

ГИДРОБИОЛОГИЯ

УДК 574.586

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЭПИФИТОНА В ДВУХ РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕРАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

М. В. Колченко¹, Е. В. Станиславская²

¹ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга, Псковское отделение, Россия

² Институт озераведения РАН, Санкт-Петербург, Россия

В вегетационный период 2013 г. была исследована сезонная динамика биомассы и комплексов доминирующих видов эпифитона на тростнике (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) в высокоэвтрофном Псковско-Чудском озере и мезотрофном оз. Красном. Озера различались по своим морфометрическим, гидрологическим, гидрохимическим параметрам и степени зарастания. Выявлено, что ход сезонной динамики биомассы эпифитона в Псковско-Чудском озере имел три подъема с максимумом в весеннее время, тогда как в оз. Красном наблюдался один летний пик с незначительными подъемами в весеннее и осеннее время. Максимальные пики развития эпифитона в обоих озерах были обусловлены вегетацией диатомовых водорослей. Комплексы доминирующих видов в целом были схожими, особенно в весенний период. Уровень биомассы в озерах одного порядка: в Псковско-Чудском озере биомасса изменялась от 0,8 до 17,8 г/м² субстр., в оз. Красном – от 5,0 до 12,2 г/м² субстр. Корреляционный анализ показал статистически достоверную связь между сезонной изменчивостью биомассы эпифитона и биомассы фитопланктона в Псковско-Чудском озере, тогда как в оз. Красном такой связи не выявлено. Также при анализе сезонной динамики биомассы эпифитона в обоих озерах не получено достоверных связей с такими гидрологическими факторами, как уровень и температура воды.

Ключевые слова: озера; эпифитон; структура; биомасса; доминирующие виды; абиотические и биотические факторы среды.

M. V. Kolchenko, E. V. Stanislavskaya. SEASONAL DYNAMICS OF EPIPHYTON IN TWO LAKES OF DIFFERENT TYPES IN NORTHWEST RUSSIA

The seasonal variation of epiphyton biomass and complexes of dominant species on reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) in highly eutrophic Lake Pskovsko-Chudskoe and mesotrophic Lake Krasnoe was studied during the 2013 growing season. The lakes differ in their morphometric, hydrological, hydrochemical parameters and scope of over-

growth. It was found that the seasonal epiphyton biomass pattern in Lake Pskovsko-Chudskoe had three peaks with a maximum in springtime, whereas Lake Krasnoe had one summertime peak with minor rises in spring and autumn. Maximum epiphyton development peaks in both lakes were due to diatom growth. The dominant species complexes were generally similar, especially in spring. Biomass levels were of the same magnitude in both lakes: biomass in Lake Pskovsko-Chudskoe ranged from 0.8 to 17.8 g/m² of substrate, and the range in Lake Krasnoe was from 5.0 to 12.2 g/m² of substrate. Correlation analysis revealed a significant relationship between seasonal variations of epiphyton biomass and phytoplankton biomass in Lake Pskovsko-Chudskoe, while in Lake Krasnoe no such correlation was found. The analysis of the seasonal variation of epiphyton biomass revealed no correlation with water level or water temperature on either lake.

Key words: lakes; epiphyton; structure; biomass; dominant species; abiotic and biotic environmental factors.

Введение

Эпифитон – сообщества прикрепленных водорослей, развивающихся на высшей водной растительности, – является важной составной частью автотрофного звена водных экосистем различных водоемов. Он играет существенную роль в создании и трансформации органического вещества, участвует в процессах самоочищения, служит пищей для организмов последующих звеньев трофической цепи. В процессе своего развития эпифитонные комплексы претерпевают изменения, которые обусловлены различными абиотическими и биотическими факторами, что отражается в их временных и пространственных сукцессиях. Среди абиотических факторов большое значение имеют морфометрические (размер водоема, соотношение максимальной и средних глубин), гидрологические (температура, уровень воды, волновые воздействия) и гидрохимические (биогенные элементы, органические вещества) характеристики водоемов, а также климатические условия региона [Рычкова, 1986; Распопов и др., 1990; Hansson, 1992; Комулайнен, 2004 и др.]. К существенным биотическим факторам можно отнести степень зарастания водоема, плотность и темпы развития макрофитов, текстурные особенности растений и их морфологические особенности [Cattaneo, Kalff, 1979; Девяткин, 2003 и др.].

Другим существенным биотическим фактором, влияющим на формирование обрастаний, являются динамика и уровень развития фитопланктона в водоемах, что обусловлено наличием конкурентных взаимоотношений между автотрофными планктонными и прикрепленными сообществами [Hansson, 1988 и др.]. Установлено, что при массовом развитии фитопланктона динамика эпифитона может быть «противофазна» [Метелева, 2013], а может проследиваться тенденция синхронного изменения их количественных показателей [Касперовичене,

Каросене, 2005 и др.]. Взаимодействие всех перечисленных факторов в целом определяет видовой состав, количественное развитие и сезонную динамику эпифитона в водоемах.

Таксономический состав, массовые виды и количественные характеристики эпифитона Псковско-Чудского озера достаточно хорошо изучены, однако сезонных наблюдений на тростнике ранее не проводилось [Судницына, 2008; Колченко, 2013, 2016 и др.]. Структурно-функциональные характеристики и сезонная динамика эпифитона в оз. Красном также хорошо изучены [Басова, 1976; Станиславская, 2008].

В вегетационный период 2013 г. были исследованы структура и количественные показатели сообществ эпифитона, развивающихся на тростнике южном (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) в высокоэвтрофном Псковско-Чудском озере и мезотрофном оз. Красном.

Основной целью исследования было выявление особенностей сезонной динамики биомассы и ее уровня, а также доминирующих видов водорослей эпифитона в разнотипных озерах в зависимости от некоторых абиотических и биотических факторов среды (температура и уровень воды, интенсивность вегетации фитопланктона).

Материал и методы

Исследования проводили на двух озерах разного типа, расположенных на Северо-Западе России (рис. 1). Псковско-Чудское озеро по площади водной поверхности принадлежит к числу наиболее крупных пресноводных водоемов Европы. Расположенное на границе России и Эстонии, оно относится к бассейну Финского залива Балтийского моря и соединяется с ним короткой (77 км) рекой Нарвой. Площадь водосбора в истоке р. Нарвы, включая площадь самого водоема, равна 47 800 км². Озеро вытя-

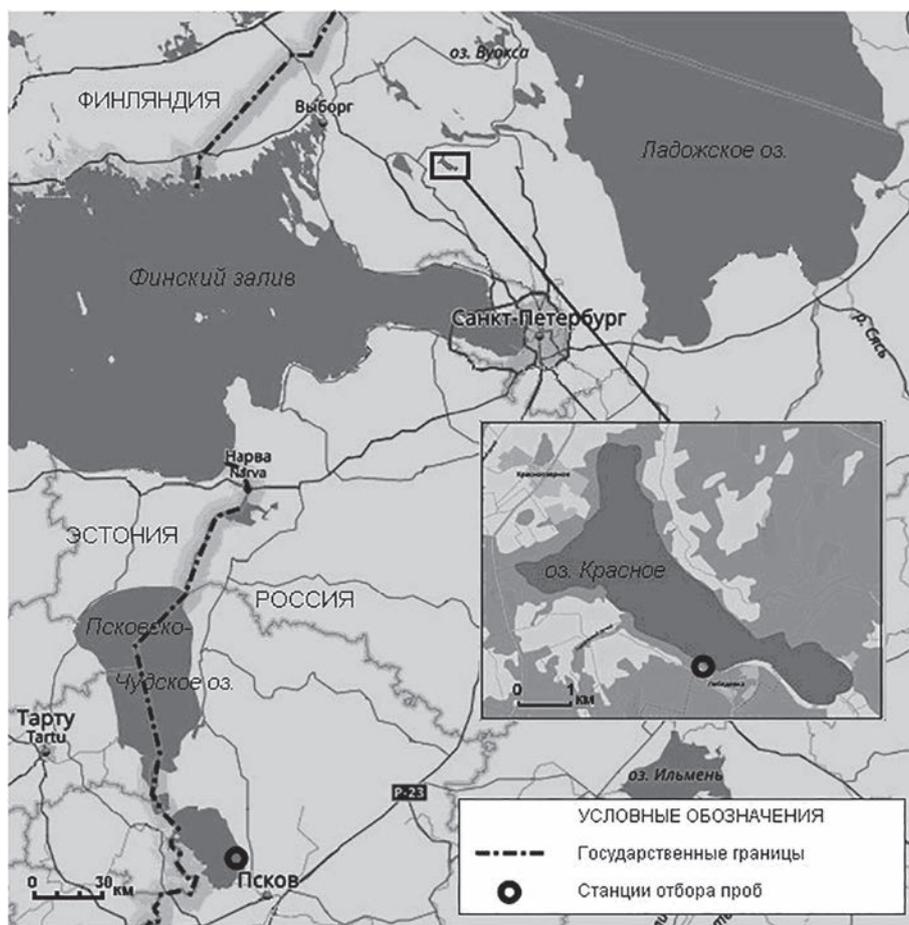


Рис. 1. Карта-схема района исследований и расположение станций отбора проб

Fig. 1. Schematic map of the study area and sampling station

нуто в меридиональном направлении и состоит из трех частей (озер), различающихся по ряду лимнологических показателей: северной – Чудское озеро (площадь 2613 км², средняя глубина 8,3 м), южной – Псковское (709 км² и 3,8 м) и соединяющего их пролива – Теплое озеро (236 км² и 2,5 м). Площадь зеркала озера в целом изменяется в зависимости от уровня воды от 3473 до 4328 км² (в среднем – 3558 км²). Наибольшая длина озера – 152 км, максимальная ширина – 47 км, максимальная глубина – 15,3 м [Псковско-Чудское..., 2012]. Трофический статус водоема определяется как высокоэвтрофный [Ястремский, 2011].

Озеро Красное относится к бассейну реки Вуоксы и расположено в центральной части Карельского перешейка (Ленинградская область). Юго-восточная часть его водосбора находится в пределах центральной возвышенности Карельского перешейка, а северо-западная часть – в пределах террасированных равнин. Площадь водосбора озера составляет 168 км². Площадь зеркала озера 9,13 км², дли-

на 6,9 км, максимальная ширина – 3,0 км, максимальная глубина – 12 м. Сток из озера осуществляется по реке Красной, которая впадает в озеро Правдинское. Трофический статус водоема определяется как мезотрофный с чертами эвтрофии [Многолетние..., 2008].

Исследованные озера различались как по своим морфометрическим характеристикам, гидрохимическим показателям, так и по трофическому статусу (табл.). Кроме того, озера расположены на довольно значительном расстоянии друг от друга, что определяет различные гидрометеорологические условия, несмотря на то что они находятся в пределах Северо-Западного региона России. В районе Псковско-Чудского озера эти условия в вегетационный период открытой воды в 2013 г. характеризовались очень скоротечной и теплой весной с полным отсутствием возвратных похолоданий; ранним наступлением сезона биологического лета, большой его продолжительностью, при отсутствии аномально высокого прогрева воды до среднесуточных температур

Некоторые лимнологические характеристики исследованных озер (пределы колебаний за вегетационный сезон в многолетнем ряду)

Some limnological characteristics of the investigated lakes (fluctuation limits of the vegetation season in long-term investigations)

Озеро Lake	Показатели Indicator	Глубина, м (средн.) Depth, m (average)	Σ ионов, мг/л Σ ions, mg/l	pH	Цветность, град. Chromaticity, grad.	P _{общ} , мкг/л P _{ген} , μg/l	N _{общ} , мкг/л N _{ген} , μg/l	Степень зарастания, % Scope of overgrowth, %
Псковско-Чудское* Lake Pskovsko-Chudskoe*		3,8	207–258	8,4–9,2	35–90	40–160	0,5–1,84	7–12
Красное** Lake Krasnoe**		4,5	50–55	6,9–8,3	26–56	34–63	0,5–0,69	5–7

Примечание. * Данные по: [Псковско-Чудское..., 2012]; ** по: [Многолетние..., 2008].

Note. * The data are given after [Lake Pskovsko-Chudskoe, 2012]; ** data are given after [Long-term..., 2008].

более 25 °С, и относительно продолжительным и теплым осенним периодом. Паводковый подъем уровня воды активно начинался после вскрытия озера и продолжался до июля, после чего плавно снижался до конца осени (рис. 2) [Оценить..., 2014]. В 2013 г. оз. Красное вскрылось на 10 дней позже, чем Псковско-Чудское. Весенний и летний периоды были более продолжительными и менее теплыми, среднесуточная $t_{\text{воды}}$ летом не превышала 21,5 °С. Наиболее высокий уровень воды отмечался в мае, после чего он достаточно быстро снижался, минимальные величины наблюдались в июле (рис. 2) [Развитие..., 2018].

Весь анализируемый материал собирали с тростника южного (*Phragmites australis*). В оз. Красном этот вид на протяжении многих лет является основным ценозообразователем [Русанов, 2008]. В оз. Псковско-Чудском заросли тростника составляют 50 % общей площади зарастания [Псковско-Чудское..., 2012]. Про-

бы водорослей эпифитона отбирались с мая по октябрь с периодичностью 2–3 раза в месяц на станции в южной части Псковско-Чудского озера и 2 раза в месяц на станции в юго-восточной части оз. Красного (рис. 1). При сборе и первичной обработке проб использовали методику, применяемую в Институте озероведения РАН [Станиславская, Трифонова, 1984]. Обрастания с подводных частей растений (3–4 стебля) счищали с помощью зубной щетки в определенный объем (1 л) профильтрованной озерной воды. Выполнились две повторности. Часть пробы (100 мл) для определения численности и биомассы водорослей фиксировали 40% формалином до появления слабого запаха.

Пробы эпифитона и фитопланктона отбирались параллельно. Фитопланктон в Псковско-Чудском озере собирали на двух мониторинговых станциях (использовали средние данные по этим станциям); в оз. Красном – на одной глубоководной мониторинговой станции. Ма-

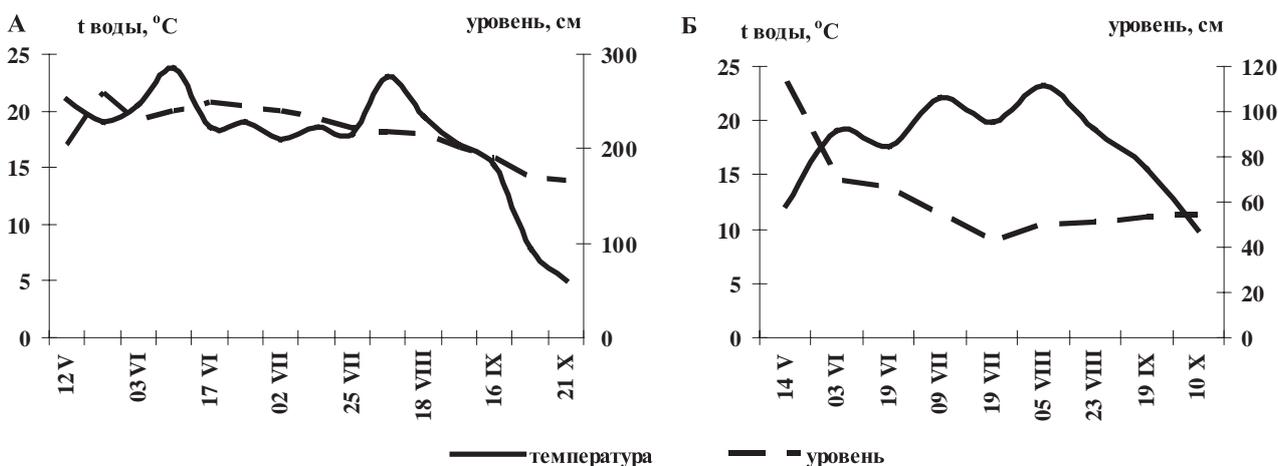


Рис. 2. Сезонный ход температуры (t , °С) и уровня воды в Псковско-Чудском озере (А) и в оз. Красном (Б) в 2013 г.

Fig. 2. The seasonal variation of temperature (t , °С) and water level in Lake Pskovsko-Chudskoe (A) and in Lake Krasnoe (B) in 2013

териалы отбирали с помощью батометра Рутнера и обрабатывали по стандартным методикам [Руководство..., 1983]. Пробы эпифитона и фитопланктона просчитывали в камере Нэжотта объемом 0,02 и 0,05 см³ на микроскопе AxioLab A1 и AxioVert CFL 40 (Carl Zeiss) в 2–3 повторностях. Биомассу вычисляли счетно-объемным методом, приравнивая форму клеток к известным геометрическим фигурам [Hillebrand et al., 1999]. Биомассу эпифитона рассчитывали на м² субстрата, при анализе использовали средние величины этого показателя. Доминирующими считали виды, определяющие не менее 10 % общей биомассы. Для идентификации водорослей использовали отечественные и зарубежные определители и другие номенклатурные разработки.

Данные по среднесуточным температурам и уровням воды были получены на метеорологических постах, имеющих на обоих озерах.

Результаты и обсуждение

Для сезонной динамики общей биомассы эпифитона в Псковско-Чудском озере было характерно наличие трех подъемов. Максимальный пик приходился на конец мая – начало июня, а также после постепенного спада уровня биомассы незначительные подъемы наблюдались в начале августа и середине сентября (рис. 3). К моменту начала отбора проб отмечен устойчивый переход среднесуточной температуры воды через 10 °С, что соответствовало «поздней весне» в годовом лимнологическом цикле Псковско-Чудского озера

[Оценить..., 2014]. В середине мая биомассу эпифитона определяли диатомовые водоросли, вклад которых составлял 99 % от общей биомассы. В этот период доминировала *Ulnaria ulna* (Nitzsch) P. Compère вместе с вариациями (40–60 % от общей биомассы). Субдоминантами выступали *Diatoma tenuis* C. Agardh, *Fragilaria capucina* Desmazieres, *Cymbella cistula* (Ehrenberg) Kirchner, *Navicula tripunctata* (O. Müller) Bory (= *Navicula gracilis* Ehrenberg). Биомасса эпифитона постепенно нарастала до $6,5 \pm 0,6$ – $8,4 \pm 0,9$ г/м² субстр.

В последней декаде мая интенсивный прогрев водных масс и наступление биологического лета (переход среднесуточной температуры воды через 15 °С) вызвали резкий подъем биомассы эпифитона (до $18,0 \pm 1,2$ г/м² субстр.) в основном также за счет диатомовых водорослей, кроме того, в его составе отмечались зеленые водоросли, хотя их развитие было незначительным. Доминировали диатомовые *F. capucina*, *Cymbella lanceolata* (Agardh) Agardh и *U. ulna*, доля последней в общей биомассе постепенно уменьшалась, но увеличивалась роль *Melosira varians* Agardh. В начале июня уровень биомассы оставался прежним ($16,7 \pm 0,9$ – $17,8 \pm 1,0$ г/м² субстр.), но происходила перестройка структуры эпифитона за счет уменьшения доли диатомовых (70–77 %) и увеличения доли зеленых водорослей (20–27 %) в общей биомассе. Помимо *U. ulna* и *F. capucina* доминировали *M. varians* из диатомей и *Gonatozygon kinahanii* (W. Archer) Rabenhorst из зеленых. Крупные размеры *G. kinahanii* и субдоминанта *Oedogonium* sp.

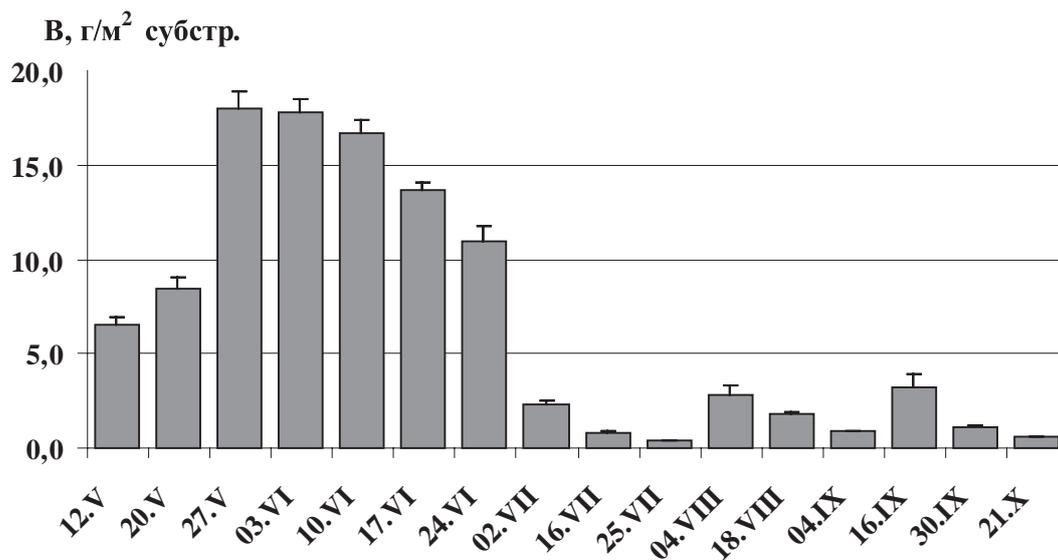


Рис. 3. Сезонная динамика общей биомассы эпифитона (B) в Псковско-Чудском озере в 2013 г.

Fig. 3. Seasonal dynamics of total biomass of epiphyton (B) in Lake Pskovsko-Chudskoe in 2013

определили существенный вклад зеленых водорослей в общую биомассу в этот период развития эпифитона. К середине июля было отмечено значительное снижение биомассы до $0,8 \pm 0,1$ г/м² субстр. Основной фон обрастаний вновь определяли диатомовые водоросли. Доминантами летнего эпифитона были *N. tripunctata* и *T. flocculosa*. С начала августа по начало сентября зеленые водоросли занимали ведущее положение в структуре биомассы эпифитона (50–82 %). Незначительный подъем биомассы в августе – до $2,8 \pm 0,7$ г/м² субстр. – определяли *Oedogonium* sp. и *Stigeoclonium tenue* (Agardh) Kützing, последний оставался в числе доминантов вплоть до конца октября. Среди доминирующих видов начала сентября отмечены *Cocconeis placentula* Ehrenberg из диатомовых и пресноводная красная водоросль *Chantransia chalybea* (Roth) Fries (= *Audouinella chalybaea* (Roth) Bory). В середине сентября наблюдался третий подъем биомассы эпифитона ($3,2 \pm 1,0$ г/м² субстр.), обусловленный развитием *S. tenue* и видов рода *Encyonema*. С установлением биологической осени уровень биомассы постепенно снижался, не превышая $0,6 \pm 0,2$ г/м² субстр. в конце октября. Среди доминирующих видов оставались *S. tenue*, *C. placentula* и *N. tripunctata*.

Для сезонной динамики общей биомассы эпифитона в оз. Красном было характерно наличие одного максимального летнего пика, который приходился на конец июля, и двух незначительных подъемов биомассы в середине июня и октября (рис. 4). В составе эпифитона преобладали диатомовые и зеленые водоросли, по сравнению с другими годами в 2013 г.

роль зеленых водорослей была значительно ниже [Станиславская, 2008]. В конце мая биомасса эпифитона была минимальной за весь период исследований – $5,0 \pm 0,1$ г/м² субстр., она определялась развитием двух видов диатомовых водорослей – *U. ulna* и *T. fenestrata* (Lyngbye) Kützing, которые составляли 75 и 20 % общей биомассы соответственно. В начале июня биомасса эпифитона возрастала до $6,6 \pm 0,2$ г/м² субстр. В составе доминантов эпифитона продолжали развиваться *U. ulna* (26 %) и *T. fenestrata* (25 %), появлялись также *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg (19 %) и *C. cistula* (10 %). В конце июня доминирующий комплекс эпифитона оставался прежним, изменялся лишь вклад видов в общую биомассу. Так, *T. fenestrata* и *G. acuminatum* определяли до 17 % общей биомассы, а *U. ulna* и *C. cistula* – до 12 %. В начале июля биомасса увеличивалась до $7,4 \pm 0,3$ г/м² субстр., в составе эпифитона появлялись зеленые водоросли, которые определяли 43 % общей биомассы и были представлены видами рода *Oedogonium*. Наряду с ними продолжали развиваться диатомеи, среди которых были *M. varians* (10 %), *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (10 %) и виды рода *Cymbella*, вклад которых вместе составлял около 18 %. В конце июля наблюдалась максимальная биомасса эпифитона – $12,6 \pm 0,9$ г/м² субстр., а доминирующие виды и соотношение основных групп водорослей оставались прежними. В начале августа роль зеленых водорослей значительно снижалась. Среди диатомовых водорослей продолжали доминировать виды рода *Cymbella* (35 %) и *G. acuminatum* (22 %), вновь в составе доминирующих видов

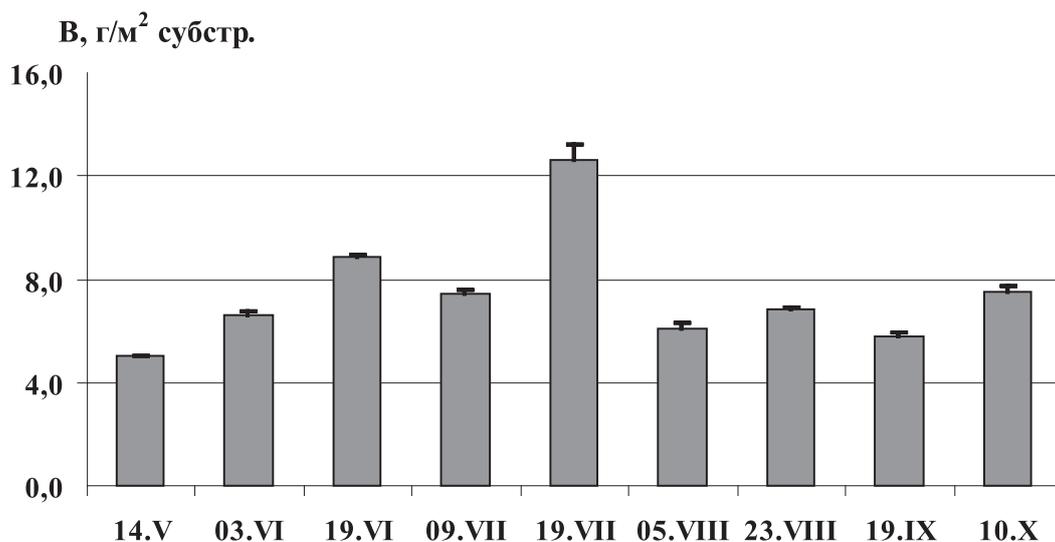


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы (B) эпифитона в оз. Красном в 2013 г.

Fig. 4. Seasonal dynamics of biomass (B) of epiphyton in Lake Krasnoe in 2013

отмечалась *U. ulna* (13%). Биомасса водорослей эпифитона в этот период составляла $6,1 \pm 0,3$ г/м² субстр.

В сентябре биомасса эпифитона была практически на том же уровне, увеличился вклад *U. ulna*, который составлял 40% от общей биомассы. В числе доминирующих видов также отмечены виды родов *Cocconeis* и *Cymbella*, которые определяли 31% общей биомассы. В октябре продолжали развиваться диатомовые водоросли и биомасса эпифитона повышалась до $7,5 \pm 0,31$ г/м² субстр. Вклад видов рода *Cocconeis* увеличивался до 55%, а виды рода *Cymbella* определяли до 23% общей биомассы. Кроме того, заметным было развитие *M. varians* и видов рода *Ulnaria*.

Таким образом, биомасса эпифитона в Псковско-Чудском озере на протяжении вегетационного периода изменялась от 0,8 до $17,8$ г/м² субстр., в среднем составляя $6,6 \pm 5,74$ г/м² субстр. Максимальное развитие эпифитона зафиксировано в начале вегетационного периода, а минимальные значения – в конце июля.

В оз. Красном биомасса эпифитона изменялась в менее широких пределах: от 5 до $12,2$ г/м² субстр., в среднем составляя $7,6 \pm 1,5$ г/м² субстрата. Максимальное развитие эпифитона отмечалось в конце июля, а минимальные значения приходились на конец мая. Следует отметить, что величины биомассы эпифитона в обоих озерах соответствовали уровню количественного развития водорослей обрастаний в большинстве мезотрофных и эвтрофных озер Северо-Западного региона и других районов умеренной зоны [Meulemans, 1988; Касперовичене, Каросене, 2005; Станиславская, 2011].

В период исследований в эпифитоне Псковско-Чудского озера постоянно встречались, но не входили в состав доминирующего комплекса *Achnanthes minutissima* Kützing, *Navicula cryptocephala* Kützing, *N. radiosa* Kützing, *Gomphonema parvulum* (Kützing) Kützing, *Rhoicosphaenia abbreviata* (Agardh) Lange-Bertalot из диатомовых водорослей; *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brébisson, *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini, *P. tetras* (Ehrenberg) Ralfs из зеленых и *Heteroleibleinia kuetzingii* (Schmidle) Compère из цианопрокариот. Следует отметить, что в оз. Красном большинство перечисленных видов также определяли основной фон обрастаний на протяжении всего вегетационного периода 2013 г.

Сезонная динамика биомассы водорослей обрастаний в зарослях тростника в водоемах различного типа трофии изучена достаточно хо-

рошо [Басова, 1976; Laugaste, Reunanen, 2005; Станиславская, 2008; Karosienė, Kasperovičienė, 2008]. Установлено, что в озерах можно наблюдать разнообразные типы сезонных сукцессий эпифитона. Так, на тростнике (*Phragmites australis*) в олигомезотрофном озере Маарсеевен (Нидерланды) и эвтрофном озере Белау (Германия) наблюдался один весенний максимум биомассы эпифитона [Meulemans, 1988; Müller, 1994]. Чаше в сезонной динамике этого сообщества можно наблюдать наличие весеннего или раннелетнего подъема биомассы, затем снижение ее летом и увеличение к осени [Cattaneo, Kalff, 1978; Kairesalo, 1984; Метелева, 2013]. В некоторых водоемах может отмечаться один летний пик биомассы и затем спад к концу сезона [Eloranta, 1982; Laugaste, Reunanen, 2005; Tarkowska-Kukuryk, Mieczan, 2012]. В эвтрофных озерах часто наблюдается постепенное нарастание биомассы эпифитона с максимумом в конце вегетационного сезона [Станиславская, 1988, 2011; Albay, Аксаалан, 2003].

Многолетние исследования эпифитона оз. Красного показали, что сезонный ход его динамики может значительно меняться по годам [Станиславская, 2008]. В 70-х годах прошлого века в сезонной сукцессии эпифитона наблюдалось три подъема биомассы. Максимальный пик развития водорослей приходился на весеннее время, затем следовали хорошо выраженные летний и позднеосенний подъемы [Басова, 1976]. В дальнейшем было установлено, что в сезонном развитии обрастаний отмечались как весенние, так и осенние максимальные подъемы биомассы, которые в большей степени связаны с изменяющимися погодными и гидрологическими условиями разных лет [Станиславская, 2008]. Особенностью развития эпифитона в 2013 г. было отсутствие максимального весеннего пика и наличие летнего подъема биомассы, вызванного вегетацией диатомовых и зеленых водорослей. Отсутствие весеннего пика биомассы обрастаний в оз. Красном, возможно, связано с более поздними сроками вскрытия озера ото льда, замедленными темпами прогрева воды и сравнительно высоким уровнем воды в этот период.

В Псковско-Чудском озере в 2013 г. наблюдался один весенний максимальный пик биомассы, вызванный развитием в основном диатомовых водорослей, и два небольших подъема в летнее и осеннее время, которые определяли зеленые и диатомовые водоросли.

Высокий подъем биомассы водорослей весной может быть связан в первую очередь с относительно слабым развитием макрофитов,

еще не затеняющих обрастания, которые при более доступном свете развиваются особенно интенсивно [Eloranta, 1982; Meulemans, 1988; Wetzel, 2001]. Кроме того, весной отмечаются наиболее высокие концентрации биогенных элементов, что также способствует быстрому росту обрастаний [Wetzel, 2001]. Весенний пик развития обрастаний в мезотрофных и эвтрофных водоемах Северо-Запада России и других регионов связан обычно с видами диатомовых водорослей, которые имеют достаточно широкий температурный оптимум и могут развиваться на протяжении всего вегетационного сезона [Водоросли..., 1989]. Летняя депрессия эпифитона наступает, как правило, в момент максимального развития макрофитов, что приводит к значительному затенению прикрепленных сообществ и, соответственно, к снижению биомассы водорослей [Eloranta, 1982; Wetzel, 2001]. В летний период в связи с прогревом воды наряду с диатомеями появляются, как правило, зеленые нитчатые водоросли. Этот факт отмечается большинством авторов при изучении обрастаний [Roos et al., 1981; Судница, 2008; Станиславская, 2011; Метелева, 2013]. Среди этих водорослей наиболее распространены виды родов *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Mougeotia*. Вместе с тем наличие летней депрессии эпифитона чаще всего связывают с интенсивным развитием фитопланктона в этот период [Hansson, 1988, 1992; Wetzel, 2001; Касперовичене, Каросене, 2005]. Массо-

вое развитие планктонных водорослей снижает возможность проникновения света в толщу воды и таким образом приводит к замедлению темпов развития прикрепленных сообществ. Осенью также может наблюдаться подъем биомассы эпифитона, как реакция на увеличение концентрации биогенов. Это происходит за счет их смыва с водосборной территории с осенними паводками, в процессе отмирания и разложения высшей водной растительности и в результате вымывания биогенов из донных отложений. Осенью в эпифитоне, как правило, вновь доминируют диатомовые водоросли, в некоторых случаях это те же виды, которые преобладали в начале вегетационного сезона.

Сезонная динамика биомассы фитопланктона в Псковско-Чудском озере характеризовалась относительно низкими величинами весной, а начиная с конца июня наблюдалось ее значительное увеличение до конца октября [Оценить..., 2014]. В период максимального развития фитопланктона происходило снижение биомассы эпифитона, которое продолжалось практически на всем протяжении лета и осени. В оз. Красном сезонная динамика биомассы фитопланктона характеризовалась двумя пиками – в июне и в конце лета [Развитие..., 2018]. Значительное снижение биомассы фитопланктона наблюдалось на протяжении всего июля, именно в этот период отмечался максимальный пик развития эпифитона (рис. 5).

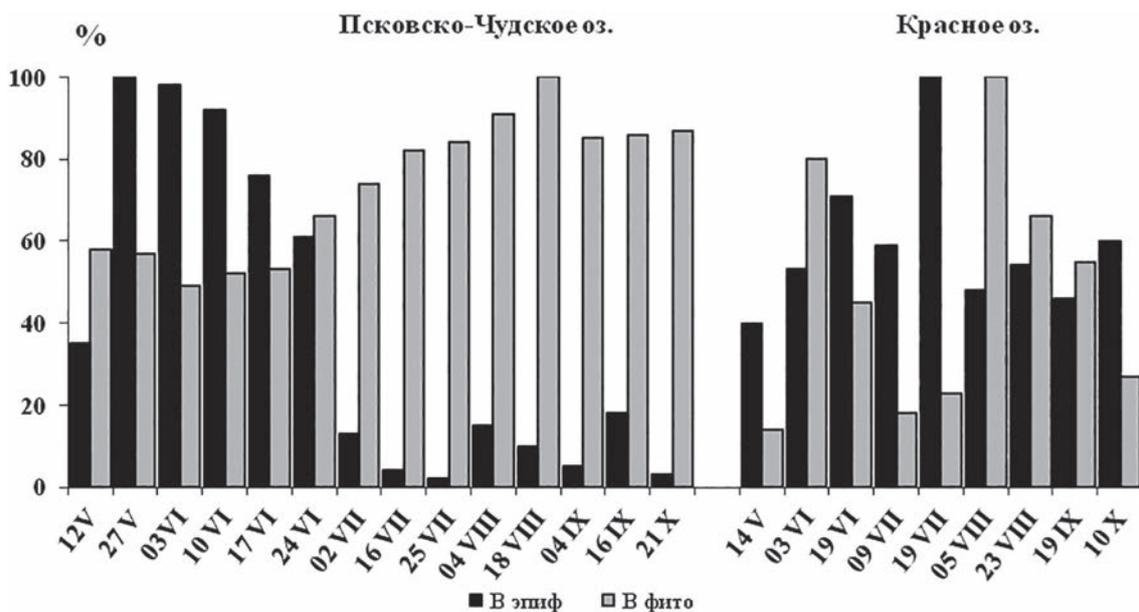


Рис. 5. Процентное соотношение биомассы (% от максимальной биомассы) эпифитона ($B_{\text{эпиф}}$) и фитопланктона ($B_{\text{фито}}$) в исследованных озерах в 2013 г.

Fig. 5. Percentage ratio biomass (% of max total biomass) of epiphyton (B_{ep}) and phytoplankton (B_{phyto}) in the studied lakes in 2013

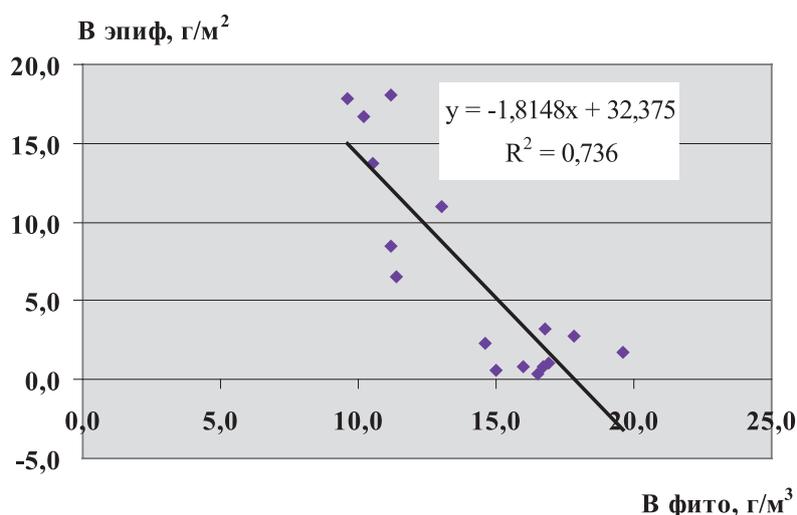


Рис. 6. Зависимость биомассы эпифитона ($B_{\text{эпиф}}$) от биомассы фитопланктона ($B_{\text{фито}}$) в Псковско-Чудском озере в 2013 г.

Fig. 6. Dependence of the epiphyton biomass (B_{ep}) on the phytoplankton biomass (B_{phyto}) in Lake Pskovsko-Chudskoe in 2013

Проведенный корреляционный анализ динамики биомассы фитопланктона и биомассы эпифитона показал, что достоверная связь этих показателей с высоким коэффициентом корреляции (0,736) существует только для Псковско-Чудского озера (рис. 6), тогда как в оз. Красном эта связь не прослеживается.

Температура и уровень воды также могут влиять на структуру прикрепленных сообществ. Отмечается, что высокий уровень воды и ее интенсивный прогрев в весеннее время может способствовать максимальному за вегетационный сезон развитию обрастаний. Напротив, длительное повышение уровня воды в течение летних месяцев может приводить к снижению количественных показателей эпифитона, изменению хода сезонной динамики, значительному снижению видового разнообразия и выпадению из состава доминирующих комплексов отдельных видов. Низкий уровень воды в летние месяцы может обуславливать массовое развитие в составе эпифитона зеленых нитчаток и значительное увеличение его количественных показателей [Девяткин, 2003; Комулайнен, 2004; Станиславская, 2008; Трифонова и др., 2017].

В 2013 г. в Псковско-Чудском озере наблюдался повышенный, но относительно стабильный уровень воды с максимальными значениями в весеннее время. Максимальный пик развития эпифитона в этом озере совпадал с наиболее высоким уровнем воды. В дальнейшем уровень воды, а также температура не оказывали существенного влияния на развитие обрастаний. В оз. Красном при максимальном весеннем подъеме уровня воды пика биомассы

отмечено не было. Относительно низкий уровень воды и снижение температуры в середине июля совпадали с максимальным подъемом биомассы эпифитона. Однако проведенный корреляционный анализ выявил отсутствие достоверной связи этих показателей с динамикой биомассы эпифитона в обоих озерах.

Заключение

Сезонная динамика эпифитона в двух разнотипных озерах Северо-Запада в исследуемый период различалась. В Псковско-Чудском озере его максимальное развитие наблюдалось весной, а в оз. Красном – летом. Структуру эпифитона в исследованных озерах определяли диатомовые и зеленые водоросли. Уровень количественного развития обрастаний в обоих озерах находился в пределах величин, характерных для эвтрофных водоемов Северо-Западного региона России. В оз. Красном средняя биомасса эпифитона за вегетационный сезон была выше, чем в Псковско-Чудском озере. Списки диатомовых водорослей в доминирующих комплексах эпифитона двух озер в течение вегетационного периода, и особенно весной, были практически идентичны. Весной и в начале лета в Псковско-Чудском озере появлялись зеленые водоросли, тогда как в оз. Красном они были отмечены только в середине лета. Состав зеленых водорослей, доминирующих в эпифитоне исследованных озер, различался. Осенью в обоих озерах одновременно доминировали диатомовые и зеленые водоросли. Достоверно установлено, что

наиболее существенным фактором, влияющим на сезонную динамику обрастаний в Псковско-Чудском озере, было развитие фитопланктона, причем развитие это было «противофазным», для оз. Красного эта зависимость статистически недостоверна. Достоверной связи биомассы эпифитона с такими абиотическими факторами, как температура и уровень воды, в обоих озерах также не выявлено.

Работа выполнена при частичном бюджетном финансировании в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по темам №№ 0154-2018-0004 и 0154-2019-0001.

Статья подготовлена по материалам, представленным на V Международной конференции молодых ученых «Водные ресурсы: изучение и управление» (Лимнологическая школа-практика) – Water Resources: Research and Management.

Авторы благодарят Ученого секретаря ИНОЗ РАН О. А. Павлову за ценные советы при написании статьи и помощь в статистической обработке материала, а также И. С. Трифонову, А. Л. Афанасьеву, В. В. Ястремского, А. Н. Егорова за предоставление данных, использованных в работе.

Литература

- Басова С. Л.* Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса // Биологическая продуктивность озера Красного. Л.: Наука, 1976. С. 104–120.
- Водоросли: справочник* / Ред. С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
- Девяткин В. Г.* Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2003. 50 с.
- Касперовичене Ю., Каросене Ю.* Структурно-функциональная характеристика эпифитона и фитопланктона литоральной зоны оз. Спера // Вестник Тюмен. гос. ун-та. 2005. № 5. С. 70–76.
- Колченко М. В.* Диатомовые водоросли летнего эпифитона Псковско-Чудского озера // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований: Материалы XIII Междунар. науч. конф. (Борок, 24–29 августа 2013 г.). Борок, 2013. С. 125–126.
- Колченко М. В.* Особенности структуры эпифитона Псковско-Чудского озера в районах с различной степенью антропогенного загрязнения // Труды ЗИН РАН. 2016. Т. 320, № 3. С. 316–325.
- Комулайнен С. Ф.* Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 181 с.
- Метелева Н. Ю.* Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2013. 22 с.
- Многолетние* изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования / Ред. И. С. Трифонова. СПб.: Лема, 2008. 245 с.
- Оценить* состояние запасов водных биологических ресурсов, разработать рекомендации по их рациональному использованию, прогнозы ОДУ и возможного вылова на 2015 г. в пресноводных водных объектах зоны ответственности ФГБНУ «ГосНИОРХ» // Биологическое обоснование к прогнозу вылова на 2015 г. в Чудско-Псковском озере: заключительный отчет о выполнении НИОКР по теме № 45 / Псковское отд. ФГБНУ «ГосНИОРХ»; рук. С. О. Северин. Псков, 2014. 133 с.
- Псковско-Чудское озеро* / Ред. Т. Тимм, А. Раукас, Ю. Хаберман, А. Яани. Тарту: Eesti Loodustfoto, 2012. 490 с.
- Распопов И. М., Воронцов Ф. Ф., Слепухина Т. Д., Доценко О. Н., Рычкова М. А.* Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука, 1990. 114 с.
- Развитие* теории и практики исследований, оценки экологических и социально-экономических последствий эвтрофирования и антропогенных трансформаций разномасштабных пресноводных водоемов: Отчет о НИР по теме № 0154-2018-0004 (заключ.) / ИНОЗ РАН; рук. В. А. Румянцев, И. С. Трифонова. СПб., 2018. 302 с. № ГР 01201363380.
- Рычкова М. А.* Водоросли обрастаний озера Ильмень // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 5. С. 24–26.
- Руководство* по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
- Русанов А. Г.* Многолетние изменения состава и структуры сообществ макрофитов // Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. СПб.: Лема, 2008. С. 83–106.
- Станиславская Е. В.* Количественные показатели растительного перифитона в разнотипных озерах // Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей биогенной нагрузки. Л.: Наука, 1988. С. 187–194.
- Станиславская Е. В.* Многолетние изменения состава и структуры растительного перифитона // Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. СПб.: Лема, 2008. С. 65–82.
- Станиславская Е. В.* Сезонная динамика структуры и уровня биомассы фитоперифитона в разнотипных озерах // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 222–226.
- Станиславская Е. В., Трифонова И. С.* Продукционная характеристика растительного перифитона // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л.: Наука, 1984. С. 192–206.
- Судницына Д. Н.* Состав и структура летнего фитоперифитона на макрофитах Псковско-Чудского озера // Перифитон и обрастание: теория и практи-

ка: Тезисы докл. Междунар. науч.-практ. конф. (СПб, 22–25 окт. 2008 г.). СПб., 2008. С. 138–140.

Трифонов И. С., Афанасьева А. Л., Беляков В. П., Бардинский Д. С., Родионова Н. В., Русанов А. Г., Станиславская Е. В. Влияние колебаний гидрологического режима на состояние биологических сообществ эвтрофирующегося озера // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19, № 2(3). С. 561–569.

Ястремский В. В. Многолетние изменения структуры и продуктивности фитопланктона в пелагиали Чудско-Псковского озера // Исследования экосистем крупных рыбопромысловых водоемов Северо-Запада России: Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. СПб.: Нестор-История, 2011. Вып. 341. С. 57–83.

Albay M., Akcaalan R. Comparative study of periphyton colonization on common reed (*Phragmites australis*) and artificial substrate in a shallow lake Manyas, Turkey // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506–509. P. 531–540.

Cattaneo A., Kalff J. Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremagog // *Hydrobiologia*. 1978. Vol. 60. P. 135–144.

Cattaneo A., Kalff J. Primary production of algae growing on natural and artificial plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate // *Limnol. Oceanogr.* 1979. Vol. 24. P. 1031–1037.

Eloranta P. V. Periphyton growth and diatom community structure in a cooling water pond // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 96. P. 253–265.

Hansson L. A. Effect of competitive interactions on biomass development of planctonic and periphytic algae in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1988. Vol. 3, no. 1. P. 121–128.

Hansson L. A. Factors regulating periphytic algal biomass // *Limnol. Oceanogr.* 1992. Vol. 37(2). P. 322–328.

Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pella-

gic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. Vol. 35. P. 403–424.

Kairesalo T. Seasonal succession of epiphytic communities within an *Equisetum fluviatile* L. stand in lake Pääjärvi, Southern Finland // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1984. Vol. 69, no. 4. P. 475–505.

Karosienė J., Kasperovičienė J. Seasonal succession of epiphyton algal communities on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud in a mesoeutrophic lake // *Ekologija*. 2008. Vol. 54, no. 1. P. 32–39.

Laugaste R., Reunanen M. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 547. P. 137–150.

Meulemans J. T. Seasonal changes in biomass and production on periphyton growing upon reed in Lake Maarsseveen I. // *Archiv für Hydrobiol.* 1988. Vol. 112. P. 21–42.

Müller U. Seasonal development of epiphytic algae on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud in eutrophic lake // *Archiv für Hydrobiol.* 1994. Vol. 129(3). P. 273–292.

Oleksowicz A. S. Interactions among algal communities in three lakes of the Tuchola Forest area (Northern Poland) // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 1982. Vol. 63. P. 77–90.

Roos P. J., Post A. F., Revier J. M. Dynamics and architecture of reed periphyton // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1981. Vol. 21. P. 948–953.

Tarkowska-Kukuryk M., Mieczan T. Effect of substrate on periphyton communities and relationships among food web components in shallow hypertrophic lake // *J. Limnol.* 2012. Vol. 71(2). P. 279–290. doi: 10.4081/j.limnol.2012.e30

Wetzel R. G. Land-water interfaces: attached microorganisms, littoral algae and zooplankton // *Limnology, Lake and River Ecosystems*. 2001. P. 577–135.

Поступила в редакцию 15.03.2019

References

Basova S. L. Sostav, raspredelenie i produktivnost' perifitona i mikrofitobentosa [Periphyton and microphytobentos composition, distribution, and productivity]. *Biol. produktivnost' ozera Krasnogo* [Biol. productivity of Lake Krasnoe]. Leningrad: Nauka, 1976. P. 104–120.

Devyatkin V. G. Struktura i produktivnost' litoral'nykh al'gotsenozov vodokhranilishch Verkhnei Volgi [Structure and productivity of littoral algalocenoses in the Upper Volga reservoirs]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 2003. 50 p.

Kasperovichene Yu., Karosene Yu. Strukturno-funktional'naya kharakteristika epifitona i fitoplanktona litoral'noi zony oz. Spera [Structural and functional characteristics of epiphyton and phytoplankton in the Lake Spera littoral]. *Vestnik Tyumen'skogo gos. un-ta* [Bull. Tyumen St. Univ.]. 2005. No. 5. P. 70–76.

Kolchenko M. V. Diatomovye vodorosli letnego epifitona Pskovsko-Chudskogo ozera [Diatom algae of the summer epiphyton of Lake Peipus]. *Diatomovye vodorosli: sovr. sostoyanie i perspektivy issled.*: Mat. XIII Mezhdunar. nauch. konf. (Borok, 24–29 avg. 2013 g.)

[Diatom algae: Current state and research prospects: Proceed. XIII int. sci. conf. (Borok, Aug. 24–29, 2013). Borok, 2013. P. 125–126.

Kolchenko M. V. Osobennosti struktury epifitona Pskovsko-Chudskogo ozera v raionakh s razlichnoi stepen'yu antropogennogo zagryazneniya [Epiphyton structure peculiarities in the regions of Lake Peipus with various degree of man-induced pollution]. *Trudy ZIN RAN* [Proceed. Zool. Inst., RAS]. 2016. Vol. 320, no. 3. P. 316–325.

Komulainen S. F. Ekologiya fitoperifitona malykh rek Vostochnoi Fennoskandii [Ecology of phytoperiphyton in small rivers of East Fennoscandia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. 182 p.

Metel'eva N. Yu. Struktura i produktivnost' fitoperifitona vodoemov basseina Volgi [Structure and productivity of phytoperiphyton in the Volga basin reservoirs]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Borok, 2013. 22 p.

Mnogoletnie izmeneniya biologicheskikh soobshchestv mezotrofnogo ozera v usloviyakh klimatiche-

skikh fluktuatsii i evtrofirovaniya [Long-term changes of biological communities in a mesotrophic lake in the conditions of climatic fluctuations and eutrophication]. Ed. I. S. Trifonova. St. Petersburg: Lema, 2008. 245 p.

Otsenit' sostoyanie zapasov vodnykh biologicheskikh resursov, razrabotat' rekomendatsii po ikh ratsional'nomu ispol'zovaniyu, prognozy ODU i vozmozhnogo vylova na 2015 g. v presnovodnykh vodnykh ob'ektakh zony otvetstvennosti FGBNU "GosNIORKh" [Aquatic biological resources evaluation; development of recommendations on resources rational usage; prognosis of fishing limits in 2015 in freshwater water bodies in the Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries responsibility zone]. Biological rationale of fisheries in Lake Peipus in 2015: final report. Pskov, 2014. 133 p.

Pskovsko-Chudskoe ozero [Lake Pskovsko-Chudskoe]. Tartu: Eesti Loodustfoto, 2012. 490 p.

Raspopov I. M., Vorontsov F. F., Slepukhina T. D., Dotsenko O. N., Rychkova M. A. Rol' volneniya v formirovani biotsenozov bentosa bol'shikh ozer [The role of disturbance in the formation of large lakes benthic biocenoses]. Leningrad: Nauka, 1990. 114 p.

Razvitie teorii i praktiki issledovaniy, otsenki ekologicheskikh i sotsial'no-ekonomicheskikh posledstviy evtrofirovaniya i antropogennykh transformatsii raznomasshtabnykh presnovodnykh vodoemov [Development of the theory and practice of research, assessment of the environmental and socio-economic consequences of eutrophication and anthropogenic transformations of multi-scale freshwater reservoirs]. Research report on the topic number 0154-2018-0004 (final). [Inst. Limnology, RAS]. St. Petersburg, 2018. 302 p. No. GR 01201363380.

Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozheniy [Guide to methods of hydrobiological analysis of surface water and bottom sediments]. Ed. V. A. Abakumov. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983. 239 p.

Rusanov A. G. Mnogoletnie izmeneniya sostava i struktury soobshchestv makrofitov [Long-term changes of species composition and structure of macrophyte communities]. *Mnogoletnie izmeneniya biol. soobshchestv mezotrofnogo ozera v usloviyakh klimaticheskikh fluktuatsii i evtrofirovaniya* [Long-term changes of biol. communities in a mesotrophic lake in the conditions of climatic fluctuations and eutrophication]. St. Petersburg: Lema, 2008. P. 83–106.

Rychkova M. A. Vodorosli obrastanii ozera Il'men' [Attached algae in Lake Ilmen]. *Gidrobiol. zhurn.* [Hydrobiol. J.]. 1986. Vol. 22, no. 5. P. 24–26.

Stanislavskaya E. V. Kolichestvennye pokazateli rastitel'nogo perifitona v raznotipnykh ozerakh [Quantitative indicators of phytoplankton in lakes of different type]. *Izmenenie struktury ekosistem ozer v usloviyakh vozrastayushchei biogennoi nagruzki* [Lakes ecosystems structure changes under the conditions of increasing nutrient stress]. Leningrad: Nauka, 1988. P. 187–194.

Stanislavskaya E. V. Mnogoletnie izmeneniya sostava i struktury rastitel'nogo perifitona [Long-term changes of species composition and structure of periphyton]. *Mnogoletnie izmeneniya biol. soobshchestv mezotrofnogo ozera v usloviyakh klimaticheskikh fluktuatsii i*

evtrofirovaniya [Long-term changes of biol. communities in a mesotrophic lake in the conditions of climatic fluctuations and eutrophication]. St. Petersburg: Lema, 2008. P. 65–82.

Stanislavskaya E. V. Sezonnaya dinamika struktury i urovnya biomassy fitoperifitona v raznotipnykh ozerakh [Seasonal dynamics of phytoplankton structure and biomass level in lakes of different type]. *Vodorosli: taksonomiya, ecol., ispol'zovanie v monitoringe* [Algae: taxonomy, ecol., application in monitoring]. Ekaterinburg, Ural Branch of RAS, 2011. P. 222–226.

Stanislavskaya E. V., Trifonova I. S. Produktsionnaya kharakteristika rastitel'nogo perifitona [Production characteristics of phytoplankton]. *Osobennosti formirovaniya kachestva vody v raznotipnykh ozerakh Karel'skogo peresheika* [Specifics of water quality evolution in lakes of different types of Karelian Isthmus]. Leningrad: Nauka, 1984. P. 192–206.

Sudnitsyna D. N. Sostav i struktura letnego fitoperifitona na makrofitakh Pskovsko-Chudskogo ozera [Composition and structure of summer periphyton on macrophyte plants of Lake Peipsi/Pihkva]. *Perifiton i obrastanie: teoriya i praktika*: Sbornik tez. nauch.-pract. conf. [Periphyton and fouling: theory and practice: Proceed. sci.-pract. conf. (St. Petersburg, Oct. 22–25, 2008)]. St. Petersburg, 2008. P. 138–140.

Trifonova I. S., Afanas'eva A. L., Belyakov V. P., Bardinskii D. S., Rodionova N. V., Rusanov A. G., Stanislavskaya E. V. Vliyanie kolebanii gidrologicheskogo rezhima na sostoyanie biologicheskikh soobshchestv evtrofiruyushchegosya ozera [The influence of fluctuations of the hydrological regime on the state of biological communities of an eutrophying lake]. *Izv. Samarskogo nauch. tsentra RAN* [Proceed. Samara Sci. Center, RAS]. 2017. Vol. 19, no. 2(3). P. 561–569.

Vodorosli: spravochnik [Algae: a reference book]. Kiev: Naukova dumka, 1989. 608 p.

Yastremskii V. V. Mnogoletnie izmeneniya struktury i produktivnosti fitoplanktona v pelagialii Chudsko-Pskovskogo ozera [Long-term changes of phytoplankton structure and productivity in the pelagic zone of Lake Chudsko-Pskovskoe]. *Issled. ekosistem krupnykh rybopromyslovykh vodoemov Severo-Zapada Rossii*: sbornik nauch. trudov GosNIORKh [Research of large fishing water bodies ecosystems in the North-West Russia: Proceed. Berg St. e Research Inst. on Lake and River Fisheries]. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, 2011. Iss. 341. P. 57–83.

Albay M., Akcaalan R. Comparative study of periphyton colonization on common reed (*Phragmites australis*) and artificial substrate in a shallow lake Manyas, Turkey. *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506–509. P. 531–540.

Cattaneo A., Kalff J. Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremagog. *Hydrobiologia*. 1978. Vol. 60. P. 135–144.

Cattaneo A., Kalff J. Primary production of algae growing on natural and artificial plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate. *Limnol. Oceanogr.* 1979. Vol. 24. P. 1031–1037.

Eloranta P. V. Periphyton growth and diatom community structure in a cooling water pond. *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 96. P. 253–265.

Hansson L. A. Effect of competitive interactions on biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 1988. Vol. 3, no. 1. P. 121–128.

Hansson L. A. Factors regulating periphytic algal biomass. *Limnol. Oceanogr.* 1992. Vol. 37(2). P. 322–328.

Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D., Pollingher U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 1999. Vol. 35. P. 403–424.

Kairesalo T. Seasonal succession of epiphytic communities within an *Equisetum fluviatile* L. stand in lake Pääjärvi, Southern Finland. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1984. Vol. 69, no. 4. P. 475–505.

Karosienė J., Kasperovičienė J. Seasonal succession of epiphyton algal communities on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud in a mesoeutrophic lake. *Ecologija.* 2008. Vol. 54, no. 1. P. 32–39.

Laugaste R., Reunanen M. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia.* 2005. Vol. 547. P. 137–150.

Meulemans J. T. Seasonal changes in biomass and production on periphyton growing upon reed in Lake

Maarsseveen I. *Archiv für Hydrobiol.* 1988. Vol. 112. P. 21–42.

Müller U. Seasonal development of epiphytic algae on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud in eutrophic lake. *Archiv für Hydrobiol.* 1994. Vol. 129(3). P. 273–292.

Oleksowicz A. S. Interactions among algal communities in three lakes of the Tuchola Forest area (Northern Poland). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 1982. Vol. 63. P. 77–90.

Roos P. J., Post A. F., Revier J. M. Dynamics and architecture of reed periphyton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1981. Vol. 21. P. 948–953.

Tarkowska-Kukuryk M., Mieczan T. Effect of substrate on periphyton communities and relationships among food web components in shallow hypertrophic lake. *J. Limnol.* 2012. Vol. 71(2). P. 279–290. doi: 10.4081/j.limnol.2012.e30

Wetzel R. G. Land-water interfaces: attached microorganisms, littoral algae and zooplankton. *Limnology, Lake and River Ecosystems.* 2001. P. 577–135.

Received March 15, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Колченко Мария Викторовна

младший научный сотрудник
Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга,
Псковское отделение
ул. М. Горького, 13, Псков, Россия, 180007
эл. почта: marleon@mail.ru

Станиславская Елена Владимировна

старший научный сотрудник лаб. гидробиологии, к. б. н.,
доцент
Институт озероведения РАН
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105
эл. почта: stanlen@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Kolchenko, Maria

Pskov Department of Berg State Research Institute on Lake
and River Fisheries
13 M. Gorky St., 180007 Pskov, Russia
e-mail: marleon@mail.ru

Stanislavskaya, Elena

Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences
9 Sevast'yanova St., 196105 St. Petersburg, Russia
e-mail: stanlen@mail.ru