

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

представляют собой суммарную первичную продукцию перифитона и микрофитобентоса. Другие авторы, наоборот, сообщества на любых субстратах, независимо от их положения относительно дна водоема, относят к бентосу, либо рассматривают перифитон как частный случай бентоса и употребляют понятия «перифитонные» и «бентические сообщества» как синонимы [27, 34]. В ряде работ [30, 35] приводится суммарная величина первичной продукции «литоральных водорослей» без указания относительной значимости отдельных составляющих этой сборной группы.

Во-вторых, анализ материалов затруднен вследствие отсутствия унифицированных методов определения первичной продукции. Все многообразие существующих методов и методических приемов с определенной долей условности можно объединить в две группы: «скляночные» и «аккумулятивные» [7, 31]. В основе первой лежит принцип метода склянок. Роль классических склянок чаще всего играют камеры различных конфигураций и объемов. Суть «аккумулятивных» методов заключается в определении прироста массы перифитона тем либо иным способом (по приросту сухого или органического вещества, количества углерода или хлорофилла). Величины продукции перифитона, полученные «скляночными» и «аккумулятивными» методами, несут несколько различную смысловую нагрузку. Мы уже обсуждали ранее этот вопрос [8]. Тем не менее, учитывая важность момента, позволим себе еще раз акцентировать на нем внимание. Величина продукции, определенная «скляночными» методами, является результирующей процессов фотосинтеза водорослей и дыхания всех компонент сообщества, т. е. аналогична чистой продукции планктона. При определении продукции «аккумулятивными» методами ее величина является результирующей процессов фотосинтеза, колонизации субстрата организмами из окружающей среды и седиментации вещества из толщи воды, с одной стороны, и процессов деструкции, смыва и выедания перифитона, с другой. Таким образом, наряду с продукцией органического вещества и деструкцией его внутри системы имеет место поступление вещества извне (в том числе, и за счет чисто физических процессов оседания) и вынос из системы. Кроме того, «аккумулятивные» методы, в отличие от «скляночных», не учитывают внеклеточную продукцию водорослей.

Не вызывает сомнения важность количественной оценки внешних потоков вещества. Это необходимо для адекватной характеристики продукционного процесса перифитонных сообществ и оценки их вклада в суммарную первичную продукцию экосистемы. Очевидно, что та часть прироста общей массы перифитона, которая обеспечивается за счет колонизации субстрата и седиментации вещества на его поверхности, не является следствием продуцирования органического вещества перифитонным сообществом. Количественная оценка процесса «экспорт–импорт» важна также с точки зрения сопоставимости величин, полученных «скляночными» и «аккумулятивными» методами. Нами на примере оз. Нарочь с помощью метода экспериментальных субстратов сделана попытка оценки значимости внешних потоков вещества [7]. В течение вегетационного сезона параллельно определяли продукцию перифитона методом склянок в кислородной модификации и аккумулятивным методом (по приросту углерода). Показано, что только на ранних этапах формирования перифитона существенная часть прироста его массы идет за счет колонизации субстрата. В целом же прирост массы перифитона, хотя и с некоторыми допущениями, отражает чистую продукцию сообщества. Средние за вегетационный сезон величины чистой продукции перифитона, определенные разными методами, оказались близкими: $0,11 \pm 0,03$ и $0,08 \pm 0,02$ г органического вещества на 1 м^2 субстрата соответственно. Можно предположить, что для сформированных сообществ значение внешних потоков вещества либо несущественно, либо разнонаправленные потоки уравновешивают друг друга. Таким образом, результаты эксперимента дают основание сопоставлять величины, полученные «скляночными» и «аккумулятивными» методами, понимая, естественно, некоторую условность таких сопоставлений.

Кроме рассмотренных выше причин, анализ имеющихся в литературе материалов затруднен тем, что в большинстве публикаций данные приводятся без указания ряда важных экосистемных параметров, от которых зависят продукционные показатели перифитона и вклад его в суммарную первичную продукцию. На этом обстоятельстве акцентирует внимание В. В. Бульон [5], подчеркивая особую важность таких параметров, как средняя и максимальная глубина озера, прозрачность воды, глубина станций, биогенная нагрузка, географическая широта.

В таблице 1 представлены материалы, отражающие соотношение продукции перифитона и других первичных продуцентов в водоемах и водотоках мира. Несмотря на «разнокачественность» данных, накопленные к настоящему времени материалы дают основание для некоторых обобщений.

Таблица 1

**Вклад различных первичных продуцентов
в образование органического вещества в пресноводных экосистемах**

Водоем/водоток, продуцент	Площадь акватории, га	Средняя глубина, м	Продукция, кг С/ га за год	Доля в общей продукции, %	Примечание	Источник
1	2	3	4	5	6	7
Оз. Латниярви, Швеция Фитопланктон Перифитон Макрофиты		16,5		60,0 15,0 20,0		[1]
Оз. Пааярви, Финляндия Фитопланктон Перифитон Макрофиты Аллохтонное органическое вещество	1340,0	14,4		58,9 1,9 6,7 32,5		[19]
Оз. Зеленецкое, Россия Эпифитон	4,0	8,0	0,18	27,0 ¹	Олиготрофное. Хорошо выражена каменистая литораль. Макрофиты практически отсутствуют.	[2]
Оз. Красное, Россия Фитопланктон Перифитон	913,0	6,6	946,0 4,3	86,8 0,4	Мезотрофное. Литораль 17,3% площади озера, заросли макрофитов – 3%.	[3]
Оз. Борисовское, Россия Эпифитон	140,0	3,6	7,0	0,5 ¹	Эвтрофное. Макрофиты – 13% площади озера.	[12]
Оз. Малое Луговое, Россия Эпифитон	20,0	2,0	14,0	2,5 ¹	Мезотрофное. Макрофиты – 18% площади озера.	[12]
Оз. Снегковское, Россия Эпифитон	60,0	4,0	1,0	0,5 ¹	Олиготрофное. Макрофиты – 5% площади озера.	[12]
Оз. Охотничье, Россия Эпифитон	10,0	4,7	43,0	20,0 ¹	Олиготрофное. Макрофиты – 35% площади озера.	[12]
Оз. Большое Раковое, Россия Фитопланктон Перифитон Макрофиты Мезофитон (плавающие нитчатые водоросли)	1000,0	1,0	348 384 1061 37	19 21 58 2	Высокоэвтрофное, макрофитное. Макрофиты – 60% площади озера.	[13]
Оз. Вишневецкое, Россия Фитопланктон Перифитон Макрофиты	2000,0	2,0	21310 61 257	87 2,5 10,5	Высокоэвтрофное. Макрофиты – 7% площади озера.	[13]

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Оз. Кубенское, Россия	40000,0	2,5			Макрофиты покрывают 30% площади озера.	[10]
Фитопланктон			600,0	72,0		
Перифитон			85,0	10,0		
Макрофиты			150,0	18,0		
Оз. Онежское, Россия	1000000,0	30,0			Мезотрофное.	[11]
Фитопланктон			300,0–1360,0	96,6–99,1		
Перифитон			7,9–9,1	0,7–2,4		
Макрофиты			2,8	0,2–0,9		
Оз. Лача, Россия	16600,0				Мелководное, эвтрофное. Макрофиты – 48% площади озера.	[30]
Фитопланктон			996,0	36,9		
Литоральные водоросли			725,0	26,9		
Макрофиты			979,0	36,3		
Оз. Кальгаард, Дания	10,5	4,7			Малое олиготрофное с мягкой водой.	[36]
Фитопланктон			241,0	52,3		
Литоральные водоросли			5,0	1,1		
Макрофиты			215,0	46,6		
Оз. Эсром, Дания			1730,0	22,0	Литораль – 27% площади озера.	[25]
Фитопланктон			1700,0	75,9		
Эпифитон			70,0	3,1		
Микрофитобентос			350,0	15,6		
Полупогруженные макрофиты			50,0	2,2		
Погруженные макрофиты			70,0	3,1		
Оз. № 239, Канада	56,1	10,5			Олиготрофное с мягкой водой.	[36]
Фитопланктон			823,0	99,0		
Литоральные водоросли (в основном эпипитон)			8,1	1,0		
Оз. № 240, Канада	44,1	6,1			Олиготрофное с мягкой водой.	[36]
Фитопланктон			501,0	98,2		
Литоральные водоросли (в основном эпипитон)			9,0	1,8		
Оз. Глубокое, Россия	59,3	9,3			Мезотрофное. Макрофиты покрывают 8% площади. Продукцией микрофитобентоса пренебрегли.	[4,14]
Фитопланктон			375,0	68,0		
Перифитон (= эпифитон)			33,5	7,0		
Макрофиты			135,0	25,0		
Оз. Нарочь, Беларусь	7960,0	9,0			Мезотрофное, литораль – 30% площади озера.	[15]
Фитопланктон			620,0	49,5		
Эпифитон			500,0	39,9		
Макрофиты			133,0	10,6		
Оз. Мясстро, Беларусь	1310,0	5,4			Эвтрофное, литораль – 18% площади озера.	[15]
Фитопланктон			1896,0	80,3		
Эпифитон			165,0	7,0		
Макрофиты			300,0	12,7		
Оз. Баторино, Беларусь	630,0	3,0			Эвтрофное.	[15]
Фитопланктон			2414,0	94,3		
Эпифитон			27,0	1,0		
Макрофиты			120,0	4,7		
Оз. Миколайское, Польша	460,0	11,0			Эвтрофное, Литораль – 19% площади озера.	[1]
Фитопланктон				82,0		
Перифитон				6,0		
Макрофиты				12,0		
Оз. Мертвое, Польша	29,6	9,3			Эвтрофное. Макрофиты – 22% площади озера.	[29]
Фитопланктон: пелагический				88,9 ²		
литоральный				4,7 ²		
Эпифитон				6,4 ²		
Оз. Черное, Польша	8,7	4,3			Эвтрофное. Макрофиты – 49% площади озера.	[29]
Фитопланктон: пелагический				51,8 ²		
литоральный				6,5 ²		
Эпифитон				41,7 ²		
Оз. Мочадло, Польша	0,16	2,5			Дистрофное. Макрофиты – 100% площади озера.	[29]
Фитопланктон				59,4 ²		
Эпифитон				40,6 ²		

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Оз. Лаврентия, США Фитопланктон Эпифитон Эпипелон Макрофиты (преимущественно погруженные)	5,0	5,9	434,0 399,0 879,0	25,4 22,1 1,2 51,3	Олиготрофное с жесткой водой.	[37]
Оз. Боракс, США Фитопланктон Литоральные водоросли Макрофиты (преимущественно <i>Ruppia maritima</i>)	39,8	0,5	926,0 692,0 12,0	56,8 42,5 0,7	Соленое мелководное.	[35]
Оз. Марион, США Фитопланктон Литоральные водоросли (в основном эпипелон) Макрофиты	13,3	2,2	8,0 310,0 180,0	1,6 62,2 36,1	Олиготрофное с мягкой водой.	[36, 18]
Оз. Тахо, США Эпилитон + эпипсаммон	49900,0	313,0		0,2	Глубоководное субальпийское. Литораль – 18,7% площади озера.	[20]
Оз. Лоуренс, США Фитопланктон Перифитон Макрофиты		5,9		26,0 23,0 51,0		[1]
Оз. Игл, США Фитопланктон Эпилитон Эпифитон Макрофиты (надводные)	12150,0	7,0	1168,0 95,0 47,0 51,0	85,8 7,0 3,5 3,8	Эвтрофное. Субальпийское с жесткой водой.	[23]
Оз. Мирро, США Фитопланктон Перифитон Макрофиты Аллохтонное органическое вещество	15,0	5,5		65,3 1,8 2,4 24,9	Не все источники органического вещества учтены, поэтому сумма <100 %.	[19]
Оз. Вудс, США, Новый Брувик Фитопланктон Перифитон Макрофиты Аллохтонное органическое вещество	1,1	0,9		6,1 3,2 90,7		[19]
Оз. Пирамид, США, Невада Фитопланктон Перифитон Макрофиты Аллохтонное органическое вещество	44600,0	59,0	1870,9 6,5 73,7	95,9 0,3 0,0 3,8	Соленое озеро. Субстрат для перифитона: мелкий и средний песок, гравий, галька, туф.	[19]
Киевское водохранилище, Украина Фитопланктон Микрофитобентос	92200	4,0	246,8 427,3	22,2 38,4		[9]
Кременчугское водохранилище, Украина Фитопланктон Микрофитобентос Перифитон Нитчатые водоросли Макрофиты	225200	6,0	173,2 227,8 85,9 18,2 219,6	23,9 31,4 11,9 2,5 30,3		[9]
Рыбный пруд, Богемия Фитопланктон Перифитон Макрофиты				7 ³ 21 ³ 70 ³		[26]

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Рыбный пруд Опатовицкий, Богемия Фитопланктон Перифитон Макрофиты				9-36 ³ 5,5-11 ³ 53-83,5 ³		[26]
Р. Темза, Англия Фитопланктон Перифитон Макрофиты				90,0 8,0 2,0		[1]
Р. Бере-Стрим, Англия Фитопланктон Перифитон Макрофиты				10,0 90,0		[1]
Рут-Спринг, США Фитопланктон Перифитон Макрофиты				100,0 0,0		[1]
Силвер-Спринг, США Фитопланктон Макрофиты Перифитон				30,0 70,0		[1]
Новая Река, США, Виргиния Перифитон (в основном эпицитон) Макрофиты Аллохтонное органическое вещество				19,5 20,5 60,4	Длина реки 135 км. Роль фитопланктона не существенна.	[22]

Примечания: 1 — процент от величины продукции фитопланктона;
2 — процент от величины общей продукции водорослей;
3 — процент от литоральной продукции.

Большинство исследований выполнено на озерах. Доля первичной продукции перифитона в общей первичной продукции озер может изменяться в широких пределах — от 0,2% (в сумме с эпипсаммоном) в большом глубоководном субальпийском озере Тахо (США, Калифорния, Невада) [20] до 62,2% (в сумме с эпипелоном) в мелководном олиготрофном озере Марион (США, Британская Колумбия) [36].

Есть несколько попыток создания концептуальных моделей, характеризующих роль перифитона в суммарной первичной продукции озер [5, 21, 28, 32, 33, 34]. Все они базируются на зависимости доли первичной продукции перифитона в суммарной первичной продукции от морфометрии озер и их трофического статуса. Следует оговориться, что в цитируемых работах перифитон и микрофитобентос не разграничиваются. Тем не менее, общие положения остаются справедливыми и конкретно для перифитона. В градиенте от малых прудов до больших глубоководных озер морфометрия детерминирует количественное соотношение жизненного пространства прикрепленных и планктонных первичных продуцентов («benthic and pelagic habitat») [17]. Величина жизненного пространства для перифитона определяется, с одной стороны, количеством субстрата, пригодного для заселения перифитонными организмами, а с другой, глубиной проникновения света — энергетического ресурса первичной продукции.

Информативным морфометрическим параметром является также показатель глубины («depth ratio»), рассчитываемый как отношение средней глубины озера к максимальной [17]. Озера с низким показателем глубины часто имеют большие площади мелководий, характеризующиеся благоприятными условиями для развития перифитона. Примером могут служить озера Сингваллаватн с показателем глубины 0,28 и высоким вкладом в суммарную первичную продукцию прикрепленных водорослей [24] и Кастл (Калифорния), показатель глубины для которого равняется 0,3, а доля первичной продукции составляет почти половину суммарной продукции в озере

[16]. В эту схему хорошо укладываются данные, полученные нами для Нарочанских озер (Беларусь) [6]. Так, величины показателя глубины для озер Нарочь, Мястро и Баторино равняются 0,34; 0,48 и 0,55, а вклад перифитона в суммарную первичную продукцию составил соответственно 40; 7 и 1%.

Рассмотренные выше морфометрические параметры являются функцией глубины. Согласно концептуальной модели Ю. Вадебонкоеур и А. Штейнман [33], вклад прикрепленных сообществ в суммарную первичную продукцию озера обратно пропорционально связан с глубиной. Однако авторы обращают внимание на тот факт, что связь с глубиной чрезвычайно вариабельна. Причина кроется в возможном лимитировании прозрачности развитием фитопланктона, высокой концентрацией взвешенных веществ и растворенного органического вещества. Следует иметь в виду, что развитие фитопланктона также обратно связано с глубиной. При сходных уровнях концентрации биогенных элементов биомасса фитопланктона, как правило, выше в мелководных озерах, чем в глубоководных [33]. Кроме того, на характере зависимости первичной продукции перифитона от глубины сказывается характер субстрата и неоднородность его пространственного распределения [33].

Второй аспект проблемы, обсуждаемый в литературе, — зависимость между вкладом перифитона в общую первичную продукцию и трофностью озер. На основании материалов, представленных в таблице 1, связь с трофностью не прослеживается. Так, в олиготрофных озерах прикрепленные сообщества создают от 0,2 до 62,2% общей первичной продукции ($n = 9$), в мезотрофных — от 0,4 до 39,9% ($n = 5$), в эвтрофных — от 0,4 до 41,0% ($n = 11$), в дистрофном озере — 40,6% ($n = 1$). Диапазоны минимальных и максимальных величин, зарегистрированных в озерах разного трофического статуса, практически одинаковы, за исключением существенно более высокого верхнего предела показателя значимости прикрепленных сообществ в метаболизме олиготрофных озер. Однако полученный результат не следует трактовать как свидетельство отсутствия связи между вкладом перифитона в суммарную первичную продукцию озер и их трофностью. Связь сложна и существенно модифицируется рядом экосистемных параметров, прежде всего, морфометрических.

Аналізу проблемы посвящена работа Ю. Вадебонкоеур с соавторами [34]. Выполнены масштабные сравнительные исследования продуктивности фитопланктона и прикрепленных сообществ (эпифитон, эпилитон, сообщества на седиментах) относительно градиента трофности на примере озер Гренландии, США и Дании. Изучено 11 олиготрофных арктических озер Гренландии ($h_{\text{сред.}} = 0,2 - 1,4$ м), 4 олиготрофных лесных озера на севере США ($h_{\text{сред.}} = 3,7 - 5,7$ м) и 12 датских озер в лесном, урбанизированном и сельскохозяйственном ландшафте ($h_{\text{сред.}} = 0,8 - 10,5$ м), 18 из общего числа озер имели среднюю глубину < 3 м. Градиент концентрации общего фосфора в модельных озерах составил 2–430 мг/м³. Установлено, что доля фитопланктона в суммарной первичной продукции озер возрастает с увеличением концентрации фосфора, а доля прикрепленных водорослей снижается. В мелководных олиготрофных озерах Гренландии 80–98% суммарной первичной продукции создают прикрепленные сообщества, а в датских озерах с концентрацией общего фосфора > 100 мг/м³ суммарная первичная продукция почти на 100% обеспечивается фитопланктоном. В озерах со средней концентрацией фосфора вклад прикрепленных сообществ варьировал от 5 до 80% в зависимости от морфометрии, характера субстрата и его количества.

На основании полученных результатов авторы [34] выдвигают концепцию, согласно которой в процессе эвтрофикации происходит переключение экосистемы с бентической (бентос + перифитон) первичной продукции на пелагическую.

Хорошо согласуется с этой концепцией изменение соотношения первичной продукции фитопланктона и перифитона в градиенте трофности Нарочанских озер (Нарочь — мезотрофное, Мястро — эвтрофное, Баторино — высокоэвтрофное) [15].

Обращают внимание на особо важную роль перифитона в метаболизме литоральной зоны озер [20, 33, 27]. Например, в таких больших глубоководных озерах, как Тахо (Калифорния) и Таупо (Новая Зеландия), доля прикрепленных сообществ в суммарной первичной продукции в расчете на все озеро не превышает 5%, а в продукции литорали составляет 60–90% [33]. Большой вклад перифитона в продукцию литорали наглядно иллюстрируют данные, приведенные в таблице 2.

Таблица 2

Продукция литоральной зоны пяти олиготрофных озер [27]

Озеро	Прозрачность, м	Склон, градус	Глубина, м	Продукция фитопланктона, мг С м ⁻² час ⁻¹	Продукция перифитона, мг С м ⁻² час ⁻¹	Общая продукция, мг С м ⁻² час ⁻¹	Продукция перифитона, % общей
Кратер	28,0	45	2,0	0,23	7,02	7,25	97
			8,0	0,95	5,18	6,13	85
			16,0	2,39	10,48	12,87	81
Тахо	24,5	45	2,0	1,34	4,06	5,40	75
			8,0	5,90	8,02	13,92	58
			16,0	11,05	12,24	23,29	53
Фаллен Леф	16,0	35	3,0	2,07	1,56	3,63	43
			7,0	5,02	3,66	8,68	42
			13,0	10,09	1,82	11,91	15
Донне	13,5	30	2,0	3,39	6,47	9,89	66
			6,5	12,15	14,26	26,41	54
			17,5	25,63	0,43	26,06	2
Кастл	11,5	45	3,0	10,74	16,86	27,60	61
			7,8	27,37	13,02	40,39	32
			12,0	40,75	12,72	53,47	24

Примечание: во всех пяти озерах основной субстрат для перифитона — камни

Оценки соотношения продукции различных первичных продуцентов в водотоках единичны (см. табл. 1). По мнению Б. Хилла и Ю. Вебстера [22], перифитон, наряду с макрофитами и микрофитобентосом, является основным источником автотонного органического вещества в малых реках.

Существенную роль в новообразовании органического вещества играет перифитон в водохранилищах с большими площадями мелководий [9].

Таким образом, анализ материалов, характеризующих соотношение продукции перифитона и других первичных продуцентов в континентальных водных экосистемах, позволяет утверждать, что продукция перифитона является важным каналом, обеспечивающим энергетический вход в экосистемы малых и мелководных озер, крупных глубоководных водоемов с хорошо развитой литоралью, малых рек. Широко распространенная в практике гидробиологических исследований оценка новообразования органического вещества только лишь по первичной продукции планктона может приводить к искаженным представлениям об энергетическом потенциале водных экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. С. 34–36.
2. Алимов А. Ф., Никулина В. Н. Продуктивность сообществ обрастаний в оз. Зеленецком // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 2. С. 29–35.
3. Андроникова И. Н., Дробкова В. Г. Биохимический баланс озера // Биологическая продуктивность оз. Красного и условия ее формирования. Л.: Наука, 1976. С. 192–198.
4. Ассман А. В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в Глубоком озере // Труды Всесоюз. гидробиол. общества. 1953. Т. 5. С. 138–157.

5. Бульон В. В. Вклад макрофитов и фитобентоса в первичную продукцию озерных экосистем // Тез. докл. VIII съезда Гидробиологического общества РАН. Т. 1. Калининград, 2001. С. 158–159.
6. Макаревич Т. А. Эпифитон // Экологическая система Нарочанских озер / Под ред. Г. Г. Винберга. Мн.: Университетское, 1985. С. 99–112.
7. Макаревич Т. А. Продукция перифитона в пресных водах (обзор) // Итоги гидробиологических исследований водных экосистем Белоруссии. Мн.: Университетское, 1988. С. 70–80.
8. Макаревич Т. А. Первичная продукция перифитона: проблемы, задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матлы Междунар. науч. конф.: Минск: БГУ, 2000. С. 219–225.
9. Приймаченко А. Д. Экологические особенности фотосинтеза фитопланктона и его роль в экосистеме днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19. № 1. С. 57–66.
10. Рычкова М. А. Водоросли обрастаний оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Часть II. Л.: Наука, 1977. С. 89–106.
11. Рычкова М. А. Перифитон Онежского озера // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 3. С. 13–18.
12. Трифонова И. С., Станиславская Е. В. Соотношение продукции растительного перифитона в озерах разного типа // Тез. докл. XXI научн. конф.: Биологические и рыбохозяйственные исследования водоемов Прибалтики. Псков, 1983. Т. 1. С. 77–79.
13. Трифонова И. С., Денисова И. А., Станиславская Е. В., Афанасьева А. Л. Два типа структуры первичной продукции мелководных эвтрофированных озер Карельского перешейка // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: Тез. докл. междунар. науч. конф. СПб. 2000. С. 191–192.
14. Щербаков А. П. Сравнение основных источников первичной продукции // Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967. С. 344–346.
15. Экологическая система Нарочанских озер / Под ред. Г. Г. Винберга. Мн.: Университетское, 1985. 303 с.
16. Axler R. P., Reuter J. E. Nitrate uptake by phytoplankton and periphyton: whole-lake enrichments and mesocosm ¹⁵N experiments in an oligotrophic lake // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. P. 659–671.
17. Carpenter S. R. Lake geometry: implications for production and sediment accretion rates // *J. Theor. Biol.* 1983. V. 105. P. 273–286.
18. Efford I. E. Temporal and spatial differences in Marion Lake, British Columbia // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 1967. V. 24. P. 2283–2307.
19. Galat D. L. Organic carbon flux to a large salt lake: Pyramid Lake, Nevada, USA // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1986. V. 7. № 5. P. 621–654.
20. Goldman Ch. R., Amezaga E. Primary productivity in the littoral zone of Lake Tahoe, California–Nevada // *Symp. Biol. Hung.* 1975. V. 15. P. 49–62.
21. Havens K. E., Hauxwell J., Tyler A. C. et al. Complex interactions between autotrophs in shallow marine and freshwater ecosystems: implications for community responses to nutrient stress // *Environ. Pollut.* 2001. V. 113. P. 95–107.
22. Hill B. H., Webster J. R. Periphyton production in an Appalachian river // *Hydrobiologia.* 1982. V. 97. № 3. P. 275–280.
23. Huntsinger K. R. G., Maslin P. E. Contribution of phytoplankton, periphyton and macrophytes to primary production in Eagle Lake, California // *Calif. Fish. Game.* 1976. V. 62. P. 187–194.
24. Jonasson P. M., Lindegaard C., Dall P. C. et al. Ecosystem studies on temperate Lake Esrom and the subarctic Lakes Mэvatn and Thingvallavatn // *Limnologica.* 1990. V. 20. P. 259–266.
25. Jonasson P. M., Lindegaard C., Hamburger K. Energy budget of lake Esrom, Denmark // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1990. V. 24. Part 1. P. 632–640.
26. Komarkova J., Marvan P. Primary production and functioning of algae in the fishpond littoral // *Pond Littoral Ecosystems. Structure and Functioning. Methods and Results of Quantitative Ecosystem Research in the Czechoslovakian IBP Wetland Project.* 1978. P. 321–337.
27. Loeb S. L., Reuter J. E., Goldman C. R. Littoral zone production of oligotrophic lakes // *Periphyton of Freshwater Ecosystems* / Wetzel R. G., ed. Dr W. Junk Publishers, The Hague, 1983. P. 161–167.
28. Lowe R. L. Periphyton patterns in lakes // *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems* / Stevenson R. J., Bothwell M. L. and Lowe R. L., Eds. Academic Press, San Diego, 1996. P. 57–76.

29. Oleksowicz A. Interactions among algal communities in three lakes of the Tuchola Forests area (Northern Poland) // Arch. Hydrobiol. 1982. Suppl. 63. № 1. P. 77–90.
30. Raspopov I. M. Vegetation der grossen seichten Seen in Nordwesten der UdSSR und ihre Production // Arch. Hydrobiol. 1979. V. 86. P. 242–253.
31. Rodriguez M. Estimating periphyton growth parameters using simple models // Limnol. Oceanogr. 1987. V. 32. № 2. P. 458–464.
32. Sand-Jensen K., Borum, J. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries // Aquat. Bot. 1991. V. 41. P. 137–175.
33. Vadeboncoeur Y., Steinman A. D. Periphyton Function in Lake Ecosystems // The Scientific World J. 2002. V. 2. P. 1499–1468.
34. Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M. J. et al. From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes // Limnol. Oceanogr. – 2003. V. 48. № 4. P. 1408–1418.
35. Wetzel R. G. A comparative study on the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake // Int. Revue ges. Hydrobiol. 1964. V. 49. P. 1–61.
36. Wetzel R. G. Limnology. 2nd Edition. Saunders College Publishing, Philadelphia, 1983. 858 p.
37. Wetzel R. G., Rich P. N., Miller M. C., Allen H. L. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard-water lake // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1972. Suppl. 29. P. 185–243.

*Любовь Анатольевна МЕДВЕДЕВА —
Биолого-почвенный институт
Дальневосточного отделения РАН,
Владивосток, Россия*

УДК 582.2(571.6)

ВЛИЯНИЕ ПАВОДКОВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССУ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПЕРИФИТОНА МАЛОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКИ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)*

АННОТАЦИЯ. Впервые получены данные о значениях численности и биомассы водорослей перифитона лосося реки. Гидрологический режим является основным фактором, регулирующим развитие водорослей. В муссонном климате циклы нарастания и уменьшения биомассы чередуются в зависимости от частоты паводков. Максимальные значения плотности и биомассы водорослей наблюдаются в межпаводковый период.

For the first time quantitative data on the density and the biomass of the periphyton algae in salmon river are received. The hydrological regime is the most important factor influenced algae. In rivers of monsoon climate regions, cycles of increase and reduction of biomass depend on flood frequency. The maximum algal density and biomass are at the average discharge period.

Введение

В экосистемах лосося рек первичная автохтонная продукция создается водорослями перифитона или эпипитонными водорослями.

В крупных работах, посвященных экологии пресноводных водорослей [1–5], обсуждались вопросы распределения водорослей в зависимости от ряда факторов окружающей среды. Однако считается, что паводковый режим является основным фактором, определяющим развитие бентосных водорослей [5]. Частота и интенсивность

*Работа выполнена при финансовой поддержке по гранту ДВО РАН «Функционирование речных экосистем в условиях муссонного климата».