–107.
6. Hansson L. A. Factors regulating periphytic algal blooms // *Limnol. Oceanogr.* 1992. Vol. 37. № 2. P. 322–328.
7. Wetzel R. G. Land-Water interfaces: attached microorganisms, littoral algae and zooplankton // Wetzel R. G. *Limnology, Lake and River ecosystems.* US: California, 2001. P. 577–135.
8. Янкавичюте Г. Развитие фитопланктона в озере Друкшай в 1979–1987 гг. // Тр. АН ЛитССР. 1989. Т. 3. № 105. С. 8–96.
9. Оленина И. Видовой состав фитопланктона залива Куршю марес и прибрежной зоны юго-восточной части Балтийского моря // *Botanica Lithuanica.* 1996. Vol. 2. № 3. С. 259–300.
10. Kavaliauskiene J. Algae of Lithuanian lakes. Vilnius: Institute of Geography, 1996. 173 p.
11. Kostkevičiune J., Bakunaite J., Naujalis J. Analysis of phytoplankton structure in Lithuanian lakes // *Biologija. Lithuania.* 2001. № 2. P. 84–87.
12. Taminskas J. Limnologines duomenų bazės raida ir aktualijos / *Geografija Lietuvoje.* Vilnius: Geografijos institutas, 2001. P. 197–208.
13. Muller U. Vertical zonation and production rates of epiphytic algae on *Phragmites australis* // *Freshwater biology.* 1995. Vol. 34. P. 69–80.
14. Parsons T. R., Strickland J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // *J. Mar. Res.* 1963. Vol. 21. № 3. P. 103–124.
15. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Мн.: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
16. Wetzel R. G. Benthic algae and nutrient cycling in lentic freshwater ecosystems / *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems.* Eds. Stevenson R. J., Bothwell M. I., Lowe R. L. US: Academic press, INC, 1996. P. 641–667.
17. Трифонова Р. С., Десортова Б. Хлорофилл как мера биомассы фитопланктона в водоемах разного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Л.: Наука, 1983. С. 58–80.
18. Hansson L. A. Quantifying the impact of periphytic algae on nutrient availability for phytoplankton // *Freshwater Biology.* 1990. Vol. 24. P. 265–273.

19. Lowe R. L. Periphyton patterns in lakes // Algal ecology: freshwater benthic ecosystems / Eds. R. J. Stevenson, M. I. Bothwell, R. L. Lowe. US: Academic press, INC, 1996. P. 57–76.
20. Burkholder J. M., Wetzel R. G. Microbial colonization on natural and artificial macrophytes in a phosphorus-limited hardwater lake // Journal of Phycology. 1989. Vol. 25. P. 55–65.
21. Lalonde S., Downing J. A. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth and macrophyte architecture // Can. J. of Fisheries and aquatic Sciences. 1991. Vol. 48. P. 2285–2291.
22. Burkholder J. M. Interactions of benthic algae with their substrata / Algal ecology: freshwater benthic ecosystems / Eds. R. J. Stevenson, M. I. Bothwell, R. L. Lowe. US: Academic press, INC, 1996. P. 253–297.
23. Cattaneo A., Galanti G., Gentinetta S., Romo S. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake // Freshwater Biology. 1998. Vol. 39. P. 725–740.

*Тамара Александровна МАКАРЕВИЧ —  
биологический факультет,  
Белорусский государственный  
университет, Минск, Беларусь*

УДК 574.586 (28)

### **ВКЛАД ПЕРИФИТОНА В СУММАРНУЮ ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ОБЗОР)**

*АННОТАЦИЯ. Представлены результаты обобщения и анализа материалов, характеризующих соотношение продукции перифитона и других первичных продуцентов в континентальных водных экосистемах.*

*The paper contains results of generalization and analysis of materials characterizing the ratio between production of periphyton and other primary producers in the continental water ecosystems.*

До последнего времени при исследовании биотического круговорота в водоемах энергетический вход в экосистемы в основном оценивают по продукции фитопланктона. Вклад в общую первичную продукцию перифитона, микрофитобентоса, макрофитов, как правило, количественно выражают с большим приближением либо вовсе не учитывают. Очевидно, что, если для крупных глубоководных водоемов это оправдано, то для мелководных и малых озер, рек, стариц, прудов — совершенно недопустимо.

Настоящая работа представляет собой попытку обобщения и анализа имеющихся в литературе материалов, характеризующих соотношение продукции перифитона и других первичных продуцентов в континентальных водных экосистемах.

Данные такого рода достаточно редки, поскольку получение их предполагает проведение масштабных комплексных исследований на экосистемном уровне. Кроме того, материалы чрезвычайно трудны для анализа из-за отсутствия единой методологии и методов исследования перифитона. Во-первых, трудности возникают вследствие неоднозначности толкования понятия «перифитон». Далеко не все авторы принимают выделение в виде самостоятельных экологических группировок «перифитона» и «микрофитобентоса». Ряд исследователей [18, 20, 33, 36] к перифитону относят эпипелон и эпипсаммон, и, таким образом, приводимые ими величины