

УДК 574.586 + 574.55 + 579.266.2

П. Г. Беляева

**РОЛЬ ФИТОПЕРИФИТОНА В ПРОДУКЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И КРУГОВОРОТЕ
АЗОТА В РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (ОБЗОР)**

Представлены результаты обобщения и анализа материалов, характеризующих роль водорослевых обрастаний (фитоперифитона) в продуктивности и биотическом круговороте азота в речных экосистемах. Показано важное значение фитоперифитона в образовании органического вещества, особенно в быстрых потоках.

Ключевые слова: азотфиксация, денитрификация, первичная продукция, продуктивность, речные экосистемы, фитоперифитон.

Функционирование экосистемы — это динамическое взаимодействие потоков энергии, вещества, информации, обеспечивающее её стабильность в конкретных условиях. Лотические и лентические водные экосистемы принципиально отличаются по характеру происходящих в них процессов. Водоёмы замедленного водообмена являются, как правило, автохтонными, и образование основной части первичной продукции, фиксация углерода и поглощение биогенных веществ, таких как азот и фосфор, в этих водоёмах осуществляется фитопланктоном. В лотических системах, в соответствии с концепцией речного континуума [79], от истоков к устью происходят закономерные изменения среды обитания автотрофных организмов, которые отражаются на структурных и функциональных особенностях альгоценозов. В реках (участках рек) с каменистым руслом и высокой скоростью течения часто наблюдается дополнительное поступление аллохтонного органического вещества, однако основная роль в образовании первичной продукции и поглощении биогенных веществ в них принадлежит фитоперифитону.

Интерес к исследованиям функциональной роли фитоперифитона лотических систем, в частности его вклада в продуктивность и участия в круговороте азота, в последние десятилетия постоянно возрастает [5, 6, 8, 12, 13, 18, 44, 60, 71 и др.].

Роль фитоперифитона в продуктивности водотоков. Общая первичная продукция водных экосистем представляет собой сумму продукций растительного планктона, перифитона и макрофитов. До недавнего времени про-

© П. Г. Беляева, 2013

1. Вклад фитоперифитона в образование общей первичной продукции речных экосистем

Реки	Доля в продукции, %	Литературные источники
Рут-Спринг* (США)	100	1
Холли Форк Крик* (США)	96	51
Реки Карелии* (РФ)	86	8
Силвер-Спринг* (США)	70	1
Сылва (РФ)	53	5
Новая река (США)	20	42
Бэйли Форк Крик (США)	15	25
Бере-Стрим (Великобритания)	10	1
Темза (Великобритания)	8	1

* Горные реки.

дукцию водоёмов оценивали по фитопланктону весьма приблизительно или вообще не учитывали вклад в общую первичную продукцию перифитона, микрофитобентоса, макрофитов, и лишь в некоторых работах анализировали участие всех фитоценозов водоёма [5, 11, 16]. Немногочисленны и круглогодичные исследования продукции фитоперифитона в реках [39, 76]. В исследованиях ряда отечественных и зарубежных авторов показано, что с учётом значительной концентрации организмов обрастания на камнях и в зарослях водных макрофитов фитоперифитон является главным, а иногда и единственным первичным продуцентом в северных и горных порожистых реках (табл. 1). Такая ситуация может складываться на открытой прибойной литорали, где развитие макрофитов и фитопланктона сдерживается динамичным воздействием волн [1, 5, 8, 12, 16, 45, 60].

Роль перифитона в формировании суммарной первичной продукции в реках связана с их величиной и водностью и возрастает с уменьшением масштаба водотока. Величины первичной продукции фитоперифитона в лотических экосистемах варьируют в широком диапазоне от 0,001 до 22,0 г O₂/м²·сут [1, 2, 5, 8, 18, 19, 83] и выше в тех реках и ручьях, где водоросли перифитона в силу физических причин имеют явное преимущество в сравнении с планктонными сообществами, которые сносит течением (табл. 2). Также установлена зависимость первичной продукции фитоперифитона от природы субстрата: на камнях её показатели выше (от 0,03 до 14,1 г O₂/м²·сут), чем на макрофитах (от 0,005 до 0,3 г O₂/м²·сут) [8]. В некоторых работах отмечено увеличение продукции перифитона с севера на юг [7, 84]. Кроме того, показано [8, 19, 33, 52], что величина валовой продукции перифитона в загрязнённых реках (0,5—25,0 г O₂/м²·сут) выше, чем в незагрязнённых (0,1—4,0 г O₂/м²·сут). При этом величины продукции перифитона в «городских» реках (0,1—11,9 г O₂/м²·сут) и реках, испытывающих сельскохозяйственное загрязнение (0,1—16,2 г O₂/м²·сут), достаточно близки [8,

2. Первичная продукция перифитона речных экосистем (г О₂/м²·сут)

Водотоки	Продукция	Литературные источники
Эпифитон		
р. Лижма (РФ)	0,005—0,37 _{1, Л}	8
р. Сылва (РФ)	1,20—2,72 _{2, Л}	5
Эпилитон		
р. Маккензи (Канада)	0,40—0,90	58
Гранд-Морин ривер (Франция)	2,8—5,67 _{5, С}	38
р. Гаронна (Франция)	2,17 _{1, Г}	21
Реки РФ		
Лижма	0,001—4,32 _{1, Л}	8
Енисей	0,002—0,42 _{4, Г}	48
Кедровая	0,01—8,78 ₁	74
Сылва	1,51—2,75 _{2, Л}	5
Реки США		
Кэмэлз Хамп, Хаски Бранч	0,003—1,01 _{2, С}	47
Новая река	0,12—6,70 _{2, С}	42
Уайт Ок Крик	0,003—0,72 _{2, С}	43
Макензи	0,37—0,96 _{1, Г}	23
Уайт Клэй Крик	0,46—2,65 _{1, Г}	23
Девилс Клуб Крик	0,06—0,24 _{1, Г}	23
Мак Крик	0,20—0,62 _{1, Г}	23
Дрейф Крик	0,5—2,5 _{1, Г}	23
Траки ривер	4,0—14,1 _{1, Г}	23
Кэмп Крик	0,22—0,98 _{1, Г}	23
Салмон ривер	0,35—2,53 _{1, Г}	23
Смит Крик	0,13—3,40 _{1, Г}	23
Каламазу ривер	1,76—6,39 _{1, Г}	23
Перифитон на твердых естественных и искусственных субстратах		
р. Барабоо (Канада)	0,95—7,56 _{2, С}	46
р. Тер (Испания)	0,25—2,32 _{2, Г}	62
Ла Троб ривер (Австралия)	0,15—1,90	29
Ла Хоза Стрим (Италия)	1,76—22,0 _{3, Л}	17
Реки США		
Форт ривер	0,1—6,5 _{3, Г}	73
Кингз Крик	0,5—3,3 _{2, С}	33

Продолжение табл. 2

Водотоки	Продукция	Литературные источники
Траки ривер	2,1—10,1 з, С	77
Галина Крик, Рио Калаверас	0,2—1,7 з, С	36
Хассаямпа ривер	0,0—0,3 з, Л	78
Болл Крик	0,06 з	83
Уолкер Бранч	1,2 з	83
Сайкамор Крик	15,0 з	83
Беар Брук	0,2 з	83
Галина Крик	0,4 з	83
Кебрада Бислей	0,07 з	83
Кингз Крик	1,0 з	83
Игл Крик	0,8 з	83
Мэк Крик	1,9 з	83
Эль Аутлер	1,1 з	83
Водотоки мира	0,001—6,69	1

Примечание. Методы определения первичной продукции: 1 — кислородно-скляночный, 2 — радиоуглеродный, 3 — суточное измерение кислорода, 4 — хлорофилл, 5 — модельный расчёт. Период проведения измерений: Г — годовые, С — сезонные, Л — лето.

22, 32, 34, 52], и региональные различия метаболизма веществ в таких реках снижены [22].

На продукционные возможности речных экосистем влияют световые и температурные условия, изменяющиеся вдоль речного континуума, а также содержание и соотношение доступных биогенных элементов [18], которое отражает их источник. В реках, особенно горного и полугорного типа, количество биогенных элементов, несмотря на их низкую концентрацию в воде, восполняется, во-первых, благодаря высокой скорости течения и, во-вторых, за счёт смыва легкоусваиваемых аллогенных веществ с водосборов рек [7]. Однако до сих пор нет однозначного ответа на вопрос, что является основным фактором формирования продуктивности фитоперифитона речных экосистем. В ряде работ предпочтение отдают оценке совместного влияния таких факторов как свет, выедание и доступность биогенных веществ [18, 63], в других — делают заключение об определяющем влиянии гидрологических фаз водотоков и климата [7, 8, 22].

В последнее время исследования первичной продукции перифитона всё чаще затрагивают вопрос о высоком уровне продуктивности этого сообщества в олиготрофных водотоках, что затрудняет модельный расчёт и прогнозирование изменений в экосистеме [6, 7, 24, 60]. В 1993 г. Р. Ветцель [85] вы-

сказал гипотезу, согласно которой основным источником биогенных элементов для перифитона служит их регенерация и рециклинг внутри сообщества, благодаря чему возможен высокий уровень первичной продукции обрастания при низкой концентрации биогенных элементов в воде. Так, до 70% создаваемого водорослями органического вещества выделяется во внеклеточную среду в виде легкоокисляемых, легкоусваиваемых органических веществ [14, 81]. Возможно, что обильный гликополисахаридный материал в перифитоне препятствует выходу метаболитов за пределы сообщества [27]. Кроме того, отмечена способность водорослей практически всех отделов к гетеротрофному усвоению органических соединений [14]. Органическое вещество, экскрегируемое водорослями одного вида, минуя стадию минерализации, может усваиваться непосредственно водорослями других видов. При этом состав выделенных и поглощаемых метаболитов должен быть весьма разнообразен, поскольку количество видов в сообществе перифитона обычно велико (десятки). Биогенные вещества из детрита сразу попадают к расположенным вблизи водорослям. Кроме того, водоросли перифитона могут получать дополнительное их количество выщелачиванием из подстилающего субстрата [18, 81]. Существенным источником биогенных элементов в слое фитоперифитона являются и питательные вещества, выделяемые водными беспозвоночными [50]. Таким образом, процесс доставки питательных веществ в перифитоне легко осуществим и краток в пространственном и временном отношении.

Трудности, возникающие при определении метаболизма фитоперифитона, на сегодняшний момент остаются в методологии и связаны, в первую очередь, с экспозицией исследуемых прикрепленных сообществ (субстраты различны по качеству, происхождению, форме, размеру и ориентации в пространстве, различен также «возраст» сообществ). Для определения первичной продукции сообществ фитоперифитона широкое распространение получили кислородно-скляночный и радиоуглеродный методы. Используются установки, позволяющие измерять первичную продукцию обоими способами с учётом естественной пульсации потока и исключающие перегрев тёмных сосудов [9]. Показано, что существующие подходы определения первичной продукции в ненарушенном сообществе [4, 15, 59] и отделённом от субстрата [3] имеют ряд недостатков [10]. Результаты активности темновой ассимиляции углекислоты характеризуются удовлетворительным сходством между ненарушенными сообществами перифитона и их смывами ($\pm 15\%$). Однако нарушение структуры перифитона при его смыве с субстрата обычно вызывает заметное падение интенсивности фотосинтеза [5]. Особые сложности возникают при определении продукции перифитона на живых субстратах (в частности, макрофитах). Существует и ряд косвенных методов определения первичной продукции, например по суточному измерению в открытой воде рН, CO_2 и O_2 . С этой же целью применяется количественное определение хлорофилла (особенно хлорофилла *a*) и биомассы.

Таким образом, сообщества прикрепленных водорослей играют большую роль в балансе органического вещества в экосистемах рек. Значение перифитона среди первичных продуцентов зависит от конкретных условий в водотоке и может составлять от 1 до 100%. Количественные параметры, характеризующие продуктивность фитоперифитона речных экосистем, суще-

ственно варьируют (от 0,001 до 22,0 г $O_2/m^2 \cdot \text{сут}$) как в разных водотоках мира, так и на разных субстратах в одном водотоке.

Роль фитоперифитона в круговороте азота. В последние десятилетия активно обсуждается функциональная активность водных сообществ, в том числе интенсивность азотного обмена в сообществах перифитонных микроорганизмов. Фиксацию N_2 (азотфиксацию — АФ) в водных экосистемах, в частности в водотоках, осуществляют главным образом гетероцистные синезелёные водоросли / цианобактерии родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Calothrix* и *Aphanizomenon* [44, 71], важное значение имеют и гетеротрофные бактерии [25]. Азот, полученный через АФ, может быть быстро включён в водорослевую или бактериальную биомассу, что играет важную роль для водорослевых сообществ [20, 65] и трофических цепей экосистем [54]. Поступление азота за счёт биологической фиксации N_2 в общий годовой круговорот азота для речных экосистем (табл. 3) оценивается от 0,01 до >5,0% [55, 57], а при увеличении площади, заселяемой микроорганизмами, и понижении скорости течения возрастает до 68% [37]. В перифитоне водотоков значения АФ могут быть достаточно высокими при доминировании синезелёных водорослей [41] и низком содержании в воде NO_3^- [40]. Суточный вклад АФ в общий поток азота изменяется в диапазоне от 0 до 85% в зависимости от сезона и обилия цианобактерий. Интенсивность АФ повышается к концу лета и вниз по течению рек и коррелирует с частотой встречаемости синезелёных водорослей [13]. Однако в реках основу альгоценозов чаще всего составляют диатомовые водоросли, а азотфиксирующие синезелёные немногочисленны, поэтому АФ в них достаточно низка.

Зависимость увеличения АФ отмечена при повышении температуры и содержания фосфора в олиготрофных водотоках, при этом наблюдается увеличение и плотности организмов перифитона, и встречаемости гетероцистных водорослей в сообществах [54, 72]. Установлена отрицательная зависимость АФ от содержания кислорода, что связано с восстановительной природой процесса. При действии света скорость АФ увеличивается в десять раз. Только для единичных культур, например представителей рода *Gloeothecae*, показана способность вегетативных клеток к АФ в аэробных условиях, когда до 95% фиксированного азота приходится на темновой период [41].

Исследования функциональной активности речных экосистем в последнее время сосредоточились на изучении количественной денитрификации (ДЕН) [64, 67]. Норма ДЕН в реках и ручьях составляет 0—100 мг $N/m^2 \cdot \text{сут}$, причем более высокие значения отмечены в экосистемах, подверженных антропогенному влиянию поступления питательных веществ. Достаточно высокий уровень ДЕН (до 120—200 мг $N_2/m^2 \cdot \text{сут}$, или 40 мг $N_2O/m^2 \cdot \text{сут}$) выявлен в сплывающих на поверхность воды альго-бактериальных матах в реках Предуралья [13] и в условиях проточных вод в перифитонных сообществах на камнях и макрофитах [75, 83]. При этом высокая ДЕН в фитоперифитоне отмечена как на природных [60], так и на искусственных субстратах [60, 70]. В реках процесс ДЕН удаляет от 7 до 76% [69, 70] общей нагрузки азота. Во всех реках потери азота через ДЕН практически всегда выше его поступления через АФ, что объясняется поступлением азота с их водосбора.

3. Азотфиксация (АФ) и денитрификация (ДЕН) ($\text{мг N}/\text{м}^2\cdot\text{сут}$) в речных экосистемах

Водотоки	АФ	ДЕН	Литературные источники
Адамс Стрим (Антарктика)	0,6—1360	630—2300	53
р. Вишера (РФ)	—	25—227	13
р. Сылва (РФ)			
эпилигон	16—106	—	13
эпифитон	14—57	—	13
р. Вайсе Ельстер (Германия)	—	189	82
Пять мелких рек (Канада)	0,3—6,1	—	28
р. Гаронна (Франция)	—	0—8	21
р. Тамагава (Япония)	—	8—16	56
Реки США			
Свифт Брук	—	30—68	61
Литтл Лост Мэн Крик	—	0	35
Делявэр ривер	65	51—106	66
Потомак ривер	80	59—92	68
Сан Францискито Крик	—	18	35

П р и м е ч а н и е. «—» — данные отсутствуют.

Сезонные колебания ДЕН в речных обрастаниях каменистых субстратов, очевидно, обусловлены количественным развитием перифитона и действием света; так, при повышенном затенении наблюдается снижение этих показателей. ДЕН увеличивается при возрастании содержания нитратов, а также на загрязнённых участках рек и выше в анаэробных условиях [13]. Очевидна зависимость ДЕН от содержания кислорода: наибольший уровень ДЕН фиксируется на глубоководных станциях. В немногих исследованиях установлены связи между суточным колебанием O_2 и ДЕН в реках и их моделях [49, 80].

При определении АФ и ДЕН, так же как и при измерении первичной продукции экосистемы, встает вопрос о методологии и методах исследований. В 1960-х годах при измерении ДЕН использовали изотоп азота-15, в 1970-х — ацетиленовый блок, прямые измерения N_2 проводились в 1980-х, в 1990-х годах применяли масс-спектрометрию. Наиболее часто при этом полученные величины укладывались в диапазон от 0,2 до 32,0 $\text{мг N}/\text{м}^2\cdot\text{сут}$ (0,03—3 $\text{мг N}/\text{м}^2\cdot\text{ч}$). Однако следует иметь в виду и то, что результаты многих исследований, в которых установлены незначительные или нулевые показатели ДЕН, особенно в потоках с низким содержанием NO_3 , не опубликованы. Последнее является общей проблемой в биологических исследованиях [31] и может привести к переоценке важности ДЕН в водотоках. Изучение цикла азота часто проводят в речных экосистемах с низким

или высоким содержанием азота или только в летний период, что не дает реальной оценки процессов АФ и ДЕН в лотических системах.

По мнению некоторых авторов [20, 54], для понимания азотного цикла и участия в нём перифитона необходимо изучать одновременно процессы АФ и ДЕН, содержание различных форм азота в потоке, их сезонную динамику, взаимодействие каждого процесса и параметра с факторами среды (физическими и биологическими), такими как свет, температура, концентрация биогенных элементов, выедание. Кроме того, не уделяется должного внимания «входам и выходам» азота через грунтовые воды [86], фиксации азота прибрежными организмами [30], другим биогеохимическим потерям, кроме ДЕН [26]. Таким образом, на сегодняшний день трудно оценить общее значение АФ и ДЕН для речных экосистем, поскольку мало данных и большинство из них требует калибровки для получения сопоставимых результатов.

В целом, результаты большого количества работ свидетельствуют о ключевой роли фитоперифитона в продуктивности речных экосистем (до 100%) и круговороте азота в них (АФ до 5%, ДЕН до 76% общей нагрузки азота), особенно в горных реках и на предгорных участках рек с каменистым руслом и достаточно высокой скоростью течения. Различия функциональной активности фитоперифитона в речных экосистемах, в частности его продуктивности, участия в АФ и ДЕН, обусловлены разнообразием климатических (гидрологических) и биотопических условий в разных регионах мира, а также уровнем изученности этих процессов.

Следует признать, что до настоящего времени причина слабой изученности функционирования перифитона в речных экосистемах кроется, прежде всего, в недоработке методологии и методики исследований. Наиболее перспективными направлениями изучения функциональных характеристик фитоперифитона являются создание установок (камер) для определения фотосинтеза или круговорота азота в потоке и применение методов математического моделирования, что позволит учесть высокие темпы круговорота биогенных элементов в фитоперифитоне, происходящие в короткие промежутки времени (сек, мин).

**

Наведено результати аналізу матеріалів, що характеризують роль водоростевих обростань (фітоперифітону) у продуктивності і біотичному круговороті азоту в річкових екосистемах. Показано важливе значення фітоперифітону для утворення органічної речовини, особливо в швидких потоках. Відмічено, що недоопрацьованість методів вивчення продуктивності, азотфіксації і денітрифікації обростань може призводити до їх переоцінки або недообліку у лотичних системах.

**

Analysis of materials characterizing the role of algal fouling (phytoperiphyton) in biotic nitrogen cycle in aquatic ecosystem is presented. The significance of phytoperiphyton in organic matter formation is demonstrated, and in rapid flows, in particular. It is noted that poorly developed methods while studying fouling efficiency, nitrogen fixation and denitrifying could result in its overestimation in lotic systems.

**

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеоиздат, 1989. — 156 с.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб.: Наука, 2000. — 147 с.
3. Алимов А.Ф., Никулина В.Н. Продуктивность сообществ обрастаний в оз. Зеленецком // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 2. — С. 29—35.
4. Ассман А.В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в водоёме // Докл. АН СССР. — 1951. — Т. 76, № 6. — С. 905—908.
5. Беляева П.Г., Саралов А.И., Чикин С.М., Банникова О.М. Функциональная роль перифитона предгорной реки Сылва (бассейн Камы) // Биология внутр. вод. — 2007. — № 3. — С. 32—40.
6. Ким Г.В. Элементы теории функционирования фитоэпилитона горных водотоков // Тез. докл. X съезда Гидробиол. о-ва при РАН, Владивосток, 28 сент. — 2 окт. 2009 г. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 182—183.
7. Ким Г.В. Некоторые вопросы функционирования фитоэпилитона олиготрофных водоёмов и горных водотоков (обзор) // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 1. — С. 15—23.
8. Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. — Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2004. — 182 с.
9. Комулайнен С.Ф., Смирнов Ю.А. Оборудование для изучения перифитона в потоке // Гидробиол. журн. — 1985. — Т. 21, № 2. — С. 96—97.
10. Макаревич Т.А. Первичная продукция перифитона: проблемы, задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы междунар. науч. конф., Минск, Нарочь, 20—25 сент. 1999 г. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 2000. — С. 219—225.
11. Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем (обзор) // Вестн. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 77—86.
12. Мегведева Л.А., Сиротский С.Е. Продукционные характеристики водорослей перифитона р. Кедровая (Приморье) // Биогеохим. и гидроэкол. исследования на Дальнем Востоке. — Владивосток: Дальнаука, 1998. — С. 63—76.
13. Саралов А.И., Галямина В.В., Беляева П.Г., Мольков Д.В. Азотфиксация и денитрификация в планктоне и перифитоне водотоков Камского бассейна // Биология внутр. вод. — 2010. — № 2. — С. 13—19.
14. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. — Киев: Наук. думка, 1988. — 256 с.
15. Юрченко В.В. О кислородной продуктивности перифитона на высших водных растениях // Гидробиол. журн. — 1977. — Т. 13, № 4. — С. 49—52.
16. Юрченко В.В., Кузько О.А. Первичная продукция в необлицованном канале // Там же. — 1978. — Т. 14, № 4. — С. 13—17.

17. *Acuña V., Vilches C., Giorgi A.* As productive and slow as a stream can be — the metabolism of a Pampean stream // *J. of the North Amer. Benthol. Soc.* — 2011. — Vol. 30, N 1. — P. 71—83.
18. *Algal ecology: freshwater benthic ecosystem* / Ed. by R.J. Stevensen, M.L. Bothwell, R.L. Lowe. — San Diego: Acad. Press, 1996. — 753 p.
19. *Aizaki M.* Seasonal changes in standing crop and production of periphyton in the Tamagava river // *Jap. J. Ecol.* — 1978. — Vol. 28, N 2. — P. 123—134.
20. *Baker M.A., Guzman G., Ostermiller J.D.* Differences in nitrate uptake among benthic algal assemblages in a mountain stream // *J. of the North Amer. Benthol. Soc.* — 2009. — Vol. 28, N 1. — P. 24—33.
21. *Benmoussa M., Dautal A., Labroue L.* La dénitrification liée aux biodermes périphytiques du lit de la Garonne (France). Influences de la lumière et de la teneur en oxygène de l'eau // *Annales Limnol.* — 1995. — Vol. 31, N 2. — P. 133—141.
22. *Bernot M., Sobota D.J., Hall R.O. et al.* Inter-regional comparison of land-use effects on stream metabolism // *Freshwater Biol.* — 2010. — Vol. 55, N 9. — P. 1874—1890.
23. *Bott T.L., Brock J.T., Dunn C.S. et al.* Benthic community metabolism in 4 temperate stream systems: an interbiome comparison and evaluation of the river continuum concept // *Hydrobiol.* — 1985. — Vol. 123, N 1. — P. 3—45.
24. *Bowman M.F., Chambers P.A., Schindler D.W.* Constraints on benthic algal response to nutrient addition in oligotrophic mountain rivers // *River. Res. Application.* — 2007. — Vol. 23, N 8. — P. 858—876.
25. *Buckley B., Triska F.J.* The presence and ecological role of nitrogen fixing bacteria associated with wood decay // *Verh. Intern. Verein Limnol.* — 1978. — Vol. 20, N 2. — P. 1333—1339.
26. *Burgin A., Hamilton S.* Nitrate removal in aquatic ecosystems // *Frontiers in Ecology and the Environment.* — 2007. — Vol. 5, N 2. — P. 89—96.
27. *Burkholder J.M., Wetzel R.G.* Epiphytic microalga on natural substratum in a hardwater lake: seasonal dynamics of community structure, biomass and ATP content // *Arch. Hydrobiol.* — 1989. — Suppl. 83. — P. 1—56.
28. *Charlton S.E.D., Hickman M.* Epilithic algal nitrogen fixation, standing crops and productivity in five rivers flowing through the oilsands region of Alberta/Canada // *Ibid.* — 1988. — Vol. 79, N 2—3. — P. 109—143.
29. *Chessman B.C.* Artificial-substratum periphyton and water quality in the lower La Trobe river, Victoria // *Austral. J. of Marine and Freshwater Res.* — 1985. — Vol 36, N 6. — P. 855—871.
30. *Compton J.E., Church M.R., Larned S.T., Hogsett W.E.* Nitrogen export from forested watersheds in the Oregon coast range: the role of N₂ fixing red alder // *Ecosystems.* — 2002. — Vol. 6, N 8. — P. 773—785.
31. *Csada R.D., James P.C., Espie R.H.M.* The «file drawer problem» of non-significant results does it apply to biological research? // *Oikos.* — 1996. — Vol. 76, N 3. — P. 591—593.
32. *Dodds W.K.* Eutrophication and trophic state in rivers and streams // *Limnol. Oceanogr.* — 2006. — Vol. 51, N 1, part 2. — P. 671—680.

33. *Dodds W.K., Hutson R.E., Eicem A.C., Evans M.A. et al.* The relationship of floods, drying, flow and light to primary production and producer biomass in a prairie stream // *Hydrobiol.* — 1996. — Vol. 333, N 3. — P. 151—159.
34. *Dodds W.K., Welch E.B.* Establishing nutrient criteria in streams // *J. of the North Amer. Benthol. Soc.* — 2000. — Vol. 19, N 1. — P. 186—196.
35. *Duff J.H., Triska F.J., Oremland R.S.* Denitrification associated with stream periphyton: chamber estimates from undisrupted communities // *J. Environ. Qual.*—1984. — Vol. 13, N 4. — P. 514—518.
36. *Fellows C.S., Valett H.M., Dahm C.N.* Whole-stream metabolism in two montane streams: contribution of the hyporheic zone // *Limnol. Oceanogr.* — 2001. — Vol. 46, N 3. — P. 523—531.
37. *Fisher S.G., Likens G.E.* Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism // *Ecol. Monographs.* — 1973. — Vol. 43, N 4. — P. 421—439.
38. *Flipo N., Rabouille C., Poulin M., Even S. et al.* Primary production in headwater streams of the Seine basin: the Grand Morin river case study // *Sci. of the Total Environ.* — 2007. — Vol. 375, Iss. 1—3. — P. 98—109.
39. *Fuller R.L., Bucher J.B.* A portable chamber for measuring algal primary production in streams // *Hydrobiol.* — 1991. — Vol. 209, N 3. — P. 155—159.
40. *Grimm N.B.* Disturbance, succession and ecosystem processes in streams: a case study from the desert // *Aquatic ecology: scale, pattern and process / Ed. by P.S. Giller, A.G. Hildrew, D.G. Raffaelli.* — Oxford: Blackwell Scientific, 1994. — P. 93—112.
41. *Grimm N.B., Petrone K.C.* Nitrogen fixation in a desert stream ecosystem // *Biogeochemistry.* — 1997. — Vol. 37, N 1. — P. 33—61.
42. *Hill B.H., Webster J.R.* Periphyton production in an Appalachian river // *Hydrobiol.* — 1982. — Vol. 97, N 3. — P. 275—280.
43. *Hill W.R., Mulholland P.J., Marzolf E.R.* Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in spring // *Ecology.* — 2001. — Vol. 82, N 8. — P. 2306—2319.
44. *Inglett P.W., Reddy K.R., McCormick P.V.* Periphyton chemistry and nitrification activity in a northern Everglades ecosystem // *Biogeochemistry.* — 2004. — Vol. 67, N 2. — P. 213—233.
45. *Iwaniec D., Childers D.L., Rondeau D. et al.* Effects of hydrologic and water quality drivers on periphyton dynamics in the southern Everglades // *Hydrobiol.* — 2006. — Vol. 569, N 1. — P. 223—235.
46. *Julian J.P., Stanley E.H., Doyle M.W.* Basin-scale consequences of agricultural land use on benthic light availability and primary production along a sixth-order temperate river // *Ecosystems.* — 2008. — Vol. 11, Iss. 7. — P. 1091—1105.
47. *Keithan E.D., Lowe R.L.* Primary productivity and spatial structure of phytolith growth in streams in the Great Smoky Mountains National Park, Tennessee // *Hydrobiol.* — 1985. — Vol. 123, N 1. — P. 59—67.
48. *Kolmakov V.I., Anishchenko O.V., Ivanova E.A. et al.* Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei river (Siberia, Russia) // *J. of Appl. Phycol.* — 2008. — Vol. 20, N 3. — P. 289—297.

49. *Laursen A.E., Seitzinger S.P.* Diurnal patterns of denitrification, oxygen consumption and nitrous oxide production in rivers measured at the whole-reach scale // *Freshwater Biol.* — 2004. — Vol. 49, N 11. — P. 1448—1458.
50. *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.
51. *Lebkuecher J.G., Neville T.D., Wallace K.L., Barber L.F.* Primary production in sandy-bottom streams of the West Sandy Creek watershed of Tennessee // *Castanea.* — 1998. — Vol. 63, N 2. — P. 130—137.
52. *Mainstone C.P., Parr W.* Phosphorus in rivers—ecology and management // *Sci. of the Total Environ.* — 2002. — Vol. 282—283, N 1—3. — P. 25—47.
53. *Marcarelli A.M., Baker M.A., Wurtsbaugh W.A.* Is in-stream N₂ fixation an important N source for benthic communities and stream ecosystems? // *J. of the North Amer. Benthol. Soc.* — 2008. — Vol. 27, N 1. — P. 186—211.
54. *Marcarelli A.M., Wurtsbaugh W.A.* Temperature and nutrient supply interact to control nitrogen fixation in oligotrophic streams: an experimental examination // *Limnol. Oceanogr.* — 2006. — Vol. 51, N 5. — P. 2278—2289.
55. *Meyer J. L., Likens G.E., Sloane J.* Phosphorus, nitrogen, and organic carbon flux in a headwater stream // *Arch. Hydrobiol.* — 1981. — Vol. 91, N 1. — P. 28—44.
56. *Nakajima T.* Distribution of denitrifying bacteria and its controlling factors in freshwater environments // *Jap. J. of Limnol. = Rikusuigaku Zasshi.* — 1982. — Vol. 43, N 1. — P. 17—26.
57. *Naiman R.J., Melillo J.M.* Nitrogen budget of a subarctic stream altered by beaver (*Castor canadensis*) // *Oecologia.* — 1984. — Vol. 62, N 2. — P. 150—155.
58. *Naiman R.J., Sedell J.R.* Relationships between metabolic parameters and stream order in Oregon // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1980. — Vol. 37, N 5. — P. 834—847.
59. *Osborne L.L., Davies R.W.* A device to measure in situ lotic benthic metabolism // *Hydrobiol.* — 1981. — Vol. 79, N 3. — P. 261—264.
60. *Periphyton of Freshwater Ecosystems.* Proceedings of the First International Workshop on Periphyton of Freshwater Ecosystems, held in Växjö, Sweden, 14—17 September 1982 / Ed. by R.G. Wetzel. — Hague; Boston; Lancaster: Dr.W. Junk Publ., 1983. — 346 p.
61. *Robinson J.B., Whiteley H.R., Stammers W. et al.* The fate of nitrate in small streams and its management implications // *Best management practices for agriculture and silviculture: Proc. of the 10th Agric.Waste Managem. conf., Cornell, 1978.* — Cornell Univ.: Ann Arbor Sci. Publ., 1979. — P. 247—259.
62. *Romani A.M., Sabater S.* Epilithic ectoenzyme activity in a nutrient-rich Mediterranean river // *Aquat. Sci.* — 1999. — Vol. 61, N 2. — P. 122—132.
63. *Rosemond A.D., Mulholland P.J., Brawley S.H.* Seasonally shifting limitation of stream periphyton: response of algal populations and assemblage biomass and productivity to variation in light, nutrients, and herbivores // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2000. — Vol. 57, N 1. — P. 66—75.

64. Royer T.V., Tank J.L., David M.B. Transport and fate of nitrate in headwater agricultural streams in Illinois // *J. Environ. Qual.* — 2004. — Vol. 33, N 4. — P. 1296—1304.
65. Scott J.T., Lang D.A., King R.S., Doyle R.D. Nitrogen fixation and phosphatase activity in periphyton growing on nutrient diffusing substrata: evidence for differential nutrient limitation in stream periphyton // *J. of the North Amer. Benthol. Soc.* — 2009. — Vol. 28, N 1. — P. 57—68.
66. Seitzinger S.P. The effect of pH on the release of phosphorus from Potomac river sediments // *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Division of Environmental Research, Report No. 86-8F.* — Philadelphia, 1986. — 56 p.
67. Seitzinger S.P. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: ecological and geochemical significance // *Limnol. Oceanogr.* — 1988. — Vol. 33, N 4, pt. 2. — P. 702—724.
68. Seitzinger S.P. Benthic nutrient cycling and oxygen consumption in the Delaware estuary // *Ecology and Restoration of the Delaware river basin* / Ed. by S.K. Majumdar, E.W. Miller, L.E. Sage. — Pennsylvania: Acad. of Sci., 1989. — Ch. 8. — P. 132—147.
69. Seitzinger S.P., Styles R.V., Boyer E.W., Alexander R.B. et al. Nitrogen retention in rivers: model development and application to watersheds in the northeastern U.S.A. // *Biogeochem.* — 2002. — Vol. 57—58, N 1. — P. 199—237.
70. Sirivedhin T., Gray K.A. Factors affecting denitrification rates in experimental wetlands: field and laboratory studies // *Ecol. Eng.* — 2006. — Vol. 26, N 2. — P. 167—181.
71. Smith S., Lee K. Responses of periphyton to artificial nutrient enrichment in freshwater kettle ponds of Cape Cod National Seashore // *Hydrobiol.* — 2006. — Vol. 571, N 1. — P. 201—211.
72. Staal M.F., Meysman J.R., Stal L.J. Temperature excludes nitrogen-fixing heterocystous cyanobacteria in the tropical oceans // *Nature.* — 2003. — Vol. 425, N 6957. — P. 504—507.
73. Sumner W., Fisher S. Periphyton production in Fort river, Massachusetts // *Freshwater. Biol.* — 1979. — Vol. 9, N 3. — P. 205—212.
74. Tominaga H., Medvedeva L.A., Sirotsky S.E. Primary production of organic water by sessile algae in Kedrovaya stream, Primorye, the Far East of Russia // *Report of the studies on the structure and function of river ecosystems of the Far East.* — Tokyo, 1993. — N 2. — P. 71—72.
75. Triska F.J., Oremland R.S. Denitrification associated with periphyton communities // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1981. — Vol. 42, N 4. — P. 745—748.
76. Uehlinger U. Annual cycle and inter-annual variability of gross primary production and ecosystem respiration in a floodprone river during a 15-year period // *Freshwater Biol.* — 2006. — Vol. 51, N 5. — P. 938—950.
77. Uehlinger U., Brock J.T. Periphyton metabolism along a nutrient gradient in a desert river (Truckee river, Nevada, USA) // *Aquatic Sci.* — 2005. — Vol. 67, N 4. — P. 507—516.
78. Uehlinger U., Naegeli M., Fisher S.G. A heterotrophic desert stream? The role of sediment stability // *Western North Amer. Naturalist.* — 2002. — Vol. 62, N 4. — P. 466—473.

79. *Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E.* The river continuum concept // *Canad. J. Fish. Aquatic Sci.* — 1980. — Vol. 37, N 1. — P. 130—137.
80. *Venterink H.O., Hummelink E., van den Hoorn M.W.* Denitrification potential of a river floodplain during flooding with nitrate-rich water: grasslands versus reedbeds // *Biogeochem.* — 2003. — Vol. 65, N 2. — P. 233—244.
81. *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.
82. *Wagenschein D., Rode M.* Modelling the impact of river morphology on nitrogen retention — a case study of the Weisse Elster river (Germany) // *Ecol. Modelling.* — 2008. — Vol. 211, N 1—2. — P. 224—232.
83. *Webster J.R., Mulholland P.J., Tank J.L.* et al. Factors affecting ammonium uptake in streams — an interbiome perspective // *Freshwater Biol.* — 2003. — Vol. 48, N 8. — P. 1329—1352.
84. *Welch E.B., Jacoby J.M., Horner R.R., Seely M.R.* Nuisance biomass levels of periphytic algae in streams // *Hydrobiol.* — 1988. — Vol. 157, N 2. — P. 161—168.
85. *Wetzel R.G.* Microcommunities and microgradients: linking nutrient regeneration, microbial mutualism, and high sustained aquatic primary production // *Netherlands J. of Aquatic Ecol.* — 1993. — Vol. 27, N 1. — P. 3—9.
86. *Wondzell S.M., Swanson F.J.* Seasonal and storm dynamics of the hyporheic zone of a 4th-order mountain stream. II: Nitrogen Cycling // *J. of the North Amer. Benthol. Soc.* — 1996. — Vol. 15, N 1. — P. 20—34.