

УДК 574.586 + 574.55

Г. В. Ким

**НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
ФИТОЭПИЛИТОНА ОЛИГОТРОФНЫХ ВОДОЕМОВ И
ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ (ОБЗОР)**

Сообщества водорослей каменистого субстрата в горных водотоках и олиготрофных водоемах имеют высокую скорость восстановления, интенсивность функционирования и биомассу. Эти черты присущи фитозпилитону олиготрофных водных объектов в разных регионах мира. Сделано предположение о том, что благодаря пространственной структуре и интенсивному метаболизму водорослей микроскопического размера, в фитозпилитоне возникают условия для существования автономного круговорота веществ и, как следствие, самообеспечения водорослей биогенными веществами (соединениями). Этим можно объяснить высокие количественные показатели альгоценозов эпилитона на фоне низкого содержания биогенов в воде олиготрофных водных объектов.

Ключевые слова: фитозпилитон, горные водотоки, олиготрофные водоемы, экзогенные метаболиты, гетеротрофное питание, микроскопические водоросли.

Альгоценозы горных водотоков и каменистой литорали олиготрофных озер представлены в основном фитозпилитоном — водорослями, развивающимися на каменистом субстрате. В меженный период в горных реках и при ослаблении ветроволновой нагрузки на альгоценозы литорали в олиготрофных озерах в разных регионах мира биомасса водорослей эпилитона с доминированием нитчатых зеленых или синезеленых водорослей достигает 1,5—2,0 кг/м², с доминированием диатомовых — 0,5 кг/м². В период половодья, дождевых паводков в водотоках и в периоды усиления волноприбойной деятельности на озерах (особенно в штормы) значения численности и биомассы могут снижаться до нулевого уровня, несмотря на повышение содержания в воде биогенов [5, 8, 12, 14, 16, 18, 23, 27, 28, 34]. Таким образом, низкие количественные показатели в альгоценозах эпилитона, как правило, являются следствием физического удаления клеток водорослей в результате смыва водой.

Для сравнения: в мезотрофных и евтрофных водоемах биомасса водорослей перифитона с доминированием зеленых нитчатых водорослей достигает 4,7 кг/м², с доминированием синезеленых — 3,0 кг/м² [9, 15, 24].

© Ким Г. В., 2011

Интенсивность фотосинтеза водорослей эпилимниона в горных реках и озерах достигает $8,8 \text{ г O}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$ [5, 11, 23, 34]. По предложенной С. Е. Сиротским [22] шкале для оценки трофического статуса водных объектов, если величина первичной продукции фитоперифитона превышает $0,6 \text{ г O}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$, то водоток можно отнести к гиперевтрофному. По классификации Г. Г. Винберга [3], водоемы, в которых первичная продукция водорослей планктона составляет $1,0\text{—}7,5 \text{ г O}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$, являются мезотрофными.

Максимальное значение суточного P/B -коэффициента в фитоэпилимнионе олиготрофных водоемов составляет 5,1 [10]. В мезотрофных водоемах этот показатель не превышает 1,0 (цит. по [9]).

Скорость восстановления фитоэпилимниона в горных водотоках и олиготрофных водоемах — две-три недели [5, 9, 11, 23, 34]. Сроки восстановления группировок фитоперифитона в мезотрофных водоемах составляют 45—60 дней (цит. по [17]).

Высокая интенсивность функционирования водорослей и высокие темпы восстановления фитоэпилимниона в олиготрофных водных объектах позволяют сделать предположение о достаточном содержании биогенов в эпилимнионе, в отличие от планктонных сообществ. На рисунке представлены возможные «внутренние» источники биогенов для водорослей эпилимниона: внеклеточный метаболизм самих водорослей, детрит и выделения водных беспозвоночных, неорганический субстрат, на котором развиваются водоросли. Следует отметить, что в силу особенностей пространственной организации фитоэпилимниона как сообщества эти источники приобретают специфику.

То, что внеклеточный метаболизм водорослей имеет огромные масштабы, показано в экспериментах с культурами и в меньшей степени (из-за методических трудностей) — в сообществах в природных условиях. В природных водах до 70% органического вещества, создаваемого клетками планктонных водорослей, выделяется во внеклеточную среду в виде легко окисляемых, легко усваиваемых другими клетками органических соединений. В их составе доля органических кислот может составлять 8—65%, количество выделяемых в течение дня полисахаридов достигает $0,7 \text{ г}/\text{м}^2$, аминокислот — $15 \text{ мг}/\text{дм}^3$ [2, 21, 26]. В олиготрофных и малопродуктивных водах количество выделяемого планктонными водорослями органического вещества соизмеримо с его количеством, идущим на построение клеточных структур [2].

Водоросли эпилимниона также выделяют во внешнюю среду органические соединения. В отличие от толщи воды, где концентрация экзогенных метаболитов во много раз уменьшается при разбавлении водой, в слое перифитона разбавление не так сильно и, соответственно, концентрация легкорастворимых органических веществ выше. Так, например, установлено, что в эпилимнионических сообществах среднее содержание биогенных элементов оптимально (близко к соотношению Редфилда — $C_{106} : N_{16} : P_1$): в оз. Тингвалаватн (Исландия) — $C_{125} : N_{12} : P_1$ [28], в оз. Еркен (Швеция) — $C_{158} : N_{18} : P_1$ [30]. Их запасы в олиготрофных водотоках Северной Америки не лимитируют рост водорослей, о чем свидетельствует отсутствие корреляции между

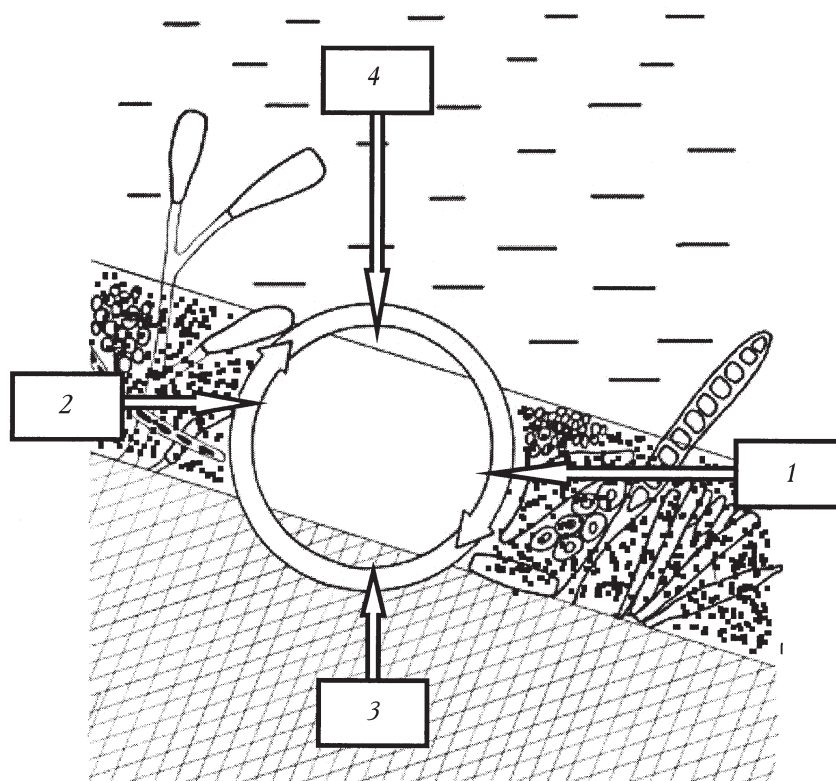


Схема круговорота биогенов в эпилитоне: 1 — экзогенные метаболиты водорослей; 2 — детрит, метаболиты животного происхождения; 3 — твердый субстрат; 4 — вода.

их содержанием в воде и обилием водорослей в перифитоне [31]. Х. Хайес, выявив повышенную экстраклеточную концентрацию фосфатазы внутри перифитонных матов, также предположил, что фитоперифитон не испытывает недостатка в фосфатах и нитратах [26]. Более того, обильные гликополисахаридные структурные элементы (слизистые оболочки, тяжи и др.) водорослей в перифитоне препятствуют выходу биогенов из сообщества, тем самым обогащая его [25].

Поскольку водоросли практически всех отделов способны к гетеротрофному усвоению как низко-, так и высокомолекулярных органических соединений [1, 4, 21, 34, 35], можно предположить, что органическое вещество, выделяемое водорослями одного вида, усваивается водорослями других, минуя стадию минерализации. Число одновременно вегетирующих видов в сообществе может достигать нескольких десятков (Т. А. Сафоновой [20] выявлено 180 видов), следовательно разнообразен и состав выделяемых метаболитов. Способные к гетеротрофному усвоению водоросли поглощают из этой «смеси» те соединения, которые необходимы именно данному виду. Биогены органического и минерального происхождения из детритной фракции также сразу попадают к расположенным вблизи клеткам водорослей.

Таким образом, процесс их доставки в фитоэпилитоне легко осуществим и краток в пространственном и временном отношении.

Следует добавить, что в олиготрофных озерах значимость выделяемых живыми организмами веществ как источника биогенов выше, чем в евтрофных водоемах. В последних водоросли поглощают биогены преимущественно из толщи воды [29]. Возможная причина изменения значимости источника питания состоит в том, что в природе, где экономятся любые ресурсы, микроорганизмы предпочтительно потребляют вещества, добываемые более легким путем. Например, в природных условиях бактерии в первую очередь поглощают легкие изотопы углерода, железа, серы, поскольку поглощение легких изотопов — менее энергоемкий процесс, чем их тяжелых аналогов. В культуре же тяжелые и легкие изотопы потребляются в равной мере [7]. Более интенсивно микроорганизмы поглощают ортофосфат экзометаболического происхождения по сравнению с ортофосфатом, содержащимся в толще воды [34].

Влияние экзогенных соединений не исчерпывается трофическим фактором. Их роль в жизни водорослей полифункциональна: они действуют на рост, размножение, фотосинтез, содержание пигментов, выступают как ингибиторы и стимуляторы разных функций, регулируют взаимоотношения водорослей и бактерий [21].

Водоросли эпилитона могут получать биогены, выщелачивая их из подстилающего субстрата (см. рисунок). Так, органические кислоты, выделяемые синезеленой водорослью *Entophysalis granulosa*, растворяют известковые породы, обеспечивая клетки неорганическим углеродом и другими элементами. Породы вулканического происхождения являются источником фосфатов, а гранитные и известковые породы — нитратов [31]. Количество органических кислот, выделяемых зеленой водорослью *Chlorella vulgaris* для выщелачивания элементов из пород, зависит от ее потребности в биогенных элементах [21]. В пространственном плане фитоперифитону более доступны также поровые воды, обогащенные биогенами [26].

Существенным источником биогенов в слое эпилитона являются экскременты водных беспозвоночных. Так, до 14—70% азота и 25% фосфора, необходимого водорослям, могут поставлять питающиеся ими животные [21, 26]. Кроме того, водные беспозвоночные способствуют более высокой скорости их рециркулирования в эпилитических сообществах, так как они более интенсивно выедают диатомовые, чем зеленые нитчатые водоросли. А именно диатомовые, как правило, доминируют в фитоэпилитоне [28].

В целом низкое содержание биогенов в воде олиготрофных водных объектов не так значимо для водорослей эпилитона, как планктона, в силу особенностей пространственной структуры этих сообществ. В фитоэпилитоне имеет место внутренний «круговорот» веществ, в результате которого происходит самообеспечение водорослей биогенами.

В горных потоках потребность водорослей эпилитона в биогенах может быть удовлетворена также тем, что количество доставляемых биогенов, не-

смотря на их низкую концентрацию в воде, предположительно восполняется высокой скоростью доставки благодаря быстрому течению. При этом для горных водотоков немаловажный аспект имеет качество поступающих в фитоэпилитон аллогенных веществ. Известно, что существуют три пути поступления аллохтонного растворенного органического вещества в водоемы — смыв с почвы при выпадении атмосферных осадков и таянии снега, непосредственно из почвы и с экскрементами животных. В равнинных регионах вымываемая из почвы легкоокисляемая часть органического вещества еще до поступления в водоем подвергается химическому и микробиологическому разложению и даже успевает частично поглотиться этими же микроорганизмами. В результате в водоем поступают, главным образом, трудноокисляемые органические соединения [32]. В отличие от равнинных водотоков, горные реки, как правило, имеют большие уклоны, высокую скорость течения, низкую температуру воды. Экстраполируя вышесказанное, можно предположить, что вымываемые из почвы легкоокисляемые органические соединения поступают в горные водотоки и озера не успев разложиться и усваиваются непосредственно водорослями эпилитона, минуя стадию как химического, так и микробиологического разложения. Это предположение можно косвенно подтвердить данными, полученными при измерении БПК₅ в Телецком озере и впадающих в него притоках (июнь, август 2006 г.). Величина БПК₅ в воде притоков выше, чем в озере в районе впадения соответствующих притоков: 1,92 > 1,20 мг О/дм³ (р. Чулышман), 0,80 > 0,32 (р. Кыга), 0,64 > 0,16 (р. Камга), 1,44 > 0,32 мг О/дм³ (р. Тевенек) [6].

В олиготрофных озерах роль в доставке биогенов водорослям, аналогичную движению воды в водотоках, играет умеренное ветроволновое воздействие на каменистую литораль. Так, в оз. Тингвалаватн в результате воздействия волн в фитоэпилитоне происходит увеличение как концентрации биогенов, так и скорости их диффузии в клетки водорослей [28].

Длина клеток водорослей в фитоэпилитоне составляет 2—300 мкм. Поскольку микроскопические организмы, обладая высоким уровнем метаболизма и коротким жизненным циклом, уже потенциально являются динамичными системами (цит. по [19]) и в слое эпилитона динамичное развитие водорослей не лимитировано биогенами, то интенсивность круговорота веществ в пределах эпилитона может быть высокой. Этим предположением объясняются высокие значения *P/V*-коэффициента и интенсивности фотосинтеза, регистрируемые при исследовании фитоэпилитона.

Вместе с тем, высокие темпы круговорота биогенов в фитоэпилитоне (на микроуровне), происходящие в короткие периоды времени (секунды, минуты), могут не отразиться при определении продукции водоема в целом (на макроуровне), которая рассчитывается за сутки, месяц, год. Другими словами, можно предположить, что используемые методы определения годовой первичной продукции олиготрофных водных объектов не позволяют в полной мере оценить высокий темп круговорота веществ в альгоценозах эпилитона. Следует добавить, что при изучении микро- и макрообъектов природы необходимо учитывать их различия в размерно-временных шкалах.

Заклучение

Фитозэпилитон олиготрофных водных объектов в разных регионах мира имеет высокую скорость восстановления и интенсивность функционирования. Интенсивность фотосинтеза водорослей эпилитона достигает $8,8 \text{ г O}_2/\text{м}^2 \text{ сут}$. По классификации С. Е. Сиротского, такие водные объекты можно отнести к гиперевтрофным, по классификации Г. Г. Винберга — к мезотрофным. Максимальное значение суточного P/V -коэффициента в фитозэпилитоне олиготрофных водоемов составляет 5,1, в мезотрофных — не превышает 1,0.

Скорость восстановления фитозэпилитона в горных водотоках и олиготрофных водоемах — две-три недели. Сроки становления группировок перифитона в мезотрофных водоемах составляют 45—60 дней.

Биомасса водорослей эпилитона в горных реках и олиготрофных водоемах ($0,5\text{—}2,0 \text{ кг}/\text{м}^2$) ниже, чем в мезотрофных и евтрофных водоемах ($4,7 \text{ кг}/\text{м}^2$).

Сообщества микроскопических водорослей, в том числе фитозэпилитон, являются динамичными системами, так как микроскопические организмы обладают высоким уровнем метаболизма и коротким жизненным циклом, в отличие от макроскопических. В слое эпилитона динамичное развитие водорослей не лимитировано биогенами, поскольку имеет место «внутренний круговорот» веществ. Кроме того, низкая концентрация биогенов в воде может восполняться высокой скоростью доставки благодаря быстрому течению в горных потоках или постоянной волноприбойной деятельностью на литорали озер.

Высокие темпы круговорота биогенов в фитозэпилитоне, происходящие в короткие периоды времени, могут не регистрироваться при определении годовой первичной продукции водоема в целом.

**

Угруповання водоростей кам'янистого субстрату в гірських водотоках та оліготрофних водоймах мають високу швидкість відновлення, інтенсивність функціонування і біомасу. Такі риси властиві фітоепілітону оліготрофних водних об'єктів у різних регіонах світу. Припущено, що завдяки просторовій структурі та інтенсивному метаболізму водоростей мікроскопічного розміру у фітоепілітоні створюються умови для існування автономного круговороту речовин і, як наслідок, самозабезпечення водоростей біогенами. Цим можна пояснити високі кількісні показники альгоценозів епілітону на тлі низького вмісту біогенів у воді оліготрофних водних об'єктів.

**

The algae communities on rocky substrata in the mountain streams and oligotrophic water bodies are characterized by high recovery and functioning rates, and biomass values. These features are typical for phytoepilithon of oligotrophic water bodies in different regions of the world. It is assumed that the spatial structure and intensive metabolism in microscopic algae are responsible for the autonomic cycle of matters and, as a result, the algae self-provision with biogens. This explains the abundance of epilithon algae cenosis at low concentration of biogens in oligotrophic water bodies.

**

1. *Бондаренко Н.А., Щур Л.А.* Синезеленые водоросли (Cyanophyta) небольших водоемов Восточной Сибири // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина: Материалы Четвертой Российской конф., Красноярск, 18—20 апр. 2006 г. — Красноярск: Изд-во Краснояр. пед. ун-та, 2006. — С. 173—177.
2. *Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 150 с.
3. *Винберг Г.Г.* Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов // Первичная продукция морей и внутренних вод. — Минск: Изд-во М-ва высш., сред. спец. и проф. образования БССР, 1961. — С. 11—24.
4. *Виноградов Г.А., Колотилова Е.В.* Экспресс-метод интегральной оценки качества среды обитания гидробионтов. I. Теоретические и экспериментальные основы // Биология внутр. вод. — 1998. — № 3. — С. 83—89.
5. *Вотьякова Н.Е.* Фитобентос водоемов дельты Верхней Ангары // Растительность речных экосистем Северного Прибайкалья. — Новосибирск: Наука, 1992. — С. 115—157.
6. *Долматова Л.А.* Исследование содержания нефтепродуктов и фенолов в воде Телецкого озера и связанных с ним рек // Мир науки, культуры, образования. — 2009. — № 1. — С. 22—26.
7. *Иванов М.В.* Фракционирование стабильных изотопов углерода автотрофными микроорганизмами // Автотрофные микроорганизмы: Материалы симп., Москва, 21—24 дек. 2005 г. — М.: МАКС Пресс, 2005. — С. 5.
8. *Ивашев П.В., Сиротский С.Е., Пан Л.Н.* Диатомовые водоросли — биогеохимические индикаторы качества воды бассейна Амура // Биологические и гидрологические исследования на Дальнем Востоке. — Владивосток: Дальнаука, 1997. — Вып. 7. — С. 5—49.
9. *Калиниченко Р.А.* Фитоперифитон // Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. — Киев: Наук. думка, 1991. — С. 110—125.
10. *Ким Г.В.* Альгоценозы литорали Телецкого озера // О состоянии и развитии сети особо охраняемых территорий в Республике Алтай: Материалы междунар. научно-практ. конф., Яйлю, Горно-Алтайск, 20—23 сент. 2008 г. — Горно-Алтайск, 2008. — С. 130—139.
11. *Комулайн С.Ф.* Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках Восточной Феноскандии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 2005. — 49 с.
12. *Левадная Г.Д.* Микрофитобентос реки Енисей. — Новосибирск: Наука, 1986. — 286 с.
13. *Макаров Э.В., Кренева С.В., Кренева К.В.* К вопросу о сукцессионном анализе состояния гидробиоценоза // Гидробиол. журн. — 2002. — Т. 38, № 5. — С. 47—54.
14. *Медведева Л.А., Сиротский С.Е.* Продукционные характеристики водорослей перифитона р. Кедровая (Приморье) // Биогеохимические и гид-

- роэкологические исследования на Дальнем Востоке. — Владивосток: Дальнаука, 1998. — С. 63—76.
15. Оксюк О.П. Водоросли каналов мира. — Киев: Наук. думка, 1973. — 207 с.
 16. Потапова М.Г. Экология водорослей рек Охотско-Колымского нагорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 1993. — 26 с.
 17. Рычкова М.А. Перифитон Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Одесса, 1977. — 22 с.
 18. Рычкова М.А. Перифитон литоральной зоны // Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. — СПб.: Наука, 2002. — С. 246—251.
 19. Сакевич А.И., Усенко О.М. Элементы экологического метаболизма водорослей в условиях культивирования // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 5. — С. 36—50.
 20. Сафонова Т.А. Водоросли р. Катунь (Горный Алтай, Россия). Эколого-ценоотические особенности // Альгология. — 1997. — Т. 7, № 1. — С. 10—17.
 21. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. — Киев: Наук. думка, 1988. — 256 с.
 22. Сиротский С.Е. К вопросу о трофической классификации водоемов и водотоков на основании величин первичной продукции и концентрации хлорофилла «а» // Биогеохимические и гидроэкологические исследования на Дальнем Востоке. — Владивосток: Дальнаука, 1998. — С. 77—83.
 23. Харитонов В.Г. Диатомовые (Bacillariophyta) техногенных водотоков Колымского нагорья // Ботан. журн. — 2001. — Т. 86, № 10. — С. 34—41.
 24. Шевченко Т.Ф., Кленус В.Г. Водоросли перифитона водоема-охладителя Чернобыльской АЭС (на восьмой год после аварии) // Альгология. — 1995. — Т. 5, № 4. — С. 340—348.
 25. Burkholder J.M., Wetzel R.G. Epiphytic microalgae on natural substrata in a hardwater lake: seasonal dynamics of community structure, biomass and ATP content // Arch. Hydrobiol. — 1989. — Suppl.-Bd. 83. — P. 1—56.
 26. Hayes H.J. Recent advances on the role of periphyton in regulating biogeochemical processes // SOS 6448 Biogeochemistry of Wetland. Distans Education Section: 5128. — 2002. — 24 p.
 27. Izaguirre I., Pizarro H. Epilithic algae in a glacial stream at Hope Bay (Antarctica) // Polar Biol. — 1998. — Vol. 19. — P. 24—31.
 28. Jonsson G. Photosynthesis and production of epilithic algal communities in Thingvallavatn // Ecology of oligotrophic subarctic Thingvallavatn. — Odensee: OICOS, 1992. — P. 222—240.
 29. Kahlert M. Biomass and nutrient status of benthic algae in lakes. — Upsala: Acta universitatis Upsaliensis, 2001. — 35 p.
 30. Kahlert M., Hasselrot A., Hillebrant H., Pettersson K. Spatial and temporal variation in the biomass and nutrient status of epilithic algae in Lake Erken, Sweden // Freshwater Biol. — 2002. — Vol. 47. — P. 1191—1215.
 31. Lay J.A., Ward A.K. Algal dynamics in two streams associated with different geological regions in the southeastern United States // Arch. Hydrobiol. — 1987. — Vol. 108, N 3. — P. 305—324.

32. *Münster U., Chróst R.J.* Origin, composition and microbial utilization of dissolved organic matter // Aquatic microbial ecology. Biochemical and molecular approaches. — New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, Hong-Kong: Springer-Verlag, 1990. — P. 8—46.
33. *O'Reilly C.M.* Seasonal dynamics of periphyton in large tropical lake // *Hydrobiologia*. — 2006. — Vol. 53. — P. 293—301.
34. *Schanz F., Betschart B.* The use of periphyton from Lake Zürich to estimate the Algal Growth Potential in River Limmat water // *Schweiz. Z. Hydrol.* — 1979. — Vol. 41, N 1. — P. 141—149.
35. *Vincent W.F., Goldman C.R.* Evidence for algal heterotrophy in Lake Tahoe, California — Nevada // *Limnol. Oceanogr.* — 1980. — Vol. 25, N 1. — P. 89—99.

Институт водных и экологических
проблем СО РАН, Барнаул

Поступила 18.08.10