

На правах рукописи

КОМУЛАЙНЕН
Сергей Федорович

**ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ФИТОПЕРИФИТОНА
РЕК КАРЕЛИИ**

03.00.16- Экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2002

Работа выполнена в Институте биологии Карельского научного центра
Российской Академии наук.

Научный руководитель:
доктор биологических наук И. С. Трифонова

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, Н. А. Петрова
кандидат биологических наук, В. Н. Никулина

Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод РАН

Защита состоится _____ 2002 г. в ____ часов на заседании
специализированного совета Д 002.064.01 Институт Озероведения РАН,
по адресу: 196199, г. Санкт-Петербург, ул. Севастьянова 9.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Институт Озероведения

Автореферат разослан “__” _____ 200__ г.

Учёный секретарь
диссертационного совета, В. П. Беляков
кандидат биологических наук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Малые реки в большинстве регионов- наименее изученные водные объекты, что неправомерно, учитывая их роль в формировании водного баланса территорий. Кроме того, они широко используются как рыбохозяйственные водоемы, как источники водоснабжения и в рекреационных целях.

Антропогенная трансформация экосистем, ставшая повсеместным явлением, затронула и малые реки Европейского Севера, но в отличие от крупных водных объектов контроль за состоянием малых рек явно недостаточен. Существует насущная необходимость разработки системы водоохраных мероприятий, на основе экологического мониторинга.

Водоросли наиболее чувствительный и надежный индикатор состояния водных экосистем. С их помощью можно диагностировать загрязнение на ранних стадиях до выявления его методами химического анализа. Одним из преимуществ альгологических исследований при мониторинге является короткий жизненный цикл водорослей, который позволяет, даже при проведении ограниченных по времени наблюдений, оценить возможные сукцессионные изменения.

Значение фитоперифитона для экологического мониторинга водоемов определяется тем, что сообщества обрастаний не зависят от кратковременного влияния случайных, локальных изменений гидрологического и гидрохимического режима, а отражают усредненные, преобладающие условия в данном водоеме, что позволяет установить факт более длительного воздействия на водоем, ранее имевшего место. Перифитон – яркий пример экотонного, пограничного сообщества, в формировании которого сказывается влияние донных и планктонных альгоценозов. Анализ видового состава обрастаний дает достаточно полное представление об альгофлоре водоема.

Цель работы. Выявить основные черты структурной организации фитоперифитона и его функционирования в реках Карелии в зависимости от природных условий и антропогенных факторов.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Провести таксономический и эколого-географический анализ альгофлоры перифитона в реках Карелии.
2. Оценить структуру и уровень биомассы фитоперифитона рек.
3. Оценить уровень содержания хлорофилла и первичной продукции перифитона рек и их связь с единицей биомассы.
4. Установить закономерности формирования пространственной структуры фитоперифитона в речном континууме.

151602 К



5. Определить направление сезонных сукцессионных процессов перифитонных сообществ
6. Изучить характер взаимосвязей между разнообразием (индексом Шеннона) и основными структурными показателями сообществ.
7. Оценить влияние природных и антропогенных факторов на формирование структурной организации и функционирования сообществ фитоперифитона.

Научная новизна

Впервые изучен видовой состав и уровень развития фитоперифитона в 18 реках Карелии. Проведен сравнительный таксономический и эколого-географический анализ альгофлоры исследованных рек. Оценены уровень биомассы и первичной продукции фитоперифитона. Дана характеристика их пространственной и сезонной динамики. Дана оценка роли природных условий в водотоках на развитие антропогенных процессов и их влияние на структуру фитоперифитона. Проведено сравнение различных методов исследования перифитона и дана оценка правомерности их использования.

Практическое значение

Разработанные автором методические основы и конкретные методики исследования перифитона могут быть использованы для мониторинга процессов антропогенного евтрофирования и загрязнения не только в реках Карелии, но и в других регионах. Полученные данные могут быть использованы для классификации и районирования рек, для оценки степени загрязнения, и прогнозирования процессов происходящих в условиях антропогенного воздействия. Результаты исследований по влиянию форелевой фермы и стоков Костомукшского ГОК^а 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».

Теоретическая значимость работы.

Проведенные исследования являются вкладом в теорию функционирования водных экосистем. Они позволят расширить представление о составе и экологии водорослей перифитона в реках бореальной зоны.

Апробация работы.

Материалы диссертации представлены на VI, VII, VIII съездах Всероссийского Гидробиологического Общества (Мурманск, 1991; Казань, 1996, Калининград, 2001), на Первом Всесоюзном альгологическом

съезде (Черкассы, 1987); на Втором съезде Русского ботанического общества (С. Петербург, 1998); на сессиях по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера» (Петрозаводск 1991, 1995); на конференции по изучению водоёмов Прибалтики и Белоруссии (Петрозаводск, 1991); «Эколого-физиологические исследования водорослей (Борок, 1996, 2000); «10th International Diatom Symposium» (Йоенсуу, Финляндия, 1990); «2nd Lake Ladoga Symposium» (Йоенсуу, Финляндия, 1996); «Fish and Land-Inland Ecotones» (Закопане, Польша, 1996); «Climate and water» (Хельсинки, Финляндия, 1998); «27th Congress of Applied and Theoretical Limnology» (Дублин, Ирландия, 1998); «Use algae for monitoring rivers IV» (Дарам, Англия, 2000).

Исходные материалы. В основу работы легли материалы исследований автора на реках Карелии в составе экспедиций Лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Карельского Научного Центра РАН в 1990-2000 годах. Кроме того, использованы некоторые данные более ранних наблюдений выполненные на реках бассейна Онежского озера (Сяся, Лижма, Кумса, Пяльма). Работа проводилась в рамках комплексных (межлабораторных) научных программ по проблеме изучения механизма формирования продуктивности озёрных и речных экосистем Северо-запада России, № Гос. регистрации 01.850078089, 01.9.00063686, 01.9.6000639, 01.20.0002537; по гранту «Биоразнообразие» № 01.940004188 и в рамках международных проектов с Финляндией: «Оценка состояния озёрных и речных экосистем Европейского Севера России и Финляндии» (с 1986 г.) и «Биологическое разнообразие на территории Карелии» (с 1994 г), а также хозяйственных тем с Министерством экологии РК, Карелрыбводом, Карелрыбпромом, форелевой фермой «Кулмуksа» и Костомукшским ГОК^{ом},

Публикации. Основные материалы диссертации опубликованы в одной коллективной монографии и 90 печатных работах.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Она изложена на 148 страницах и содержит 82 рисунка и 11 таблиц. Приложение содержит 14 таблиц. Список цитируемой литературы включает 277 источников.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Количественные и качественные пробы фитоперифитона собраны на 18 реках Карелии расположенных от северного побережья Ладожско-

го озера до границы с Мурманской областью. 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 была разработана модификация методов сбора и обработки водорослей (Комулайнен и др., 1989). Пробы перифитона отбирались с воздушно-водных (*Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Carex* spp.) и погруженных (*Fontinalis* spp., *Hydrohypnum* spp., *Potamogeton* spp., *Batrachium* spp., *Myriophyllum* spp.) макрофитов, а также с древесины и камней.

Обилие питчатых 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 Нахотта ($V = 0.02 \text{ см}^3$). Биомасса определялась расчетным способом, принимая, что 10^9 мкм^3 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» N2. Расчет вели по формуле, приведенной рабочей группой ЮНЕСКО (SCOR-UNESCO, 1966).

Интенсивность фотосинтеза определяли методом склянок в кислородной модификации (Винберг, 1960). Использовали 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.

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

Индексы сапробности рассчитывали с помощью программы «OMNIDIA» (Lecoq 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).

Для сравнительного анализа состава перифитона отдельных рек и их участков использовались данные полученные при обработке количе-

ственных проб. Для общей характеристики альгофлоры использованы и данные качественных сборов.

Для оценки роли таксонов вычислялись: частота встречаемости, частота и порядок доминирования, относительное обилие видов. К доминирующим относили виды с относительным обилием $\geq 1.0\%$ по биомассе или численности в перифитоне конкретной реки. Для оценки разнообразия использовали индекс Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1963), а доминирования - индекс Симпсона (Simpson, 1949). Статистический анализ проводился с использованием пакетов программ Excel, Statgraf, Statistica, Quattro Pro.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА И ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

Республика Карелия расположена на севере Европейской части России и, занимая площадь около 178 тыс. км², входит в атлантико-арктическую климатическую зону умеренного пояса. Климат морской, переходный к континентальному. Годовая продолжительность солнечного сияния: 1530-1670 часов, а годовой приход суммарной радиации 55-80 ккал/см². Среднегодовая температура воздуха изменяется от -0.1 до +3.1°C.

Территория представляет собой холмистую платообразную равнину, переходящую на севере и западе в местность с низко- и среднегорным рельефом, с абсолютными отметками до 600 м. Водоразделы слабо выражены, с плоской заболоченной поверхностью и без видимого поверхностного стока. Озерность бассейнов исследованных рек изменяется от 0.8 до 20.4%. Реки имеют ступенчатый профиль, и представляют собой ряд порогов, чередующихся с плесами, озерами и озеровидными расширениями. Порожистые участки мелководные, неширокие, со скоростями течения до 2-3 м/сек. Грунты на плесах песчаные и песчано-галечные, часто заиленные; на порожистых участках и перекатах песчано-каменные с большим количеством валунов и скал.

В годовом ходе уровня воды выражены: весеннее половодье, летняя межень, осенне-зимний период и зимняя межень. Средняя многолетняя температура воды за самый теплый месяц (июль): 16-21°C. Продолжительность ледостава 70-190 дней.

Реки относятся к Восточно-европейскому гидрокарбонатному типу рек и его Карельскому подтипу. В период половодья минерализация $\leq 40 \text{ мг/л}$, увеличиваясь до 60-90 мг/л в период межени. Более высокая минерализация отмечена в реках Падма и Кенти, причем для Кенти увеличение, носит явно техногенный характер. pH изменяется в пределах

5.4-7.3, но ниже 5.9 наблюдается крайне редко. Нитритные ионы обычно отсутствуют. Содержание ионов NO_3^- изменяется от 0.1 до 0.5 мгN/л, NH_4^+ – не превышает 0.05 мгN/л, а $\text{N}_{\text{орг}}$ – 0.2-1.5 мгN/л. Концентрация $\text{P}_{\text{общ}}$ изменяется от 10 до 70 мкгP/л, а $\text{P}_{\text{мин}}$ – от 2 до 3 мкгP/л (10-20% от $\text{P}_{\text{общ}}$).

По содержанию органического вещества тип водотоков изменяется от ультраолигоумозных ($\text{ПО} < 3$ мгО/л) до полигумозных ($\text{ПО} > 30$ мгО/л). Годовой максимум цветности колеблется от 140° до 310° . Максимальные значения бихроматной окисляемости на пике половодья составляют 140 мгО/л для рек Приладожья, 95 мгО/л для бассейна Онежского озера и 67 мгО/л для бассейна Белого моря.

ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЕРИФИТОНА ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

3.1. Таксономический состав

В перифитоне 18 исследованных рек определено 473 таксона водорослей, относящиеся к 113 родам, 63 семействам, 24 порядкам и 8 отделам (Табл. 1).

Таблица 1

Таксономическая структура перифитона исследованных рек

ОТДЕЛЫ	Dv		Fm		Gn		Spp		Gn/ Fm	Spp/ Fm	Spp/ Gn
	n	%	n	%	n	%	n	%			
<i>Cyanophyta</i>	6	25.0	20	31.7	29	25.7	74	15.6	1.5	3.7	2.6
<i>Euglenophyta</i>	1	4.2	1	1.6	1	0.9	1	0.2	1.0	1.0	1.0
<i>Dinophyta</i>	1	4.2	1	1.6	2	1.8	2	0.4	2.0	2.0	1.0
<i>Chrysophyta</i>	1	4.2	2	3.2	2	1.8	4	0.8	1.0	2.0	2.0
<i>Bacillariophyta</i>	6	25.0	17	27.0	40	35.4	297	62.8	2.4	17.5	7.4
<i>Xanthophyta</i>	1	4.2	18	28.6	1	0.9	1	0.2	1.0	1.0	1.0
<i>Rhodophyta</i>	1	4.2	3	4.8	5	4.4	6	1.3	1.7	2.0	1.2
<i>Chlorophyta</i>	7	29.2	1	1.6	33	29.2	88	18.6	1.8	4.9	2.7
Альгофлора в целом	24	100	63	100	113	100	473	100	1.8	7.5	4.2

Примечание, n - число: Dv –отделов, Fm-семейств, Gn-родов, Spp-видов.

Такое соотношение таксонов, когда основу списка (>90%) составляют диатомовые, зеленые и сине-зеленые водоросли, характерно для

всех исследованных рек. Ведущими родами среди диатомовых водорослей в альгофлоре являются: *Eunotia*, *Achnanthes*, *Navicula*, *Cymbella* и *Gomphonema*, включающие соответственно 27, 26, 33, 28 и 22 видов. Остальные 30 родов порядка *Raphales* содержат только 95 видов. Менее разнообразен порядок *Araphales*, но среди его представителей три наиболее распространенных вида: *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa* и *Synedra ulna*.

Сине-зеленые водоросли составили 15.6%. Их можно объединить в три группы. Первая включает водоросли более характерные для лентических систем: *Chroococcales*, *Oscillatoriales* и частично *Nostocales* (роды *Anabaena*, *Aphanizomenon*), вторая – таксоны, встречающиеся не только в водных, но и в наземных местообитаниях: *Stigonema*, *Plectonema*, *Scytonema*, *Sphaerostoc*, *Stratonostoc*, и третья – типичные реофилы, главным образом из родов *Tolypothrix* и *Calothrix*, постоянно присутствующие в летнем перифитоне.

Видовое богатство зеленых водорослей формируется практически представителями одного семейства – *Desmidiaceae*, которые по числу таксонов занимают второе место среди всех выявленных семейств.

Красные водоросли представлены всего шестью видами. Наиболее распространен *Batrachospermum moniliforme* – вид типичный для гумифицированных водоемов Фенноскандии.

3.2. Эколого-географическая характеристика фитоперифитона

Большинство определенных в перифитоне видов – евперифитонные формы. Они формируют структуру группировок фитоперифитона во всех исследованных водотоках, составляя от 49.0 до 80.6% от общего числа встреченных видов и 55.5 до 99.0% от суммарной численности. Основу комплекса составляют нитчатые синезеленые, зеленые и красные водоросли, а также многочисленные диатомы имеющий разнообразный аппарат для удержания на субстрате. Своеобразие структуры перифитона рек состоит в том, что кроме евперифитонных форм в группировках постоянно присутствуют планктонные и донные водоросли, соответственно 25.5 и 20.7%.

Большая часть видового состава – виды широко распространенные в континентальных реках. Из них наиболее многочисленны космополиты (41.8%) и бореальные виды (37.7%). Положение на шкале галобности известно для 239 таксонов водорослей, подавляющее большинство которых относится к олигогалобам. Среди них преобладают индифференты – 77.0% видов. Галофилы и галофобы, менее разнообразны. На их долю приходится соответственно 9.6% и 11.7% от общего числа таксонов. Среди индикаторов pH в перифитоне также преобладают индиффе-

ренты - 62.4% таксона. Алкалифилы и ацидофилы составляют соответственно 17.4 и 19.3%.

3.3. Доминирующий комплекс видов

Структура доминирующих комплексов видов фитоперифитона по численности и биомассе заметно отличается. К численным доминантам отнесены 82 таксона или 26.0% и только 30 видов (9.5%) доминируют по биомассе в перифитоне исследованных рек.

В исследованных водотоках доминирующие комплексы включают от 5 до 20 таксонов, $\leq 15\%$ от выявленного видового состава. В доминирующем комплексе по численности разнообразнее чем в альгофлоре в целом представлены синезеленые и красные водоросли, а в формировании биомассы более заметна роль зеленых нитчатых водорослей.

Синезеленые водоросли, доминирующие по численности, почти поровну распределены между планктонными и евперифитонными формами. Среди первых виды, в массе развивающиеся в позднелетнем планктоне озер и поэтому составляющие основу аллохтонной фракции в перифитоне: *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeostrichia echinulata*, виды рода *Oscillatoria*. Среди типичных обитателей наиболее постоянны в альгоценозах: *Stigonema mamillosum*, *Sphaeronostoc coeruleum* и *Tolypothrix tenuis*.

Наиболее постоянны в составе альгоценозов перифитона и чаще доминируют по биомассе зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix zonata*, *Bulbochaete* sp., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp., *Mougeotia* sp., имеющие встречаемость от 11 до 37%.

Из красных водорослей основным ценозообразователем является *Batrachospermum moniliforme*, встреченный на трети станций и имеющий высокий коэффициент доминирования (DF=22.2%, Dt=71.4%).

Сравнение видового состава перифитона позволило выделить несколько группы рек (Рис.1).

Первая группа (А) - объединяет реки Лижма и Сяся, характеризующиеся высокой озерностью водосборов. Перифитон этих рек отличается максимальным среди исследованных водотоков видовым богатством главным образом благодаря разнообразию планктонных и донных форм.

Ряд рек достаточно четко объединился по «географическому» признаку: В1 - реки Северной Карелии, В2-реки Приладожья; В3 - реки национального парка «Паанаярви»; В4 - притоки Онежского озера. Для перифитона рек групп В1 и В2, с высокой заболоченностью водосборов,

характерно постоянное присутствие комплекса включающего виды родов *Tabellaria*, *Eunotia*, *Pinnularia*.

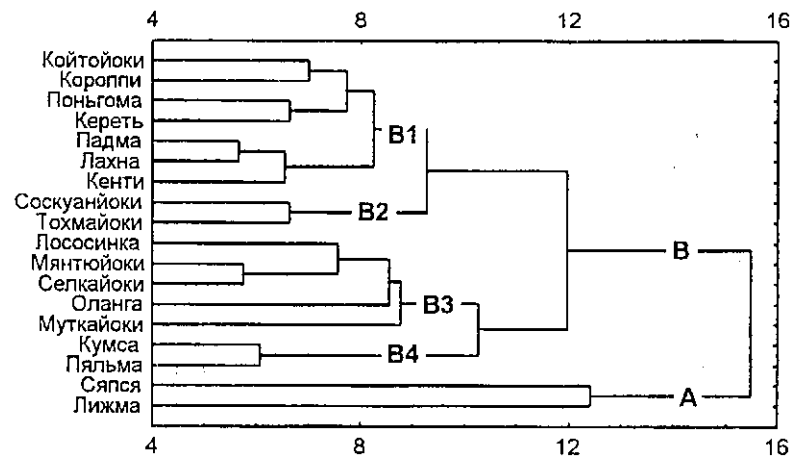


Рис.1. Дендрограмма видового состава перифитона исследованных рек.

Кроме того, для рек Северной Карелии и национального парка «Паанаярви» отмечено постоянное присутствие и достаточно высокое разнообразие синезеленых водорослей порядка *Nostocales* (родов *Sphaeronostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*), которые в реках Южной Карелии (В2 и В4) замещаются представителями порядка *Oscillatoriales*.

Эколого-географические спектры доминирующего комплекса также несколько отличается от рассчитанных для альгофлоры в целом. Среди доминирующих видов более разнообразны евперифитонные формы. При сохранении структуры географического спектра отмечается увеличение доли галофобных форм.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА БИОМАССЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОПЕРИФИТОНА ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

4.1. Структура, уровень биомассы и функциональные характеристики фитоперифитона

Биомасса фитоперифитона в исследованных реках сформирована в основном зелеными, диатомовыми и красными водорослями. Биомасса фитоперифитона изменялась от 0.03 до 32.43 мг/см² субстрата, содержание хлорофилла от 1.5 до 1652.4 мг/м² (Табл.2).

Средние значения биомассы и содержания хлорофилла в целом, во всех исследованных реках достаточно близки (0.8-4.7 мг/см²; 31.5-157.2 мг/м²) хотя отмечена тенденция снижения уровня биомассы в реках Северной Карелии.

Таблица 2

Численность, биомасса водорослей и содержание хлорофилла «а» в перифитоне исследованных рек Карелии (июль — август)

РЕКИ	N	B	Chl
	min-max		
	10 ⁴ кл./см ² субстр.	мг/см ² субстр.	мг/м ² субстр.
Койтойоки	0.5 – 530.1	0.10-28.30	2.0-1273.5
Короппи	10.0 – 1000.4	0.03-31.56	
Соскуанйоки	28.6 – 200.3	0.30-27.56	9.0-1407.6
Тохмайоки	2.0 – 116.0	0.40-24.13	8.0-1084.5
Лососинка	0.2 – 5200.0	0.05-31.00	2.0-926.5
Сяпся	0.1 – 6800.0	0.05-32.12	2.5-807.3
Лижма	0.3 – 1005.5	0.03-32.43	1.5-1652.4
Кумса	0.8 – 620.0	0.10-28.34	7.0-510.0
Пяльма	0.0 – 456.0	0.50-21.22	20.0-519.4
Падма	9.8 – 640.0	0.50-20.81	15.0-717.6
Поньгома	11.1 – 385.6	0.30-12.31	6.0-522.7
Кенти	2.4 – 2120.0	0.30-29.56	3.0-1258.0
Лакна	0.1 – 1500.0	0.30-27.48	9.0-1402.5
Оланга	0.4 – 371.0	1.20-32.41	
Мянтюйоки	0.2 – 109.0	0.90-11.73	
Муткайоки	0.7 – 118.0	0.80-11.20	
Селкяйоки	0.8 – 965.0	0.60-13.53	
Кереть	0.1 – 868.0	0.30-28.71	3.0-416.2

Примечание: N – численность, B – биомасса, Chl – хлорофилл.

Максимальные величины биомассы во всех реках наблюдались на каменистом (средний, крупный валун) субстрате (Табл. 3). Среди обрастаний макрофитов наибольшие биомассы отмечены для фитоперифитона водных мхов (*Fontinalis antipyretica*) и возлушно-водных (*Equisetum fluviatilis*) растений.

Таблица 3

Биомасса (B, г/м²) содержание хлорофилла а (Chl, мг/м²) первичная продукция (P, мгС/м²/сутки) на различных субстратах. Река Лижма, август, 1993.

Субстрат	Минимальные и максимальные значения		
	B	Chl	PP
Крупный валун	1.3-324.3	0.3-1621.5	10.4-4053.8
Ср. валун	11.0-212.0	24.0-424.0	832.0-5300.0
<i>Phragmites aust.</i>	0.9-3.1	5.9-17.1	41.4-109.1
<i>Equisetum fluv.</i>	4.8-42.7	6.0-138.8	16.2-226.8
<i>Fontinalis anti.</i>	1.2-15.9	19.8-97.4	12.5-86.1
<i>Myriophyllum sp.</i>	0.8-31.0	2.0-77.5	1.8-46.5

Несмотря на «жесткие» гидрологические условия протекания фотосинтеза высокая фотосинтетическая активность водорослей позволяет группировкам фитоперифитона достигать высокого уровня первичной продукции. Интенсивность фотосинтеза водорослевых сообществ колебалась 1.7-8176.9 мгС₂/м² субстр./сутки. И, как и биомасса была наибольшей для обрастаний камней. Уровень биомассы и первичной продукции фитоперифитона в исследованных реках, а так же рассчитанные значения САЧ и P/B коэффициентов, позволяют судить о достаточно высокой степени развития альгоценозов перифитона в исследованных реках. Можно считать, что исследованные реки имеют значительный потенциал самоочищения, и обладают относительной устойчивостью.

4.2. Пространственная структура фитоперифитона в реках

Пространственная неоднородность фитоперифитона обнаруживается при анализе структуры группировок на разных уровнях, хотя, несмотря на изменения в структуре фитоперифитона при продвижении с юга на север, значения биомассы и индексов разнообразия остаются практически постоянными.

«Региональный», уровень различий наблюдается при сравнении перифитона рек, относящихся к одной климатической зоне. Например, достаточно специфическим на фоне характерного для альгофлоры рек бассейна Онежского озера широкого распространения индифферентных и галофобных форм является доминирование в перифитоне рек Заонежья (р. Падма) галофильных видов. Здесь на их долю приходится до 60% от суммарной численности, что можно объяснить высокой в сравнении с другими водотоками минерализацией (до 298 мг/л).

«Бассейновый» уровень, отражает различия в составе перифитона, определяемые неоднородностью структуры водных систем. Отмечено увеличение разнообразия альгоценозов, обилия планктонных и донных

форм в перифитоне рек с большей озерностью, числом притоков, частотой чередования плесовых и порожистых участков. Однако эти изменения также не оказывают влияния на уровень биомассы фитоперифитона.

«Биотопический» уровень, обнаруживается при сравнении фитоперифитона на плесовых и порожистых участках. Как правило, максимальное видовое богатство наблюдается на порогах, для которых характерно разнообразие местообитаний. Здесь же создаются условия для «сгущения жизни» и формирования максимальной для данной реки биомассы (Табл. 4).

Таблица 4

Биомасса и ценотическое разнообразие фитоперифитона на порожистых и плесовых участках (р. Лижма, октябрь, 1993).

Параметры	Плес	Порог
Разнообразие, (H)	2.2 (1.8-3.0)	2.8 (1.2-3.8)
Биомасса, (г/м ²)	7.4 (0.9-32.0)	132.0 (4.3-324.0)
Хлорофилл, (мг/м ²)	26.9 (5.9-71.0)	443.1 (21.0-1621.5)

В тоже время в обогащенных биогенами водотоках более высокая биомасса отмечена на плесах и перекатах с невысокой скоростью течения (Рис. 2), где доминируют нитчатые водоросли.

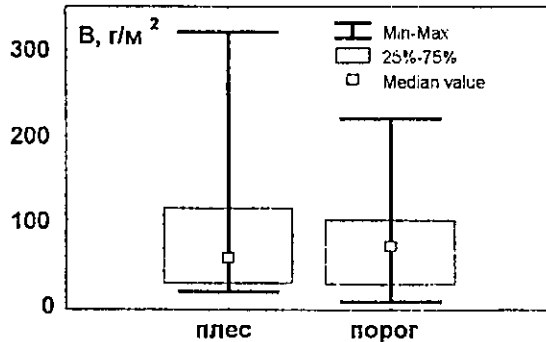


Рис. 2. Биомасса фитоперифитона на плесовом и порожищем участках. р. Сяся, д. Сяся, исток из озера Сямозеро. 07.1991

Особенность лотических систем - их ориентированность в пространстве, проявляющаяся в формировании «речного континуума» (Vannote et al., 1980). Изменения структуры сообществ от истока к устью определяются как «продольная сукцессия» (Fisher, 1990) и по нашим наблюдениям, сходны с сезонной динамикой (Рис. 3).

Водоросли порядка *Araphales* более разнообразны в верховьях рек. Порядок *Raphales* слагается из разных в экологическом отношении водорослей, как обрастателей (роды *Cymbella*, *Gomphonema*), так и свободно передвигающихся (*Navicula*, *Pinnularia*).

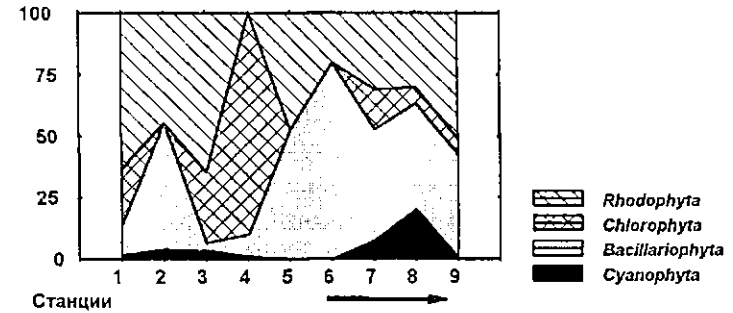


Рис. 3. Речной континуум. р. Койгойоки; 08. 1997; По оси ординат - относительное обилие -В%; стрелка - направление течения.

Первые равномерно распределены вдоль реки, а вторые вместе с центрическими диатомеями достигают максимального обилия в нижнем течении рек. Автономность фитоперифитона на каждом участке усиливается разветвленностью речных систем. Кроме того «классический» континуум оказывается нарушенным наличием проточных озер. Практически каждый ограниченный озером водоток представляет собой самостоятельную реку, имеющую собственные исток и устье.

Массовое развитие планктонных золотистых (*Dinobryon* spp.), диатомовых (*Aulacosira* spp., *Melosira* spp., *Asterionella* spp., *Tabellaria fenestrata*) и синезеленых (*Gloeotrichia echinulata*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* spp., *Woronichinia naegeliana*) в планктоне проточных озер приводит к увеличению их численности в перифитоне на расположенных ниже речных участках (Рис. 4)

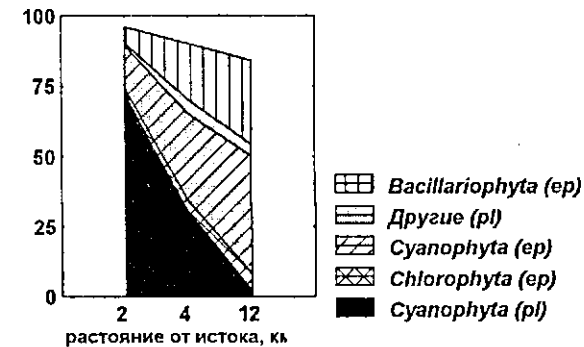


Рис. 4. Изменение структуры фитоперифитона ниже истока реки Сяся из озера Сямозеро pl - планктонные, ep - евперифитонные формы. По оси ординат: относительное обилие В%.

Структурные изменения перифитона сопровождаются увеличением (на один-два порядка) плотности альгоценозов. В конце биологического лета на долю планктонных водорослей, вызывающих цветение, приходится до 80 % органического вещества, накапливаемого в перифитоне.

4.3. 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. Поэтому она изменяется в различные сезоны, хотя общая динамика на начальном (2-3 недели) этапе достаточно единообразна.

В исследованных нами реках формирование начинается в первой декаде апреля, но уже через 2-3 недели наблюдается пик половодья, которое замедляет и прекращает рост. Достижение летне-осенних пиковых биомасс прерывается падением уровня и обсыханием субстрата. Количественные показатели даже при продолжительном экспонировании искусственных субстратов далеки от максимальных на естественных.

Долгосрочная временная динамика фитоперифитона в реках представлена двумя основными моделями: относительно постоянный период низкой биомассы, характерный для мелкогалечных грунтов, и «классической» сукцессии, для которой характерно доминирование диатомей до и после весеннего паводка, летнее доминирование по биомассе синезеленых и крупноклеточных зеленых нитчатых осенью (Рис. 5).

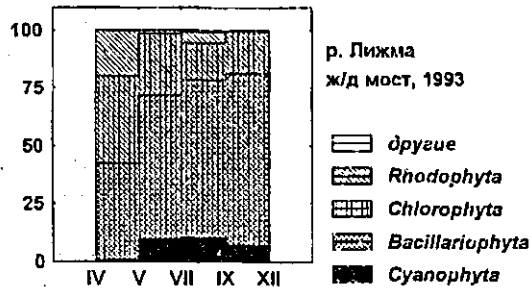


Рис. 5. Сезонная динамика таксономической структуры фитоперифитона.

По оси ординат: относительное обилие - %.

Как правило, при анализе видового разнообразия водорослевых сообществ в водоемах указывается, что оно снижается от весны к лету и минимально осенью (Biggs, 1996). Мы не отметили столь четкой картины, скорее наблюдается увеличение видового разнообразия и снижение видового сходства (Рис. 6).

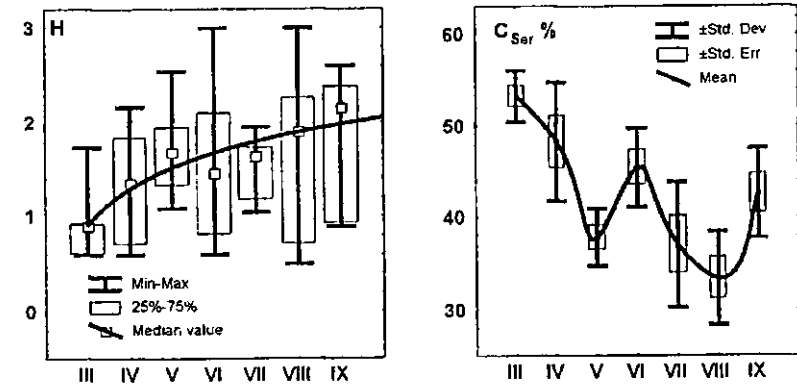


Рис. 6. Сезонные изменения видового разнообразия (H) и сходства (C_{Ser}) фитоперифитона р. Лижма, 1997. для четырех станций.

Параллельно с изменением видового состава происходит изменение плотности группировок. Максимум биомассы наблюдается весной до появления листьев и в конце лета (Рис. 7).

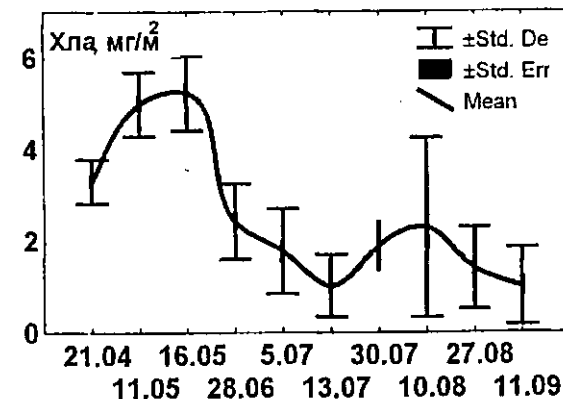


Рис. 7. Пример «классического» сезонного изменения биомассы фитоперифитона в реке. Р. Лижма (Кедоррека) 1997

«Классический» ход сезонной сукцессии нарушается паводками, затенением прибрежной растительности, образованием на порогах ледового покрова, препятствующего весеннему формированию перифитона.

Первичная продукция, несмотря на большую изменчивость, также максимальна весной и летом (Рис.8). Рассчитанные для сообществ фитоперифитона, P/V коэффициенты и суточные ассимиляционные числа имеют тенденцию уменьшаться к осени.

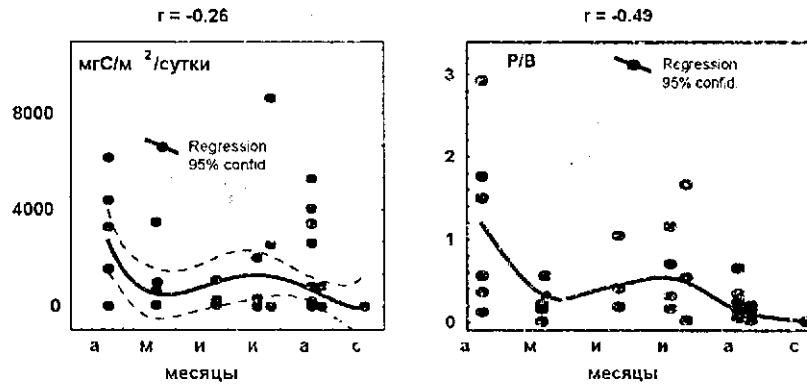


Рис. 8. Сезонная динамика первичной продукции и суточных P/B коэффициентов. р. Лижма. 1993.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СТРУКТУРУ И ДИНАМИКУ ФИТОПЕРИФИТОНА В РЕКАХ

5.1. Свет

Одной из причин низкой освещенности в исследованных реках является высокая цветность вод. Гумифицированные воды, поглощая коротковолновую часть спектра, пропускают красный свет. Этим по-видимому, объясняет доминирование красных водорослей *Batrachospernum* spp. Снижение освещенности с глубиной определяет вертикальную зональность, более четко выраженную весной (Рис. 9).

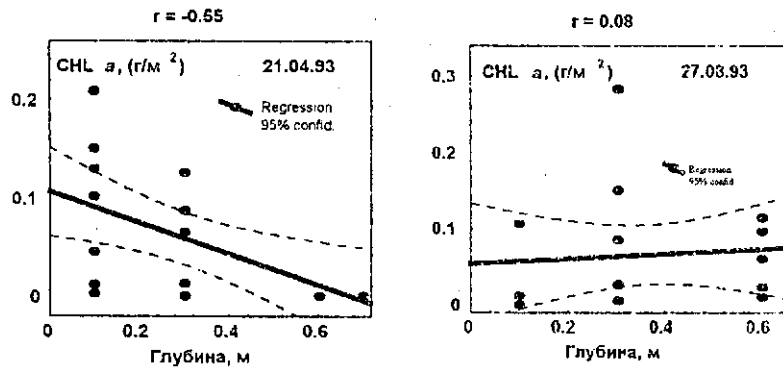


Рис. 9. Зависимость биомассы фитоперифитона (хлорофилл а, $г/м^2$) от глубины в разные сезоны.

В малых реках лесной зоны заметна и горизонтальная зональность, обусловленная затенением прибрежной и водной растительностью. Именно на этих участках нами отмечена характерная для рек «обратная сезонная сукцессия» фитоперифитона, когда сообщество, первоначально сформировавшееся весной, постепенно теряет свою плотность (Рис. 10).

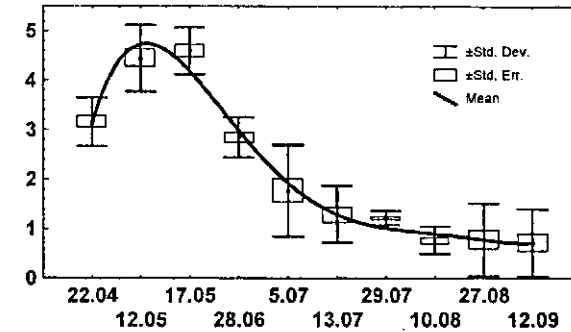


Рис. 10. «Обратная сезонная сукцессия» фитоперифитона р. Лижма; кр. галька, м. валун; 0.2-0.3 м/с, 0.2-0.3 м)

5.2. Субстрат

Пятнистое расположение разнообразных субстратов усугубляет неравномерность распределения перифитона. При важности размеров субстрата структура обрастаний в первую очередь зависит от времени, в течение которого субстрат доступен для колонизации, и микро топографии его поверхности. Максимального развития обрастания достигают на камнях, древесине и мхах, то есть на субстратах постоянно доступных для колонизации. Среди «экспериментальных» субстратов использованных для оценки скорости формирования быстрее всего заселялись субстраты имеющие «естественное» происхождение.

5.3. Течение

Позитивный эффект течения отмечен по интенсивному росту водорослей на порожистых участках рек, что можно объяснить тем что оптимумы большинства нитчаток находятся при достаточно высоких скоростях течения. При дальнейшем увеличении скорости течения сдерживается иммиграция и происходит разрушение водорослевых матов. В проводимых нами наблюдениях за формированием перифитона на искусственных экспериментальных субстратах максимальной плотность перифитона чаще всего была при скорости течения от 0.1 до 0.2 м/с (Рис. 11). В то же время максимальное разнообразие группировок фитоперифитона наблюдалось при более высоких скоростях течения и заметно снижалось только при скоростях течения более 0.6 м/с, причем, как на естественных, так и на экспериментальных субстратах.

151602 K

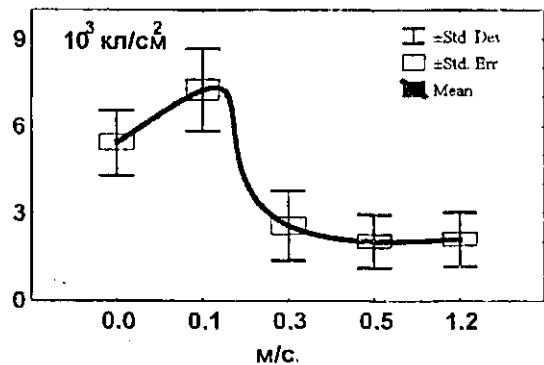


Рис. 11. Плотность группировок фитоперифитона при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах, (предметные стекла).

р. Сяся, экспозиция 23 дня (21.07-13.08); 0.3 м; 0-2-0.3 м/с.

Изменение скорости течения влияет и на таксономическую структуру перифитона. При высоких скоростях течения (>0.5 м/с) в альгоценозах доминируют нитчатые неветвящиеся формы и одноклеточные водоросли, плотно прижимающиеся к субстрату: *Cocconeis*, *Ceratoneis*, *Cymbella*.

5.4 Выедание

Фитоперифитон служит пищевым объектом для разнообразной фауны беспозвоночных. Содержимое кишечника животных представляет собой смесь всех доступных объектов питания, встреченных на поверхности камней. В содержимом кишечника беспозвоночных (*Leuctra fusca*; *Hydropsyche angustipennis*, *Stylodrilus heringianus*; *Dicranota bimaculata*, *Orthocladus thienemanni*; *-Styllaria lacustris* определено 44 вида водорослей. Наиболее разнообразно представлены диатомеи - 63% от общего количества определенных таксонов. Из четырех видов синие-зеленых водорослей многочисленными были планктонные: *Coelosphaerium kuetsingianum*, *Gomphosphaeria lacustris*. Среди зеленых наибольший удельный вес имели нитчатые формы. Из красных водорослей только *Audouinella hermannii* обнаружена в рационе личинок *Leuctra fusca*. Золотистые водоросли представлены одним видом - *Dinobryon divergens*, но он доминирует в питании у всех исследованных животных.

Число видов в содержимом кишечника варьирует от 6 до 22, а численность - от нескольких десятков до 3.5 тыс. клеток пропорционально разнообразию альгоценозов перифитона.

Отмечены изменения в соотношении экологических групп водорослей в рационах. У организмов, встреченных в верховьях рек, домини-

ровали евперифитонные формы, а у обитающих на участках ниже озер-планктонные. Наиболее активно потребляются планктонные, одноклеточные формы (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*). Размеры потребляемых клеток изменяются от 25 до 125300 мкм³, наиболее активно потребляются клетки объемом 100-1000 мкм³. Однако наши результаты не позволяют говорить о заметном влиянии выедания на структуру и плотность фитоперифитона в исследованных реках.

ГЛАВА 6. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ФИТОПЕРИФИТОНА РЕК ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ И ИХ САПРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.

Наши наблюдения проводились на реках, формирование, развитие и распределение альгоценозов перифитона в которых носят преимущественно естественный характер.

Всего в перифитоне исследованных рек встречен 131 вид водорослей индикаторов сапробности, входящих в список индикаторных организмов. Основу доминирующего комплекса на большинстве станций составляют χ -, χ - олиго, и олигосапробные виды. Поэтому значения индексов Сладечека 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, т.е. в пределах χ - олигосапробной зоны.

Вместе с тем в некоторых реках отмечена локальная специфичность таксономической структуры сообществ, которая объясняется не только, естественными зональными и азональными факторами и их сезонной динамикой, но и интенсификацией хозяйственной деятельности на водосборах. Примером может служить изменение в структуре перифитона реки Лососинка в черте г. Петрозаводска, которые находят отражение в изменении значений индексов сапробности (Рис. 12).

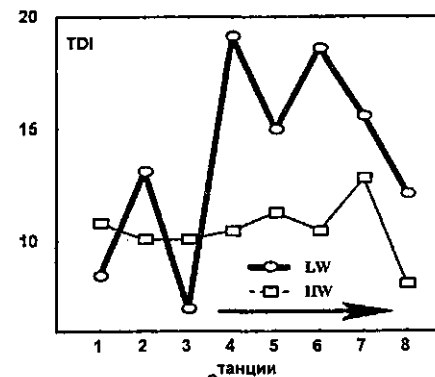


Рис. 12. Изменение трофического диатомового индекса (TDI), рассчитанного для перифитона реки Лососинка, в годы с низким (LW) и высоким (HW) уровнем.

Стрелка — направление течения.

Одновременно отмечена замена комплекса *Tabellaria-Eunotia*, характерного для олиготрофных гумифицированных рек Европейского Севера, на комплекс, в котором доминируют виды родов *Diatoma*, *Gomphonema* и *Nitzschia*. Кроме того, наблюдается снижение доли водорослевого компонента в эпифитоне, что также характерно для альгоценозов в водоемах подверженных антропогенной трансформации. При низких уровнях воды (в межень) в структуре перифитона происходят более заметные изменения, чем при высоких.

Значительно чаще изменения в структуре фитоперифитона, непосредственно на речных участках, происходят в результате хозяйственной деятельности на выше расположенных озерах(оз. Сямозеро, бассейн р. Шуя.). В результате отмечено увеличение числа видов индикаторов-загрязнения. Причем обнаруживается достаточно четкая корреляция между относительной численностью этих видов на истоковых участках и в альгофлоре озер.

Новый вид антропогенной нагрузки на водотоки Карелии связан с освоением Костомукшского железорудного месторождения и с поступлением в воды озерно-речной системы Кенти-Кенто стоков с высоким содержанием минеральных компонентов. Ответной реакцией стало увеличение в фитоперифитоне обилия мезогалобов (*Synedra capitata*, *Rhopalodia gibba*) и галофилов, предпочитающих воды с повышенной минерализацией, а также донных и алкалофильных видов.

В последние годы увеличение антропогенной нагрузки на водоемы становится следствием интенсификации искусственного рыбовоспроизводства. Хотя содержание фосфора и азота в реке Лижма ниже рыбноводного хозяйства «Кулмукса» не превышало предельно-допустимую концентрацию (≤ 0.026 мг/л), отмечены максимальные, более 2.0, значения индексов сапробности для перифитона на участках непосредственно примыкающем к комплексу. В точке сброса вод с рыбноводного завода, особенно в период летней межени отмечено увеличения обилия синезеленых водорослей, а также галофильных, донных и алкалофильных видов.

Заметные изменения в структуре и динамике альгофлоры исследованных рек связаны также с проводимым в бассейнах некоторых рек осушением болот. Особенно когда при переустройстве русла рек выравнивается речное ложе и уничтожается береговая растительность, что усиливает эрозию берегов, увеличивает количество неконсолидированных грунтов и их заиление. Поступление в русло вод с большим количеством органики, особенно весной при оттаивании дренажных каналов снижет прозрачность, увеличивает скорость разрушительных процес-

сов. В этом случае мы наблюдали значительное снижение плотности группировок фитоперифитона и увеличение их мозаичности.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. В составе альгофлоры перифитона 18 рек Карелии определено 473 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.
2. Основу доминирующего комплекса видов составляют облигатные и факультативные реофилы. На участках, расположенных ниже проточных озер заметную роль в формировании альгоценозов обрастаний играют планктонные формы - до 80% от суммарной биомассы водорослевого компонента в перифитоне. По отношению к общей минерализации воды большинство видов – олигогалобы. Мезогалобы встречены только на загрязненных промышленными стоками участках реки Кенти. По отношению к pH воды преобладают индифференты и ацидофилы, что отражает специфику гумифицированных водоемов Европейского Севера.
3. Диапазон варьирования количественных показателей фитоперифитона исследованных рек составил несколько порядков. Биомасса изменялась от 0.3 до 324.3 г/м² субстр., содержание хлорофилла «а» - от 0.2 мг до 1.6 г/м² субстр. Относительное содержание хлорофилла в сырой биомассе составляло 0.01-2.5%.
4. Интенсивность фотосинтеза водорослей перифитона колебалась от 1.7 мг до 8.2 гС₂/м² субстрата в сутки. Максимальные значения первичной продукции отмечены в конце июля. P/V коэффициенты и САЧ изменялись в пределах 0.03-1.70 и 0.6-78.8 соответственно.
5. Изменение структуры сообществ от истока к устью (речной континуум) по нашим наблюдениям сходны с сезонной динамикой. Однако «классический» континуум часто нарушается благодаря разветвленности речных систем и обилию проточных озер.
6. Для сезонной динамики биомассы фитоперифитона характерны максимумы весной до пика половодья и в конце биологического лета (август – начало сентября), а также снижение ее к осени и в период весеннего паводка.
7. В условиях однообразия химического состава и отсутствия антропогенного воздействия в большинстве исследованных рек скорость формирования фитоперифитона определяется, прежде всего, такими факторами как доступности субстрата, скорость течения и уровень ос-

вещности. Максимальная биомасса и видовое разнообразие в конкретном биотопе наблюдаются для группировок эпилимниона на крупных стабильных валунах, при скоростях течения 0.3-0.4 м/с на глубинах от 0 до 0.3 м.

8. При увеличении антропогенной нагрузки изменения в структуре фитоперифитона рек проявляются в изменение видового состава и разнообразия, в увеличении индексов сапробности. Отмечено снижение доли водорослевого компонента и увеличение количества галофильных видов и донных форм.

Основное содержание диссертации изложено в следующих работах:

1. Комулайнен С. Ф. Водная и прибрежная растительность притоков Онежского озера. В кн.: Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., Наука, 1978: 14–31.
2. Комулайнен С. Ф. Смирнов Ю. А. Оборудование для изучения перифитона в потоке. Гидробиологический журн., т.21, N 2.1985. С.96–97.
3. Комулайнен С. Ф. Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А. Гидробиологический режим типичных нерестово-вырастных участков реки Лижма (бас. Онежского озера). В кн.: Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. 70-75.
4. Комулайнен С. Ф. Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск, 1989. 41 с.
5. Komulaynen S. Periphytic diatoms in small rivers in North-Western USSR. Proceeding of 10th Inter. diatom Symposium. Koengistein 1990.P.545–552.
6. Комулайнен С. Ф. Реакция речного перифитона на изменение трофности проточных озер. В сб.: Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб. Гидрометиздат, 1991. С.283–286.
7. Комулайнен С. Ф. Хренников В.В. Питание беспозвоночных эпилимниона в небольшой реке. Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск, 1993. С.89–105.
8. Комулайнен С. Ф. Перифитон реки Кенти В кн.:Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН,1995. С.47–60.
9. Комулайнен С. Ф. Перифитон в реках Паанаярвского национального парка. В кн.: Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1995.С.126–138.

10. Комулайнен С. Ф. Перифитон рек Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Оперативно-информационные мат-лы. Петрозаводск. 1996. 39 с.
11. Komulaynen S. Communities of sessile in rivers flowing into lake Ladoga. Proceeding of 2nd Lake Ladoga symposium. Joensuu, Finland. 1997. p. 203–206.
12. Стерлигова О.П., Комулайнен С. Ф. Кучко Я.А., Павловский С.А., Ильмаст Н.В. Морозов А. К В кн.: Биомониторинг озерно-речной системы реки Лижма (Южная Карелия). Мониторинг биоразнообразия. М.,1997. С. 307–312.
13. Komulaynen S. Climate changes and some peculiarities of periphyton development in streams. In: Climate and waters. Helsinki. Finland 1998. P.527–532.
14. Комулайнен С. Ф. О реакции альгоценозов на поступление стоков с форелевой фермы. В кн.: Проблемы лососевых на Европейском Севере России. Петрозаводск 1998. С 100–110.
15. Komulaynen S. The influence of lake on algal communities structure and dynamics in lake-river systems Proceeding of 8th Int. Conference on Conservation and Management of Lakes. S12C-2. Copenhagen. Denmark. p. 1-4.
16. Комулайнен С. Ф. Формирование и функционирование фитоперифитона в реках. Оперативно-информационные мат-лы. Петрозаводск. 1999. 50 с.
17. Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. Бассейн р. Лижмы (Кедрорека, Тарасозеро). Журн. Альгология. 2000. Т. 10. № 1.С. 63–65.
18. Sterligova O., Komulaynen S. Pavlovsky S., Ilmast N., Kuchko A. Effect of the trout farm on the lake-river ecosystem of the salmon river Lishma. Ecohydrology & Hydrobiology Poland. 1. 2001. P. 219-228.
19. Komulaynen S. Features of periphyton in some rivers of north-western Russia. Verh. Internat. Verein. Limnol. 27.5. Stuttgart. 2000. p 1-4.