

На правах рукописи



МЕТЕЛЁВА *Нина Юрьевна*

**СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ
ФИТОПЕРИФИТОНА ВОДОЁМОВ БАССЕЙНА
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок — 2013

Работа выполнена в лаборатории альгологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

**Научный
руководитель:**

доктор биологических наук
Девяткин Владимир Георгиевич

**Официальные
оппоненты:**

Дзюбан Андрей Николаевич
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, лаборатория микробиологии, главный научный сотрудник

Хромов Виктор Михайлович
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», биологический факультет, главный научный сотрудник

**Ведущая
организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт озерадения Российской академии наук

Защита состоится **«3» декабря 2013 г. в 10⁰⁰ часов** на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок.

Тел./факс: 8 (48547) 24042; e-mail: dissovet@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (<http://vak.ed.gov.ru/>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru/>).

Автореферат разослан **«1» ноября 2013 г.**

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Водоросли перифитона, обитающие на границе раздела фаз «твердый субстрат – вода» являются важным компонентом водных экосистем, внося существенный вклад в суммарную первичную продукцию ряда водоемов, величина которого достигает 50% и более от общей (Трифенова и др., 1998; Wetzel, 1990). Фитоперифитон активно участвует в формировании потоков вещества и энергии, процессах самоочищения водоемов, служит пищевым ресурсом беспозвоночных животных и рыб. Несмотря на важную роль фитоперифитонных водорослей, исследованы они в значительно меньшей степени, чем водоросли планктона и бентоса, что препятствует формированию целостного представления о структуре и функционировании водных экосистем (Протасов, 1994).

В ряду водоемов Верхней Волги до периода наших исследований наиболее полно был изучен фитоперифитон искусственных субстратов Рыбинского водохранилища (Девяткин, 1979; Сигарева, Девяткин, 1987), имеются отдельные сведения о фитоперифитоне Ивановского водохранилища (Косятова и др. 1990; Косятова, Эйнон, 1996). Фитоперифитон естественных субстратов, в частности, эпифитон (водорослевые обрастания макрофитов) верховьев Волги, Угличского, Рыбинского водохранилищ и оз. Неро ранее не исследовался.

Цель работы – выявление закономерностей формирования и продуктивности фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить видовой состав фитоперифитона и состав доминирующих комплексов.
2. Изучить сезонную динамику и количественные показатели развития фитоперифитона различных субстратов.
3. Исследовать пигментные характеристики фитоперифитона, пространственное распределение и сезонные изменения хлорофилла *a* эпифитона.
4. Оценить продукционный потенциал перифитона в экспериментах *in situ*.
5. Исследовать конкурентные взаимоотношения фитоперифитона и фитопланктона.

Защищаемые положения:

1. Перифитон – экотонное пограничное сообщество, формирование которого происходит при взаимодействии планктонных и донных альгоценозов. Основу флористического состава фитоперифитона исследованных водоемов составляют три группы водорослей: Bacillariophyta, Chlorophyta и Cyanophyta.

2. Показатели продуктивности фитоперифитона определяются уровнем трофии водоемов возрастая от мезотрофного Угличского к высокоэвтрофному оз. Неро.

3. Развитие фитоперифитона «противофазно» развитию фитопланктона, что обусловлено их конкурентными взаимоотношениями.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые для водоемов Верхней Волги (Верхневолжское водохранилище и участок реки до г. Ржева) и озера Неро определен таксономический состав фитоперифитона и составлен

список водорослей с их эколого-географическими характеристиками. Оценен уровень количественного развития фитоперифитона, выявлены особенности его структуры и сезонной динамики. Впервые исследовано содержание фотосинтетических пигментов эпифитона и проанализирована сезонная развития альгообрастаний макрофитов в водоемах Верхней Волги. По уровню содержания хлорофилла *a* дана оценка продуктивности эпифитона. Полученные сведения о структуре, количественном развитии, динамике, особенностях функционирования и содержании пигментов расширяют представления об экологической роли фитоперифитона в функционировании первичного трофического звена водоемов.

Практическая значимость. Полученные данные о составе фитоперифитона, его количественном развитии и содержании хлорофилла использованы при подготовке монографий, посвященных современной оценке экологического состояния водоемов бассейна Верхней Волги и могут использоваться для оценки качества воды и комплексного экологического мониторинга.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Четвертой (Борок, 1995) и пятой (Борок, 2000) Всероссийских конференциях по водным растениям. VIII школе диатомологов России и стран СНГ (Борок, 2002), Всероссийской конференции «Актуальные проблемы водохранилищ» (Борок, 2002), Международном симпозиуме «Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований» (Тюмень, 2003); Международной конференции «Первичная продукция водоемов» (Борок, 2004); IX школе диатомологов России и стран СНГ (Борок, 2005); Международной конференции «Экологические проблемы 21 века» (Минск, 2010); Международной научно-практической конференции «Экологические проблемы речных экосистем» (Минск, 2010 г.); VI Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии» (Гродно, 2010); Всероссийской конференции «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ» (Борок, 2012). Полученные результаты неоднократно докладывались и обсуждались на научных отчетах лаборатории альгологии ИБВВ РАН (1985–2010 гг.).

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа – результат многолетних (1984 – 2010 гг.) полевых исследований фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги, выполненных автором самостоятельно в составе комплексных экспедиций ИБВВ РАН (сбор материала, определение видового разнообразия и пигментного состава фитоперифитона). Автором поставлены задачи, проанализированы результаты исследований, сделаны обобщения и выводы. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 27 работ, из них 7 в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 186 страницы, состоит из введения, 7 основных глав, выводов, списка литературы и приложения, вклю-

часть 55 рисунков и 44 таблицы. Список литературы содержит 261 источник, в том числе 62 зарубежных публикации.

Благодарности. Выражаю благодарность научному руководителю д.б.н. В.Г. Девяткину за помощь на всех этапах написания работы. За помощь, научные консультации и полезные советы благодарю к.б.н. О.А. Ляшенко, д.б.н. Н.М. Минееву и д.б.н. В.Я. Костяева. Выражаю признательность сотрудникам лаборатории альгологии ИБВВ РАН за неоценимую помощь и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико–географическая, лимнологическая и гидрохимическая характеристика водоемов бассейна Верхней Волги

Исследования проводились на водоёмах бассейна Верхней Волги: верховье р. Волги, куда входят Верхневолжское водохранилище, представляющее собой цепочку из пяти озеровидных плесов, образовавшихся на месте естественных пяти проточных озер, которые образуют «озерный участок»; речной участок с многочисленными притоками; Ивановское, Угличское, Рыбинское водохранилища, а также озеро Неро, расположенное на юге Ярославской области, имеющее гидрологическую связь с Волгой (рис. 1).

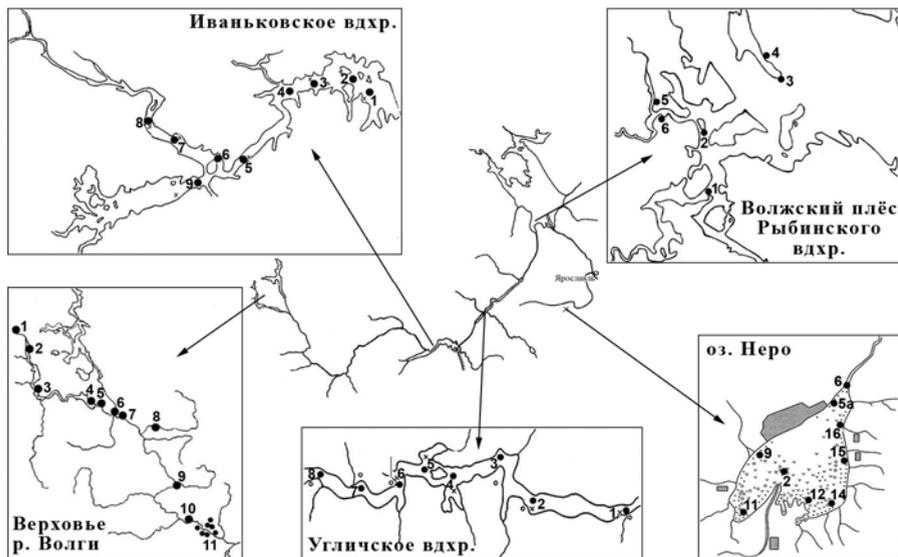


Рис. 1. Карты-схемы станций отбора проб фитоперифитона в водоемах бассейна Верхней Волги.

По литературным данным кратко охарактеризованы морфометрические, гидрологические, гидрохимические, гидробиологические характеристики и высшая

водная растительность водоемов. По общему объёму воды и площади водного зеркала Ивановское и Угличское водохранилища относятся к категории крупных, Рыбинское – очень крупных, Верхневолжское – средних. По показателю средней глубины все водохранилища характеризуются как неглубокие (Авакян и др., 1987), а озеро Неро – как очень мелководное (Литвинов, Поддубный, 2003).

Приводятся данные по степени зарастания высшей водной растительностью верхневолжских водохранилищ: Рыбинское значительно уступает Ивановскому и Угличскому, однако, по общим запасам растительности занимает первое место (Ляшенко, 2001). Степень зарастания Рыбинского водохранилища составляет 3.2% от площади водоёма (Ляшенко, 1995), Ивановского – 29.2% (Папченков, 2012), Угличского – 8% (Довбня, 1996), оз. Неро – 25.6% (Папченков, Ремизов, 2006).

Таблица 1. Основные характеристики исследованных водоемов Верхней Волги (по: Авакян и др., 1987; Экологические проблемы..., 2001; Литвинов, Поддубный, 2003).

Водохранилище	V, км ³	S, км ²	L, км	D, км	H, м		Год заполнения
					Ср.	Макс.	
Верхневолжское	0.79	179	92	4.4	4.4	16.1	1843 (1943–1947)
Иваньковское	1.12	327	120	8.0	3.4	19.0	1937
Угличское	1.24	249	143	5.0	5.0	23.2	1940
Рыбинское	25.42	4550	250	56.0	5.6	30.4	1941–1947
Озеро Неро	0.09	57.8	13.2	8.3	1.6	4.7	Голоцел

Примечание. V – объем, S – площадь, L – длина, D – наибольшая ширина, H – глубина.

Глава 2. Материалы и методы исследования

Видовой состав и обилие фитоперифитона изучали в водоемах верховья Волги от истока до г. Ржева в июне 1998 г., в Рыбинском водохранилище в 1986 г. и в оз. Неро в 1987 г. Исследования пигментного состава фитоперифитона на естественных субстратах проводили в оз. Неро (июнь–октябрь 1987 и 2004 гг.), в Рыбинском (июнь–июль 2006 г., июнь–октябрь 2010 г.), Ивановском и Угличском водохранилищах (май–октябрь 1985 и 1988 гг., август 2005 г.). В Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах одновременно определяли пигменты фитопланктона. В 1984 и 1986 гг. в Рыбинском водохранилище проводили опыты по определению пигментов фитоперифитона и интенсивности фотосинтеза *in situ* на искусственных субстратах.

Всего собрано более 100 проб для определения качественного состава и количественного развития фитоперифитона; 480 проб фитоперифитона и 230 проб фитопланктона для анализа фотосинтетических пигментов. Определение интен-

сивности фотосинтеза выполнено в 90 опытах *in situ* для фитоперифитона и 215 для фитопланктона.

Пробы эпифитона (обрастания макрофитов) в Ивановском и Угличском водохранилищах отбирали с наиболее широко распространенных макрофитов: манника большого (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.), тростника обыкновенного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.), камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.), хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), кувшинки желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith). В оз. Неро – с тех же макрофитов, что и в волжских водохранилищах, за исключением *Glyceria maxima*, в Рыбинском водохранилище – с *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, ситняка болотного (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.), кувшинки белой (*Nymphaea candida* (J.Presl.)). В верховье р. Волги пробы фитоперифитона отбирали с *Glyceria maxima*, ивы (*Salix sp.*) и гальки (эпилитон).

Обрастания счищали и смывали в определенный объем отфильтрованной воды из исследуемого водоема. Концентрацию фитоперифитона для определения его качественного и количественного состава осуществляли методом прямой фильтрации части полученной взвеси под давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 мкм и 1–2 мкм. Численность водорослей (N , кл./мм²) подсчитывали по формуле:

$$N = V \cdot n \cdot 40 \cdot V_1 / V_2 \cdot S \cdot a \cdot V_3,$$

где V – объем фиксирующей жидкости (мл), V_1 – общий объем пробы (мл), V_2 – объем камеры (мл), V_3 – объем фильтруемой части пробы (мл), в которой обнаружено n клеток водорослей, 40 – число полей в камере, S – площадь субстрата (мм²), a – число просмотренных полей в камере. Численность водорослей фитоперифитона рассчитывали на мм² площади субстрата, все другие показатели – на м² субстрата. Площади субстратов определяли по формулам сходных геометрических фигур. Чтобы получить величину этих показателей на м² зарослей, величины, рассчитанные на площадь поверхности одного растения умножали на количество экземпляров растений на 1 м² зарослей. Биомассу фитоперифитона определяли стандартным счетно–объемным методом (Методика..., 1975).

Для идентификации диатомовых водорослей готовили постоянные препараты в высокопреломляющей свет среде. При составлении флористического списка водорослей руководствовались их классификацией, принятой отечественными альгологами в серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» с дополнениями из справочника «Водоросли» (Вассер и др., 1989). Названия диатомовых водорослей приведены в соответствие с современными таксономическими сводками Краммера и Ланге–Берталота (Krammer, Lange–Bertalot, 1986; 1988; 1991a; 1991b), за исключением таксонов рода *Synedra*, ввиду недостаточной изученности систематики этого рода (Krammer, Lange–Bertalot, 1991a; 1991b). Названия таксонов рода *Synedra* соответствуют отечественной систематической сводке (Забелина и др., 1951). Таксономические единицы рангом ниже порядка в составленном списке водорослей (Приложение) располагаются в алфавитном

порядке.

Для анализа полученных данных использовали индексы разнообразия Шеннона, доминирования Симпсона, выровненности Пиелу, рассчитанные по биомассе (Песенко, 1982). Флористическое сходство альгообрастаний различных видов субстратов оценивали с помощью коэффициента Чекановского–Сёренсена (Грейг–Смит, 1967). Доминирующими считали таксоны, биомасса или численность которых превышала 10% от общей.

Фотосинтетические пигменты определяли стандартным спектрофотометрическим методом в смешанном 90% ацетоном экстракте (SCOR–UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980), принятом в России в качестве Госстандарта (ГОСТ 17.1.04.02.90, 1990). Концентрации хлорофиллов, каротиноидов и феопигментов рассчитывали по соответствующим формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975; Parsons, Strickland, 1963; Lorenzen, 1967). Интенсивность фотосинтеза определяли скляночным методом в его кислородной модификации (Методика изучения..., 1975).

Глава 3. Перифитон как экологическая группировка водорослей

Перифитон – сложнейший комплекс, в состав которого, наряду с водорослями, входят бактерии, грибы, беспозвоночные, частички детрита, формирующейся на разделе фаз вода – твердый субстрат любого происхождения и природы и функционирующий как единое целое на протяжении достаточно длительного периода времени (Протасов, 1994).

По литературным данным (Карзинкин, 1925, 1927, 1934; Дуплаков, 1933; Жадин, 1950; Константинов, 1979) рассматривается формирование целостной научной классификации экологических группировок перифитонных сообществ водных организмов (Sladeckova, 1962; Wetzel, 1979; Протасов, 1982; 1984; 1994; 2011; Комулайнен, 2004; 2011). В то же время, до сих пор не создана ясная и четкая система экологической классификации группировок водорослей и всё ещё существует большое многообразие терминов, обозначающих сообщества перифитона. В настоящее время гидробиологами (Комулайнен, 2011) используется более 30 терминов для обозначения этой экологической группировки и С.Ф. Комулайнен предлагает термины «перифитон» и «обрастание», «фитоперифитон» и «альгоценозы обрастания» считать равнозначными.

Литературные (Дуплаков, 1933; Басова, 1976; Рычкова, 1977; 1986; Девяткин, 1979; Костикова, 1980; Станиславская, 1995; Касперовичене, Каросене, 2005) и собственные данные свидетельствуют, что основу фитоперифитона пресных вод формируют водоросли трех отделов: Bacillariophyta, Chlorophyta и Суанophyta. Водоросли других отделов отмечаются в составе альгообрастаний значительно реже.

Глава 4. Флористическое разнообразие сообществ фитоперифитона

В качестве основных особенностей биоценозов перифитона выделяют преобладание в них форм, прикрепляющихся к субстрату при помощи специальных приспособлений (Дуплаков, 1933; Карзинкин, 1934). В.Г. Девяткин (1979) пред-

ложил выделить в сообществах фитоперифитона группу типичных водорослей-обрастателей по признаку гетерополярности строения клеток или колоний. По этому признаку им в перифитоне Рыбинского водохранилища в качестве типичных обрастателей, выделены диатомовые родов: *Achnanthes* Bory, *Cocconeis* Echr., *Cymbella* Ag., *Gomphonema* Ag., зеленые родов: *Characium* A.Br., *Stigeoclonium* Kutz., *Mougeotia* Agardh, *Oedogonium* Link, *Spirogyra* Link, синезеленые родов: *Xenococcus* Thur., *Chamaesiphon* Br.et Grun. Водоросли этих родов формировали и фитоперифитон водоемов Верхней Волги.

В составе фитоперифитона верховьев р. Волги, Рыбинского водохранилища и оз. Неро отмечено 318 таксонов из 7 отделов, 20 порядков и 80 родов. Наибольшим таксономическим разнообразием альгообрастаний в верховье Волги и в Рыбинском водохранилище выделялся отдел Bacillariophyta (соответственно 91 и 63 таксона рангом ниже рода), а в оз. Неро – Chlorophyta (89 таксонов) (табл. 2).

Таблица 2. Таксономический состав водорослей фитоперифитона верховьев Волги (ВВ), Рыбинского водохранилища (Рыб) и оз. Неро.

Количество таксонов	Водоем	Суанопhyta	Chrysophyta	Bacillariophyta	Cryptophyta	Euglenophyta	Dinophyta	Chlorophyta	Всего
Порядки	ВВ	3	–	4	1	1	1	7	17
	Рыб	3	–	4	–	1	–	6	14
	Неро	3	1	4	–	1	1	5	15
Роды	ВВ	5	–	24	2	2	1	20	54
	Рыб	12	–	16	–	3	–	26	57
	Неро	11	1	18	–	3	1	29	63
Виды	ВВ	13	–	64	2	3	1	29	112
	Рыб	18	–	46	–	5	–	31	100
	Неро	31	1	64	–	3	–	70	169
Внутривидовые таксоны	ВВ	1	–	21	–	–	–	3	25
	Рыб	2	–	13	–	1	–	8	24
	Неро	2	–	10	–	–	–	8	20
Идентифицировано до рода	ВВ	3	–	6	1	1	–	11	22
	Рыб	9	–	4	–	2	–	14	29
	Неро	5	1	8	–	1	1	11	27
Всего таксонов рангом ниже рода	ВВ	17	–	91	3	3	1	44	159
	Рыб	29	–	63	–	8	–	53	153
	Неро	38	2	82	–	6	1	89	218

В составе отдела Bacillariopyta наибольшей таксономической насыщенностью выделялись роды *Nitzschia* Hass. (10–13 таксонов рангом ниже рода), *Navicula* Bory (7–13), *Cymbella* Ag. (7–8), *Fragilaria* Lyngb. (7–8), *Achnanthes* Bory (5–6). В отделе Chlorophyta – род *Scenedesmus* Meyen (15–30), менее богаты таксонами были роды *Ankistrodesmus* Corda (2–6), *Pediastrum* Meyen (3–4), *Monoraphidium* Kom.-Legn. (3–4). Менее разнообразны по сравнению с предыдущими отделами были синезелёные (табл. 2), среди них наиболее значительный вклад вносили водоросли рода *Oscillatoria* Vauch. (6–11).

Водоросли фитоперифитона водоемов Верхней Волги, для которых известны эколого-географические характеристики, представлены широко распространенными, в основном «планктонными» видами (35–50%); виды-обрастатели составляют 15–22% от общего числа таксонов, виды с широким экологическим спектром («литоральные») – 14–20%.

Перифитон – экотонное пограничное сообщество. На его формирование влияют планктонные и донные альгоценозы. Наличие в фитоперифитоне планктонных и других форм водорослей отмечают и в других водоемах (Рычкова, 1977; 1978; Девяткин, 1979; Костикова, 1980; 1986; Попченко, 1984; Станиславская, 1995). В фитоперифитоне водоемов Верхней Волги преобладают космополиты (более 70%), индифферентные к солёности (60–70%), алкалофильные виды (24–38%). Большую часть водорослей-индикаторов органического загрязнения составляют β-мезосапробы (33–38%) и о-β-мезосапробы (10–14%).

В верховье Волги флористически наиболее разнообразны альгообрастания гальки (108), в озере Неро – рогоза узколистной (171), наименее разнообразны таксонами соответственно фитоперифитон ивы (60) и кубышки желтой (67). Сравнение таксономического состава альгообрастаний с использованием коэффициента флористического сходства Чекановского–Сёренсена (K_{sc}) трех субстратов в верховье Волги и пяти видов макрофитов в оз. Неро показало, что сходство соответственно только одной пары из трех и четырех из десяти пар сравниваемых альгофлор составило 50% и более, а для восьми пар – оно было значительно ниже: 33–46%. Однако, сравнение в целом флор фитоперифитона верховьев Волги, Рыбинского водохранилища и оз. Неро с использованием K_{sc} свидетельствует, что таксономический состав альгообрастаний этих водоемов сходен на 48–51%, что позволяет сравнивать сообщества фитоперифитона исследованных водоемов. Большинство таксонов альгообрастаний, составляющих основу численности и биомассы на естественных субстратах, встречаются и на искусственных, что отмечается и другими исследователями (Рычкова, 1975; Басова, 1976; Sladečková, 1962) и это делает возможным альгообрастания естественных и искусственных субстратов сравнивать.

Немногочисленная группа наиболее часто встречаемых видов водорослей водоемов Верхней Волги характеризуется высокими показателями встречаемости на естественных и искусственных субстратах. Из 9 диатомей (*Achnantes minutissima* Kütz., *Gomphonema clavatum* Ehr., *Cocconeis placentula* Ehr., *Cymbella silesiaca* Bleisch in Rabencl., *Navicula cryptocephala* Kütz., *Navicula radiosa* Kütz.,

Navicula tripunctata (O.F. Mull) Bory, *Navicula* sp., *Nitzschia* sp.) с встречаемостью 50% и более в эпифитоне оз. Неро, 7 встречались в фитоперифитоне Рыбинского водохранилища и 5 – в верховье р. Волги.

Анализ показателей структурного разнообразия фитоперифитона показал, что значения индекса разнообразия Шеннона (в среднем 2.14–3.91) и индекса выровненности Пиелу (в среднем 0.54–0.75) достаточно велики, что свидетельствует о высоком структурном разнообразии альгообрастаний. Невысокие величины индекса Симпсона (в среднем 0.09–0.17) указывают на полидоминантность исследованных сообществ фитоперифитона.

Глава 5. Структура и количественные показатели развития фитоперифитона

Основу альгообрастаний верховьев Волги от её истока до г. Ржева составляли диатомовые: 60% численности и 75% биомассы эпифитона и соответственно 61 и 59% – эпилитона. Зеленые составляли 29 численности и 14% биомассы эпифитона и, соответственно, 26 и 23% – эпилитона. На долю синезеленых приходилось 11% численности и биомассы эпифитона и, соответственно, 13 и 18% – эпилитона.

Численность фитоперифитона различных субстратов верховьев Волги достигала 8.2 тыс. кл./мм², биомасса – 13.4 г/м². Наиболее высокие величины биомассы эпифитона отмечались в обрастаниях погруженных веток ивы (*Salix* sp.) (4.6±2.3 г/м²), более низкие – манника большого (0.4±0.06 г/м²). Численность и биомасса эпифитона «озерного участка» Верхневолжского водохранилища, была выше, чем «речного» соответственно в 8 и 12 раз. Обилие эпилитона «озерного участка», напротив, было на порядок ниже, чем «речного». Биомасса эпилитона (гальки) была ниже, чем ивы, но выше, чем манника.

Состав доминирующих видов эпилитона и эпифитона характеризовался значительным сходством. В альгообрастаниях различных субстратов «озерного участка» верховьев Волги, мелководных притоках и самой реке ниже бейшлота по численности и биомассе доминировали диатомовые, реже зелёные и синезелёные водоросли. В озёрах основной фон альгообрастаний создавали *Cymbella silesiaca*, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb) Kütz., *Navicula cryptocephala*, а также *Gomphonema clavatum*, развивающаяся, в основном, на каменистом субстрате. Ниже верхневолжского бейшлота в условиях быстрого течения в массе вегетировал типично перифитонный вид *Cocconeis placentula*, способный прочно удерживаться на субстрате (до 60% общей биомассы).

В литорали Рыбинского водохранилища в фитоперифитоне искусственных субстратов (предметные стекла – ПС) преобладали зеленые водоросли: 51% численности и 63% биомассы. Синезеленые (27%) занимали второе место по численности, а диатомовые (34%) – по биомассе.

На протяжении всего периода исследований наибольшая численность здесь наблюдалась у зелёной водоросли *Stigeoclonium farctum* Berth., среди синезеленых – у видов родов *Phormidium* Kütz., *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. emend.,

Oscillatoria, а диатомовых – у видов рода *Fragilaria* в июне и *Achnanthes minutissima* Kütz. – в июле. Среди зеленых по биомассе доминировали обрастатели *Oedogonium* sp., *Mougeotia* sp., *Spirogyra* sp., *Stigeoclonium farctum*, а также *Cosmarium* sp.sp. и *Characium* sp.sp. В доминирующий комплекс диатомовых входили виды родов *Navicula*, *Cymbella*, *Cocconeis placentula*. Биомасса перифитона ПС создавалась, в основном, небольшим количеством сравнительно крупноклеточных форм водорослей.

Максимумы численности фитоперифитона ПС были связаны с развитием синезеленых водорослей: *Phormidium tenue* (Menegh.) Gom., *Phormidium frigidum* F.E. Fritsch., *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. и зеленых – *Stigeoclonium farctum* и *Spirogyra* sp., тогда как по биомассе в это же время преобладали крупноклеточные нитчатые зеленые водоросли *Oedogonium* sp., *Mougeotia* sp., *Spirogyra* sp. Максимальная численность (148 тыс. кл./мм²) и биомасса (23.5 г/м²) водорослей фитоперифитона отмечалась в июне: численность – при развитии мелкоклеточной синезеленой водоросли *Phormidium tenue* (134 тыс. кл./мм²), биомасса – зеленой нитчатой водоросли *Mougeotia* sp. (20.5 г/м²). Численность фитоперифитона искусственных субстратов составляла в среднем около 10 тыс.кл./мм², биомасса – около 4 г/м².

В альгообрастаниях всех макрофитов озера Неро наибольшей встречаемостью (50–100%) выделялись диатомовые: *Navicula cryptocephala*, *N. tripunctata*, *Navicula* sp. Диатомеи – *Cymbella silesiaca*, *Gomphonema clavatum*, *Cocconeis placentula*, *Nitzschia* sp.sp., синезеленая водоросль – *Oscillatoria limnetica* Lemm. и зеленая *Chlamydomonas* sp. отмечались на четырех видах макрофитов.

Эпифитон пяти наиболее широко распространенных видов макрофитов оз. Неро составляли диатомовые: около 70% численности и 55% – биомассы. Далее следовали зеленые – соответственно 12 и 42%, а затем синезеленые – соответственно 20 и 3%. Численность эпифитона озера Неро в среднем составила около 12 тыс. кл./мм², биомасса – около 15 г/м². Наиболее высокой интенсивностью развития альгообрастаний (по численности и биомассе) характеризовался эпифитон кубышки желтой (соответственно 43.7 тыс. кл./мм² и 61.4 г/м²), наиболее низкой – эпифитон камыша озерного (3.3 тыс. кл./мм² и 0.77 г/м²). Биомасса эпифитона кубышки была в 8 раз выше, чем тростника и хвоща и в 4 раза выше биомассы эпифитона рогаза.

Летом численность эпифитона (рис. 2а) в литорали озера составляли, в основном, синезеленые (53% от общей), доминировали водоросли родов *Oscillatoria*, *Lyngbya* Ag., *Aphanizomenon* Morr., *Microcystis* (Kütz.) Elenk. На долю диатомовых приходилось 27%, в состав доминантов входили виды родов *Achnanthes*, *Fragilaria*, *Nitzschia*. В биомассе эпифитона летом (рис. 2в) доминировали зеленые (91%) в основном за счет крупноклеточной нитчатой водоросли *Oedogonium* sp. (55%) и *Stigeoclonium* sp. (33%). Осенью по численности и биомассе (рис. 2б, г) преобладали диатомовые – соответственно 76 и 94%. По численности доминировали водоросли тех же родов, что и летом, по биомассе – виды родов *Cymbella*, *Fragilaria*, *Navicula*. Максимальная численность (32 тыс.

кл./мм²) и биомасса (71 г/м²) отмечалась осенью в эпифитоне кубышки желтой при развитии диатомовых (рис. 2). Биомасса эпифитона оз. Неро осенью была несколько ниже летней (12.8±2.5 и 16.9±3.3 г/м² соответственно).

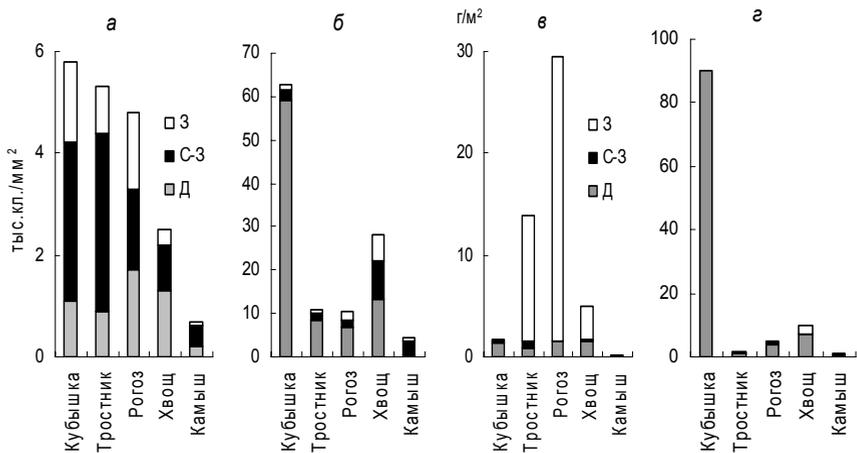


Рис. 2. Численность, тыс. кл./мм² (а – лето, б – осень) и биомасса, г/м² (в – лето, г – осень) основных групп водорослей эпифитона оз. Неро в 1987 г. Д – диатомовые, С-3 – синезеленые, З – зеленые.

Таким образом, в состав доминирующих комплексов альгообрастаний исследованных водоемов входили диатомовые водоросли родов *Cymbella*, *Gomphonema*, *Achnantes*, *Cocconeis*, *Fragilaria*, *Epitemia Bréb.*, *Tabellaria Ehr.*, *Navicula*; зеленые: *Oedogonium* sp., *Stigeoclonium* sp., *Mougeotia* sp., *Spirogyra* sp., *Cosmarium* sp., *Characium* sp. и синезеленые: виды родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Microcystis*.

Глава 6. Пигментные характеристики фитоперифитона

Основную часть пигментного фонда фитоперифитона в водоемах Верхней Волги составлял хлорофилл (Хл *a*). Его относительное содержание варьировало от 51 до 92% суммы хлорофиллов *a*, *b*, *c* и в среднем колебалось от 75 до 85% (табл. 3). Содержание Хл *a* в альгообрастаниях на искусственных субстратах изменялось в более широком диапазоне, чем на искусственных, и достигало соответственно 250 и 45 мг/м², в среднем составляя 7.9–60.1 мг/м² (табл. 3). Вклад Хл *b* и Хл *c* в суммарный фонд зеленых пигментов фитоперифитона изменялся соответственно от 0.1 до 37% и от 1 до 26%, составляя в среднем в разные годы соответственно от 6 до 17% (табл. 3). Вклад Хл *b* в суммарный хлорофилл фитоперифитона чаще превышал таковой Хл *c*. Преобладание Хл *b* над Хл *c* в фитоперифитоне Рыбинского водохранилища и Хл *c* над Хл *b* в эпифитоне оз. Неро

согласуется со степенью развития в альгообрастаниях соответственно зеленых и диатомовых водорослей.

Таблица 3. Пигментные характеристики фитоперифитона исследуемых водоёмов в разные годы.

Год	Хл <i>a</i> , мг/м ²	Хл <i>a</i> , %	Хл <i>b</i> , %	Хл <i>c</i> , %	Фео, %	К/Хл <i>a</i>	E ₄₈₀ /E ₆₆₄
Иваньковское водохранилище							
1985	24.6±4.0	78±0.6	16±0.8	7±0.4	28±2	0.6±0.01	–
1988	34.4±3.6	83±0.9	10±1.0	7±0.4	22±1	0.6±0.01	0.7±0.01
2005	28.4±4.2	80±1.3	10±1.6	10±1.3	34±3	0.6±0.02	0.8±0.03
Угличское водохранилище							
1985	16.6±4.6	79±0.9	12±0.9	9±0.6	19±2	0.6±0.02	–
1988	27.1±4.7	83±0.7	8±0.8	9±0.5	21±1	0.6±0.02	0.8±0.02
2005	23.4±5.0	81±0.9	7±1.4	13±2	29±3	0.7±0.02	0.9±0.03
Рыбинское водохранилище							
1984*	11.7±1.6	81±1.2	12±0.7	8±0.7	24±3	0.5±0.02	–
1986*	7.9±0.6	75±1.0	17±0.6	8±0.5	32±4	0.5±0.02	–
2006	13.2±2.1	77±0.9	16±0.7	7±0.5	57±3	0.7±0.02	0.9±0.03
2010	28.9±3.8	82±0.8	11±0.7	6±0.7	28±1	0.7±0.03	0.8±0.03
Оз. Неро							
1987	60.1±10.7	85±1.0	6±1.2	9±0.4	59±3	0.7±0.01	0.9±0.02
2004	41.0±8.4	82±1.2	8±0.8	10±0.6	35±2	0.8±0.02	1.0±0.03

Примечание. Фео – феопигменты; * – искусственные субстраты.

Содержание феопигментов фитоперифитона (% от суммы с «чистым» Хл *a*) изменялось от 1 до 92% и составляло в среднем для различных типов субстратов от 19 до 35%, возрастая до 57–59% при интенсивном взмучивании донных отложений в отдельные годы в Рыбинском водохранилище и в оз. Неро (табл. 3). Уровень содержания феопигментов фитоперифитона в водоемах Верхней Волги очень близок к таковым фитопланктона для этих водоемов (Минева, 2004) и сопоставим с данными о феопигментах фитоперифитона оз. Красное (Басова, 1976), оз. Кубенское (Рычкова, 1977), оз. Лача и Воже (Рычкова, 1978).

Изменения уровня содержания каротиноидов фитоперифитона естественных и искусственных субстратов обычно повторяли ход динамики хлорофилла *a*, но в абсолютных величинах содержание каротиноидов было ниже содержания хлорофилла: максимальные его величины достигали соответственно 152 и 27 мкг SPU/м². Между содержанием каротиноидов (К) и Хл *a* в альгообрастаниях макрофитов всех водоемов наблюдалась значимая положительная связь с высокими коэффициентами корреляции 0.96–1.00, в альгообрастаниях искусственных субстратов – 0.77 и 0.99. Отношение К/Хл *a* составляло 0.5–0.8 и было сходным с наиболее часто отмечаемыми величинами К/Хл *a* для фитопланктона пресноводных водоемов, в том числе бассейна Верхней Волги (Минева, 2004). Значения пиг-

ментного индекса E_{480}/E_{664} , также характеризующего соотношение каротиноидов и хлорофилла *a*, составляли в среднем 0.7–1.0. Наиболее высокие его значения отмечались в эпифитоне оз. Неро. Отношение $K/Xл a$ составляло 0.5–0.8 и было сходным с наиболее часто отмечаемыми величинами $K/Xл a$ для фитопланктона пресноводных водоемов, в том числе бассейна Верхней Волги (Минеева, 2004). Значения пигментного индекса E_{480}/E_{664} , также характеризующего соотношение каротиноидов и хлорофилла *a*, составляли в среднем 0.7–1.0. Наиболее высокие его значения отмечались для эпифитона оз. Неро (табл. 3).

Полученные данные свидетельствуют, что содержание $Xл a$ фитоперифитона в целом увеличивалось от менее продуктивных по уровню трофии водоемов (Угличское, Рыбинское) к более продуктивным (Иваньковское, оз. Неро).

Сезонная динамика хлорофилла *a* эпифитона водоемов Верхней Волги характеризовалась его возрастанием в течение вегетационного сезона (от весны к осени) (табл. 4).

Таблица 4. Содержание хлорофилла ($мг/м^2$) эпифитона в водоемах бассейна Верхней Волги по сезонам в разные годы.

Сезон	Водохранилище			Озеро Неро ³
	Иваньковское ¹	Угличское ¹	Рыбинское ²	
Весна	<u>4.4±2.7</u>	<u>3.4±2.0</u>	–	–
	25.0±7.5	17.9±3.1		
Лето	<u>20.8±3.3</u>	<u>16.7±4.1</u>	18.9±2.0	<u>21.1±3.6</u>
	26.1±3.4	32.3±8.7		37.4±5.4
Осень	<u>40.8±11.1</u>	<u>27.6±11.4</u>	52.9±12.3	<u>99.2±16.8</u>
	45.7±6.9	34.6±6.8		47.4±20.3

Примечание. 1 – в числителе – 1985 г., в знаменателе – 1988 г.; 2 – 2010 г.; 3 – в числителе 1987 г., в знаменателе – 2004 г. (среднее±ошибка).

Вариации интенсивности развития фитоперифитона в водоемах Верхней Волги обуславливались различиями гидрометеорологических условий лет наблюдений и связанными с ними особенностями гидрологических и гидрохимических условий биотопа.

Определенной зависимости интенсивности обрастания макрофитов от их видовой принадлежности не выявлено ни по биомассе, ни по содержанию хлорофилла *a*, что отмечено и для других водоемов (Косятова и др., 1990; Станиславская, 1995; Анохина, 1999; Рычкова, 1975). Тем не менее, при отборе проб эпифитона на одной станции в один срок с нескольких видов макрофитов прослеживалась тенденция увеличения концентраций $Xл$ в обрастаниях макрофитов с шероховатой поверхностью стебля (хвощ, тростник).

Наиболее интенсивное развитие альгообрастаний (по содержанию $Xл$) в водохранилищах Верхней Волги (по мере убывания) отмечено на камыше, трост-

нике и хвоще, а в оз. Неро – на кубышке, хвоще и тростнике. Интенсивность об-растания искусственных субстратов в Рыбинском водохранилище была ниже, чем естественных (табл. 5).

Таблица 5. Содержание хлорофилла фитоперифитона, мг/м² в водоемах бас-сейна Верхней Волги в разные годы

Год	Субстрат					
	Тростник	Камыш	Хвощ	Манник	Рогоз	Кубышка
Иваньковское водохранилище						
1985	27.1±8.0	37.0±13.6	24.1±5.3	8.0±2.6	–	–
1988	36.1±5.4	36.6±10.2	32.1±6.1	28.9±8.6	–	–
2005	39.9±10.7	22.7±5.9	30.6±8.4	–	23.5±5.1	17.7±3.9
Угличское водохранилище						
1985	7.1±1.4	26.6±7.0	26.9±12.6	5.7±0.8	–	–
1988	26.9±7.4	59.8±12.5	16.3±5.1	20.9±6.2	38.5±14.6	–
2005	27.3±9.7	20.9±1.3	34.5±15.2	–	17.2±13.4	–
Оз. Неро						
1987	49.7±12.3	22.2±9.2	86.6±49.2	–	51.2±14.0	140±64
2004	29.4±5.4	25.4±7.2	106±39.1	–	–	30.4±5.5
Рыбинское водохранилище						
	Тростник	Камыш	Ситняг	Кувшинка	ПС	ПХТ
1984	–	–	–	–	–	17.1±1.6
1986	–	–	–	–	7.9±0.6	–
2006	27.3±4.5	4.2±1.1	9.5±1.1	–	–	–
2010	21.9±4.3	35.2±6.7	–	25.5±7.4	–	–

Примечание. ПС – предметные стекла, ПХТ – полихлорвиниловые трубки.

Динамика содержания хлорофилла фитоперифитона и фитопланктона в иссле-дованных водоемах часто была «противофазной»: чем выше уровень хлорофилла фитопланктона и его биомасса, тем ниже таковые фитоперифитона и наоборот. Динамика биомассы эпифитона и фитопланктона верховьев Волги и оз. Неро так-же характеризуется «противофазным» развитием этих альгоценозов (рис. 3, 4). Это, несомненно, свидетельствует о конкурентных взаимоотношениях между дан-ными сообществами, вероятно, в первую очередь, за свет и биогенные элементы.

Между содержанием Хл в фитопланктоне и температурой воды наблюдается достоверная положительная корреляционная связь, коэффициенты корреляции (r) между Хл и температурой составляют 0.46 и 0.53 (соответственно в 1984 и 1986 гг.). Сравнительно невысокая, но достоверная отрицательная корреляция отмечается и между Хл и прозрачностью воды, $r = 0.33$ и -0.34 соответственно. Применительно к фитоперифитону связь с этими показателями была менее от-четлива. Вероятно, для фитоперифитона, в отличие от фитопланктона, в данном случае, биотические взаимоотношения более существенны, чем абиотические факторы.

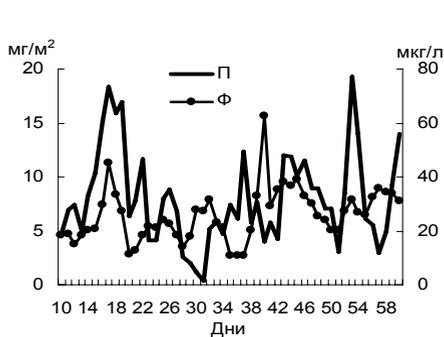


Рис. 3. Динамика хлорофилла фитоперифитона (П, мг/м²) и фитопланктона (Ф, мкг/л) в Рыбинском водохранилище.

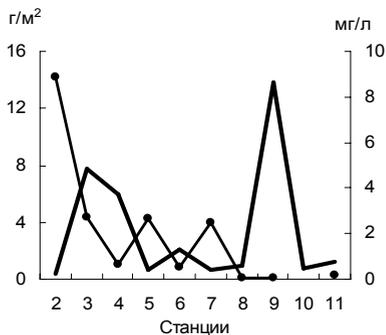


Рис. 4. Динамика биомассы фитоперифитона (г/м²) и фитопланктона (мг/л) в верховье Волги. Станции – 2 – оз. Стерж, 3 – оз. Вселуг, 4 – оз. Волго, 5 – Бейшлот, 6 – р. Селижаровка, 7 – ниже р. Селижаровка, 8 – ниже р. Итомли, 9 – р. Большая Коша, 10 – выше г. Ржев, 11 – ниже г. Ржев.

Глава. 7. Фотосинтез фитоперифитона

Максимальная интенсивность фотосинтеза фитоперифитона Рыбинского водохранилища в 1984 г. составляла более 700 мг O₂/(м² сут), в 1986 г. – 1400 мг O₂/(м² в сутки), в среднем соответственно 430 и 700 мг O₂/(м² в сутки) или 131 и 205 мг C/(м² в сут). Деструкция составляла соответственно – 812 и 1336 мг O₂/(м²·сут). Образование органического вещества преобладало над деструкцией, соотношение Ф/Д перифитона было > 1. В среднем наиболее высокая величина суточного фотосинтеза фитоперифитона Рыбинского водохранилища наблюдалась в 1983 г. (1896 мг O₂/м² в сут), а более низкая – 1987 г. (267 мг O₂/м² в сут) (Девяткин, 2003). Интенсивность фотосинтеза фитоперифитона значительно варьирует и в других водоемах: в Онежском озере продукция перифитона втрое превосходит продукцию сосудистых растений (Рычкова, 1979); в реке Форт (Fort) штат Массачусетс, США, валовый фотосинтез перифитона достигал 6.5 г O₂/м² в сутки (Sumner, Fisher, 1979); в реке Дунай (Чехословакия) первичная продукция перифитона достигала 17.6, а фитопланктона 15 г O₂/м² в сутки (Holcik et al., 1981); в озерах Карельского перешейка и Латгальской возвышенности интенсивность фотосинтеза фитоперифитона изменялась от 3 до 4845 мг O₂/м² сут.

Полученные данные свидетельствуют, что продуктивность фитоперифитона на искусственных субстратах в значительной мере зависит от времени их экспозиции. В наших исследованиях с начала экспозиции чистый и валовый фотосинтез фитоперифитона возрастают, но после 20 – 30 суток начинают понижаться, интенсивность же деструкции остаётся высокой (рис. 4).

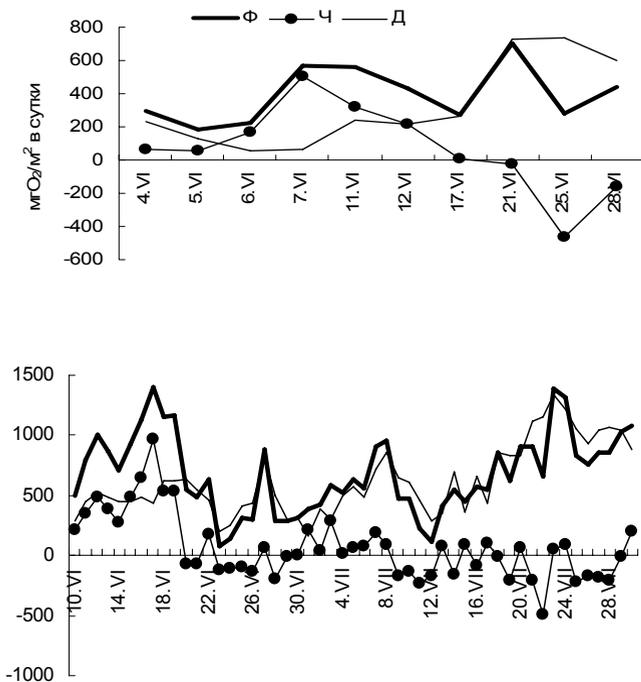


Рис. 4. Динамика интенсивности валового (Φ), чистого (Ч) фотосинтеза и деструкции (Д) фитоперифитона, мг $O_2/(m^2 \cdot \text{сут})$: а – 1984 г., б – 1986 г.

Сообщество в целом остаётся автотрофным (чистый фотосинтез положителен). Собственные и литературные данные (Басова, 1976; Костикова, 1989; Макаревич, 2000; Девяткин, 2003) свидетельствуют, что при более длительной экспозиции субстрата в сообществе перифитона начинают преобладать процессы деструкции и постепенно гетеротрофная компонента перифитона доминирует над автотрофной. На исследуемом участке это происходило за счет личинок хирономид, дрейссены, а в отдельные годы при массовом появлении колоний мшанок, что приводит к снижению продукционных возможностей фитоперифитона, это отмечают и другие исследователи (Костикова, 1989; Протасов, 1994; Макаревич, 2000).

Между интенсивностью фотосинтеза и содержанием Хл в перифитоне предметных стекол отмечается значимая корреляционная связь ($r = 0.65$).

Ассимиляционная активность единицы биомассы фитоперифитона в 1986 г. составила 0.40 ± 0.07 мг O_2 /мг биомассы в сутки, что достаточно близко к таковой фитоперифитона (0.34 ± 0.04) в 1981 г. (Девяткин, 2003). Зависимость величины Ф/Б от биомассы перифитона хорошо описывается уравнением:

$$\text{Ф/Б} = 0.04 + 45/\text{Б} \quad (r = 0.73, p < 0.01).$$

Суточная ассимиляционная активность хлорофилла *a* фитоперифитона по данным наблюдений 1984 и 1986 гг. в литорали Рыбинского водохранилища составляет соответственно 50 ± 6 и 100 ± 8 мг O_2 /мгХл. В то же время суточная ассимиляционная активность хлорофилла фитоперифитона была заметно ниже, чем фитопланктона, суточная ассимиляционная активность которого за этот же период наблюдений составила 172 ± 16 и 147 ± 9 мг O_2 /мгХл.

ВЫВОДЫ

1. Основу флористического разнообразия фитоперифитона водоёмов бассейна Верхней Волги составляют водоросли отделов Bacillariophyta (128 таксонов), Chlorophyta (119) и Cyanophyta (52). В составе сообществ фитоперифитона преобладают типичные виды-обрастатели (диатомовые *Achnanthes minutissima*, *Cocconeis placentula*, *Cymbella silesiaca*, *C. prostrata*, *C. lanceolata*, *C. cistula*, *Gomphonema parvulum*, *G. acuminatum*, *G. clavatum*; зеленые *Stigeoclonium farctum*, *Stigeoclonium sp.*, *Oedogonium sp.*, *Cosmarium sp.*, *Characium sp.*); донные формы *Navicula cryptocephala*, *N. tripunctata*, *N. radiosa*, *Epithemia adnata*, *E. zebra*, *E. zebra var. porcellus*, *Amphora ovalis*, *A. pediculus*, а также виды с широким экологическим спектром обитания (*Fragilaria capucina*, *F. construens*, *F. construens var. binodis*, *Melosira varians* и виды родов *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Lynghya*).

2. Максимальные численность (11.6 тыс. кл./мм²) и биомасса (14.6 г/м²) водорослей отмечаются для эпифитона высокоэвтрофного оз. Неро, минимальные – для эпифитона (2.3 тыс. кл./мм², 2.0 г/м²) и эпилитона (1.2 тыс. кл./мм², 1.8 г/м²) верховьев Волги. Наибольший вклад в численность и биомассу фитоперифитона верховьев Волги вносят диатомовые и зеленые водоросли; в численность Рыбинского водохранилища – зеленые и синезеленые, в биомассу – зеленые и диатомовые.

3. В оз. Неро высокая численность (44 тыс. кл./мм²), биомасса (61 г/м²) водорослей и содержание хлорофилла *a* (140 мг/м²) отмечены для эпифитона кубышки желтой в устье р. Сара, подверженном антропогенной нагрузке, а самые низкие (соответственно 3.3 тыс. кл./мм², 0.8 г/м², 22.2 мг/м²) в эпифитоне камыша озерного в северной части озера. Основу численности эпифитона формируют диатомовые и синезеленые водоросли, биомассы – диатомовые и зеленые.

4. Четких закономерностей в интенсивности обрастания разных растений не выявлено. В водохранилищах Верхней Волги содержание хлорофилла эпифито-

на убывает в ряду камыш – тростник – хвощ, в оз. Неро – кубышка – хвощ – тростник. Степень обрастания естественных субстратов ниже, чем искусственных

5. Содержание хлорофилла эпифитона увеличивается с ростом трофии водоема и составляет в среднем 22.4 мг/м^2 в мезотрофном Угличском водохранилище, около 30 мг/м^2 в умеренно эвтрофном Рыбинском и эвтрофном Ивановском, 50.6 мг/м^2 в высокоэвтрофном оз. Неро. В течение вегетационного сезона содержание хлорофилла увеличивается от весны к лету, достигая максимума осенью.

6. Основу пигментного фонда фитоперифитона составляет хлорофилл *a* (75–85%). Содержание феопигментов колеблется в пределах 20–35%, возрастая в отдельные годы до 60% при интенсивном взмучивании донных отложений. Величины пигментного индекса E_{480}/E_{664} не превышают 1.0, что свидетельствует о достаточном обеспечении водорослей азотом.

7. При заселении экспериментальных субстратов на начальных этапах развития перифитона фотосинтез превышает деструкцию. По мере формирования сообщества соотношение фотосинтеза и деструкции меняется и гетеротрофная компонента перифитона преобладает над автотрофной.

8. Пространственно-временная динамика развития фитоперифитона и фитопланктона «противофазны», что свидетельствует о конкурентных взаимоотношениях между этими сообществами.

Публикации по теме диссертации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Девяткин В.Г., **Метелёва Н.Ю.**, Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: влияние гидрофизических факторов на содержание хлорофилла *a* // Биология внутр. вод. 2000. № 4. С. 47–52.

2. Девяткин В.Г., **Метелева Н.Ю.**, Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: оценка и прогноз содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза // Биология внутренних вод. 2001. № 1. С. 36–45.

3. Ляшенко О.А., Минеева Н.М., **Метелёва Н.Ю.**, Соловьева В.В. Пигментные характеристики фитопланктона Угличского водохранилища // Биология внутр. вод. 2001. № 3. С. 77–84.

4. **Метелёва Н.Ю.** Эпифитон озера Неро // Биология внутр. вод. Борок, 2001. № 4. С. 32–45.

5. **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Формирование и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища: состав и обилие // Биология внутр. вод. М., 2005. № 2. С. 56–60.

6. **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Формирование и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища: первичная продукция // Биология внутр. вод. М., 2005. № 3. С. 44–47.

7. Девяткин В.Г., **Метелёва Н.Ю.**, Вайновский П.А. О роли фитопланктона в формировании кислородного режима водоёма в связи с климатическими вариациями // Журн. Вода: химия и экология. 2012. № 12. С. 66–72.

В других изданиях

8. **Метелёва Н.Ю.** Содержание пигментов фитопланктона в Угличском водохранилище // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. 1990. № 88. С. 8–13.

9. **Метелёва Н.Ю.** Содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне Ивановского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. СПб. Наука. 1994. № 97. С. 12–16.

10. **Метелёва Н.Ю.** Водорослевые обрастания на макрофитах оз. Неро // Четвертая Всерос. Конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 106–107.

11. Девяткин В.Г., Карпова Е.Е., **Метелёва Н.Ю.** Формирование и продуктивность перифитона в литорали Рыбинского водохранилища // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод: Тез. докл. Ярославль, 1996. С.23–26.

12. **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Эпифитон, эпицитон и пигменты планктона верховьев Волги // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Материалы Международной науч. конф. 20–25 сент. 1999. Минск–Нарочь. БГУ. 2000. С 231–236.

13. **Метелёва Н.Ю.** Содержание хлорофилла в перифитоне водохранилищ Верхней Волги // Пятая Всерос. конф. по водным растениям. Гидробиотаника 2000. Тез. докл. Борок, 10–13 октября. С. 54–55.

14. Ляшенко О.А., **Метелёва Н.Ю.** Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона и эпифитона озера Неро // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2000. С. 113–133.

15. Сигарева Л.Е., **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Пигменты перифитона // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 163–165.

16. Минеева Н.М., Ляшенко О.А., **Метелёва Н.Ю.** Пигменты фитопланктона Ивановского, Угличского и Горьковского водохранилищ // Экологические проблемы Верхней Волги: Ярославль: ЯГТУ, 2001. С. 96–101.

17. **Метелёва Н.Ю.** Диатомовые водоросли в перифитоне Рыбинского водохранилища // Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей. VIII школа диатомологов России и стран СНГ. Тез. докладов. Борок, 16–19 сент. 2002. С. 23–24.

18. **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Всерос. конф. Тез. докладов. Борок, 29 октября–3 ноября. Ярославль, 2002. С. 210–211.

19. **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Состав и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища // Международный симпозиум. Перифитон конти-

ментальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований. Тюмень, 2003. С 44–45. Тез. докладов.

20. **Метелёва Н.Ю.** Содержание хлорофилла в перифитоне и фитопланктоне водохранилищ Верхней Волги // Международная конф. Первичная продукция водных экосистем. Тез. докладов. Борок 11–16 октября. Ярославль 2004. С. 64–65.

21. **Метелёва Н.Ю.** Диатомовые в эпифитоне озера Неро // IX школа диатомологов России и стран СНГ. Тез. докл. Борок, 13–16 сентября 2005. С. 47–48.

22. **Метелёва Н.Ю.** Пигменты фитообрастаний // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М. Наука, 2008. С. 130–138.

23. **Метелёва Н.Ю.**, Шитова.О.А, Девяткин В.Г. // Эпифитон Рыбинского водохранилища // Биомониторинг природных и трансформированных экосистем: Материалы Международной научно–практической конференции. Брест. 2008. С. 110–113.

24. **Метелёва Н.Ю.** Фитоперифитон оз. Неро // Перифитон и обрастание: теория и практика: Материалы Международной научно–практической конференции. СПб. 2008. С. 60–63.

25. **Метелёва Н.Ю.**, Девяткин В.Г. Диатомовые водоросли в перифитоне водёмов Верхней Волги // Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеоэкологии и биостратиграфии (морфология, систематика, флористика, экология, палеография, биостратиграфия). Тезисы XI Международная науч.конф. диатомологов стран СНГ. Минск. «Право и экономика». 2009 г. С. 76–77.

26. Девяткин В.Г., **Метелёва Н.Ю.** О взаимодействии перифитона и фитопланктона в природных экосистемах //: Экологические проблемы XXI века. Сахаровские чтения 2010 года. Минск: МГЭУ им. А.Д. Сахарова, 2010. С. 187.

27. **Метелёва Н.Ю.** Пигменты фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги // Бассейн Волги в XXI–м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докладов участников Всероссийской конференции. Ин–т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2012 г. – Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 181–183.