

*Елена Александровна СЫСОВА —  
лаборатория водных беспозвоночных,  
Институт зоологии НАН Беларуси,  
Минск, Беларусь*

УДК 574.586

## **СТРУКТУРА ФИТОПЕРИФИТОННЫХ СООБЩЕСТВ НА НАЧАЛЬНОЙ СТАДИИ ОБРАСТАНИЯ И ЕЕ СВЯЗЬ С ТИПОМ БИОТОПА**

*АННОТАЦИЯ. Приведены результаты натурального эксперимента по изучению структуры фитоперифитона на начальной стадии обрастания. В качестве субстрата использовалась химически инертная тефлоновая лента. Проведено сравнение видового состава, численности и биомассы фитоперифитона на лентах различной ориентации. Проанализирована связь структуры перифитона с типом биотопа.*

*The results of natural periphyton structure experiment at the initial stage of growth were presented. The inert teflon tape was used as a substrate. The comparison of species number and periphyton biomass at different kinds of tapes was carried out. Connection of periphyton structure with biotope type was analysed.*

### **Введение**

Вопрос о факторах, определяющих структуру перифитонных сообществ, имеет продолжительную историю. Некоторые авторы [1–4] считают, что структура перифитона определяется, прежде всего, типом субстрата. Кроме того, она существенно зависит от физических и химических характеристик воды, таксономического состава, численности и распределения видов и отдельных организмов в планктоне. Так, к важным факторам, определяющим состав сообщества перифитона, относят видовой состав планктона, температуру [5], глубину [6], выедание [7] и динамику водных масс [8–10]. Отмечается также влияние пространственной ориентации субстрата [11]. Согласно мнению В. Мощини-Карлоса с соавторами [12], структура и динамика перифитонного сообщества главным образом определяются сезонными изменениями условий окружающей среды, хотя даже их кратковременные изменения оказывают заметное влияние. Там же [12] утверждается, что в некоторых случаях важными могут оказаться взаимодействия между компонентами перифитона. Эти же авторы показали, что при внешне схожих изменениях в факторах окружающей среды, происходящих в тропиках в разные сезоны, продолжительность стадии колонизации перифитона может изменяться в два раза [13].

Обобщая результаты исследований ряда авторов [13, 14], можно выделить три основные фазы развития перифитона. Первая — так называемая начальная, это фаза, во время которой происходит колонизация субстрата. Вторая фаза, у которой иногда в отдельную стадию выделяют период быстрого роста [14], характеризуется достижением максимальных значений биомассы перифитона и первичной продукции и поддержанием этих параметров на относительно стабильном уровне. Во время третьей фазы происходит постепенное уменьшение значений биомассы перифитона и первичной продукции.

Изучение первой фазы развития перифитона на макрофитах затруднено, поскольку единых разработанных методик подобных исследований не существует, а методики предварительного очищения поверхности макрофита трудоемки и несовершенны [15]. В таких случаях целесообразным является использование экспериментальных субстратов (ЭС) [16–19].

Цель данной работы состояла в изучении особенностей структуры фитоперифитонных сообществ на первой стадии развития в естественных условиях, в биотопах различного типа. Особое внимание уделено сравнению начальной стадии развития фитоперифитона на поверхностях различной пространственной ориентации, поскольку литературные данные по этой проблеме не носят систематического характера [11, 17, 20].

### Материал и методы

Исследования выполнены на озере Волосо, расположенном на северо-западе республики Беларусь в восточной части Браславской группы озер, на территории Национального парка «Браславские озера». Озеро Волосо состоит из двух сильно обособленных плесов — Южного и Северного, соединенных узким проливом. Площадь озера составляет 5,42 км<sup>2</sup> (4,2 — Северный, 1,2 — Южный плес), средняя и максимальная глубина Южного плеса составляют 12,5 и 40,4 м, а Северного — 7,3 и 29,2 м. Плесы часто называют Южный Волос и Северный Волос. Озеро имеет ряд особенностей и привлекает к себе интерес исследователей в связи с обитанием в нем реликтовых ракообразных. Представленные в работе экспериментальные данные были получены во время экспедиции, организованной лабораторией водных беспозвоночных Института зоологии НАН Беларуси на Северном плесе с 7 по 25 июля 2001 г. В течение всего периода наблюдений преобладала жаркая штилевая погода. Температура поверхностного слоя воды находилась в диапазоне 23–25°C.

Эксперименты проводились на примере двух существенно различающихся биотопов на протяжении 19 суток. Биотоп I (БИ) представлял собой открытую литораль с песчаным, слабо заиленным дном, с обширными зарослями воздушно-водных макрофитов (доминирующий вид — *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud). Экспериментальные установки располагались в 20 м от берега, где глубина водоема составляла 1,2 м. Биотоп II (БИИ) — закрытая литораль с обильно заиленным песчаным дном. В массе присутствует дрейссена. Преобладают макрофиты с плавающими листьями (доминант — *Potamogeton natans* L.). Экспериментальные установки были расположены в 10 м от берега, где глубина составляла около 1 м.

Исследование проводили с помощью метода ЭС. В качестве искусственного субстрата использовалась химически инертная тефлоновая лента, введенная в практику перифитологических исследований Т. А. Макаревич и А. П. Остапеней [21]. Разрезанная на куски по 13 см, она укреплялась в горизонтальном или вертикальном положении на деревянных каркасах. На отдельных каркасах пленка была закреплена только с одной стороны (так называемый свободный субстрат). Каркасы были погружены под воду на глубину приблизительно 30 см от поверхности и закорены.

Пробы фитоперифитона с вертикально и горизонтально расположенных ЭС отбирали через каждые 3 и 5 суток, а со свободных ЭС — через 7. Для каждой отдельно обрабатываемой пробы одновременно снимали по три горизонтальных, вертикальных или свободных ЭС. Кроме того, для сравнения видового состава фитоперифитона на ЭС с фитопланктоном каждые 5 суток отбирали пробы фитопланктона в каждом биотопе, а в начале эксперимента — пробы эпифитона с доминирующих видов макрофитов.

Перифитон с субстрата смывали в 100 мл дистиллированной воды и фиксировали раствором Утермея. Пробы концентрировали осадочным методом. Биомассу и численность определяли счетно-объемным методом.

### Результаты и их обсуждения

Общая картина видового состава водорослей, обнаруженных за все время эксперимента, характеризуется следующими величинами. Всего в БИ было обнаружено 167 видов водорослей, из которых 156 присутствовали на ЭС, в БИИ — 178 видов, из

которых 152 — на ЭС. На доминирующих макрофитах было зафиксировано 85 и 93 вида в БІ и БІІ соответственно. Число видов перифитона в последние сутки исследования на вертикальных, горизонтальных и свободных ЭС составило соответственно 71, 58, и 71 в БІ и 81, 61 и 82 в БІІ. Как в БІ, так и в БІІ число видов на субстратах, экспонированных вертикально и свободно, было приблизительно одинаковым, а на горизонтальных субстратах — значительно ниже. В фитопланктоне за время исследования их количество составило 77 и 51 вид водорослей в БІ и БІІ соответственно. Динамика видового состава фитоперифитона зависела от пространственной ориентации субстрата: независимо от биотопа, он оказывался богаче на вертикальном и свободном субстратах.

На рисунке 1 представлена динамика числа видов фитоперифитона в обоих биотопах. Число видов со временем возрастало, причем на всех ЭС характер динамики сходный. На рисунке 1, а видно, что до третьих суток число видов на горизонтальных ЭС превышало таковое на вертикальных. В дальнейшем же более интенсивное увеличение числа видов происходило на вертикальных ЭС. Тот факт, что на вертикальных поверхностях оказывалось большее число видов, может говорить о более выгодном положении поверхности для прикрепления первопоселенцев. На свободных ЭС на начальных этапах развития в БІІ увеличение числа видов происходило гораздо интенсивнее, чем на прикрепленных. В общем, характер изменения числа видов на свободных ЭС близок к таковому на вертикально ориентированных (рис. 1, б). К концу наблюдения отмечался постепенный выход на стадию насыщения. Это связано, в первую очередь, с полным зарастанием доступной для колонизации поверхности субстрата.

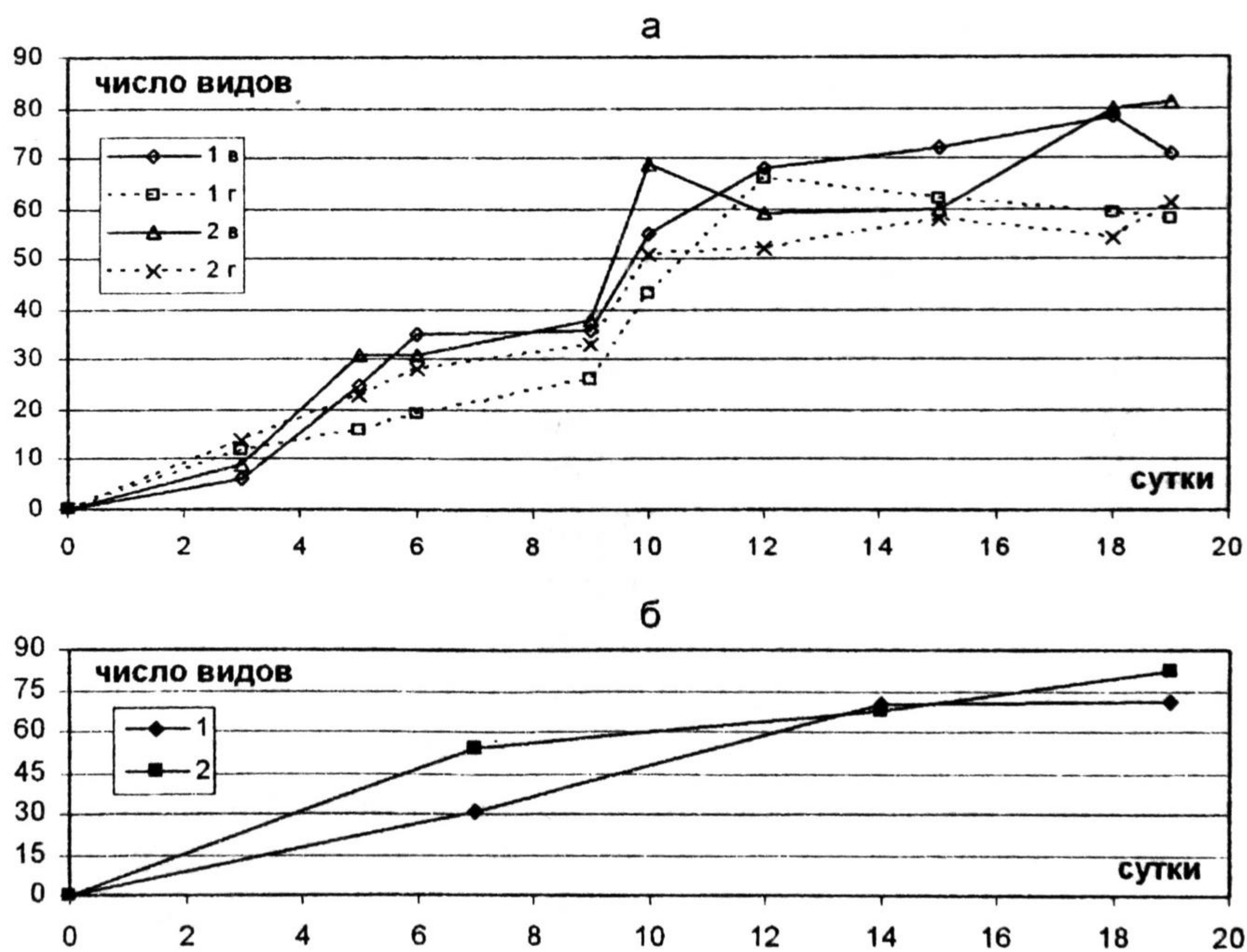


Рис. 1. Изменение числа видов в процессе формирования сообщества перифитона при вертикальной, горизонтальной (а) и свободной (б) ориентации ЭС. 1, 2 в легенде — соответственно БІ и БІІ, в и г — вертикальные и горизонтальные ЭС.

Для получения более полной картины о видовом составе сообществ перифитона на ЭС был рассчитан индекс флористического сходства (по Жаккару) исследуемых сообществ (табл. 1).

Как видно из таблицы 1, все исследуемые сообщества фитоперифитона имеют различающийся флористический состав (значения индекса колеблется от 59 до 62%) и находятся в области малого соответствия флор [22], за исключением сообществ на вертикальных и горизонтальных ЭС в БІ, значение флористического сходства которых несколько выше — 66%.

Таблица 1

Значения индекса флористического сходства перифитона на ЭС при их различной ориентации в пространстве

Ориентация ЭС	Б1	БII
вер. – гор.	66,2	60,3
вер. – своб.	60,4	59,0
гор. – своб.	62,1	61,0

Сравнение видового богатства на ЭС с видовым богатством эпифитона показало, что число видов, обнаруженных на ЭС, достигало близких значений с числом видов водорослей, обнаруженных на доминантных макрофитах. В то же время показатель флористического сходства этих сообществ был невысоким (область малого соответствия флор) (табл. 2). Это, прежде всего, связано с тем, что эпифитон на момент исследования представлял собой стабильное климаксное сообщество, тогда как перифитон на ЭС находился на начальной стадии формирования. Специфика субстрата также, вероятно, оказывала определенное влияние на структуру сообществ.

Хотя значения индекса Жаккара для эпифитона и перифитона на ЭС оказались близкими при различной пространственной ориентации последнего (табл. 2), надо отметить, что на по-разному ориентированных субстратах сообщества различались, о чем говорит малая степень их флористического сходства (см. табл. 1). Не выявлено существенных различий в значении индекса перифитона и эпифитона для двух исследуемых биотопов (см. табл. 2).

Таблица 2

Значение индекса флористического сходства перифитона на ЭС при их различной пространственной ориентации, эпифитона и фитопланктона

Сообщество	Б1	БII
Эпифитон – перифитон ЭС вер.	62,1	56,4
Эпифитон – перифитон ЭС гор.	60,3	59,7
Эпифитон – перифитон ЭС своб.	63,7	61,7
Фитопланктон – перифитон ЭС вер.	34,7	29,1
Фитопланктон – перифитон ЭС гор.	38,3	30,4
Фитопланктон – перифитон ЭС своб.	40,2	37,6
Фитопланктон – эпифитон.	46,1	29,5

Как и следовало ожидать, флористическое сходство перифитона на ЭС и фитопланктона, а также эпифитона и фитопланктона значительно ниже, чем сходство перифитона и эпифитона, хотя значения индексов лежат в той же области малого соответствия флор (см. табл. 2). Видно, что флористическое сходство сообществ фитопланктона и фитоперифитона, независимо от типа субстрата, в БII значительно ниже, чем в Б1, что связано с характеристиками биотопа (закрытая литораль). Относительно больших значений достигает сходство сообществ фитопланктона и перифитона на свободных ЭС.

Остановимся более подробно на росте численности перифитона. Некоторые виды, появившись, продолжали постоянно увеличивать свою численность, например *Achnanthes minutissima* Kutz, *Nitzschia denticula* Grun., в то время как другие появлялись и исчезали случайно — *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Gonatozygon brebissonii* De Bary. Объяснить динамику численности сложно, поскольку параллельно в сообществах происходили три основных процесса — колонизация субстрата новыми поселенцами, потеря части из них под влиянием условий окружающей среды и, наконец, размножение уже прикрепившихся организмов. Кроме того, нельзя не учиты-

вать и межвидовые конкурентные взаимоотношения, которые особенно обостряются, когда происходит заполнение всей доступной для обрастания поверхности субстрата. Объясним, к примеру, бурный рост численности водорослей на горизонтальном ЭС в БІ к 12-м суткам (рис. 2, а). Анализ данных о динамике отдельных видов водорослей позволяет утверждать, что он связан со случайным «всплеском» мелко-клеточных колониальных синезеленых (представителей родов *Microcystis* (Kutz.) Elenk, *Merismopedia* (Meyen) Elenk *Coelosphaerium* (Nag.) Elenk.), попадающих на субстрат из фитопланктона. Эти организмы не имеют никаких специальных приспособлений для прикрепления, чем можно объяснить последующее падение их численности к 15 суткам под влиянием условий окружающей среды (перед отбором проб на 15 сутки прошел сильный град). Изменение численности на свободных ЭС, представленное на рис. 2б, носило несколько иной характер. Если изменение числа видов на свободных ЭС происходило сходным образом с изменением на вертикальных ЭС (см. рис. 1), то в динамике численности наблюдалась другая закономерность. Видно, что к концу эксперимента отмечалось увеличение численности на горизонтальных (рис. 2, а, кривые 1в, 2г) и свободных ЭС (рис. 2, б), в то время как на вертикальных ЭС происходил некоторый спад численности.

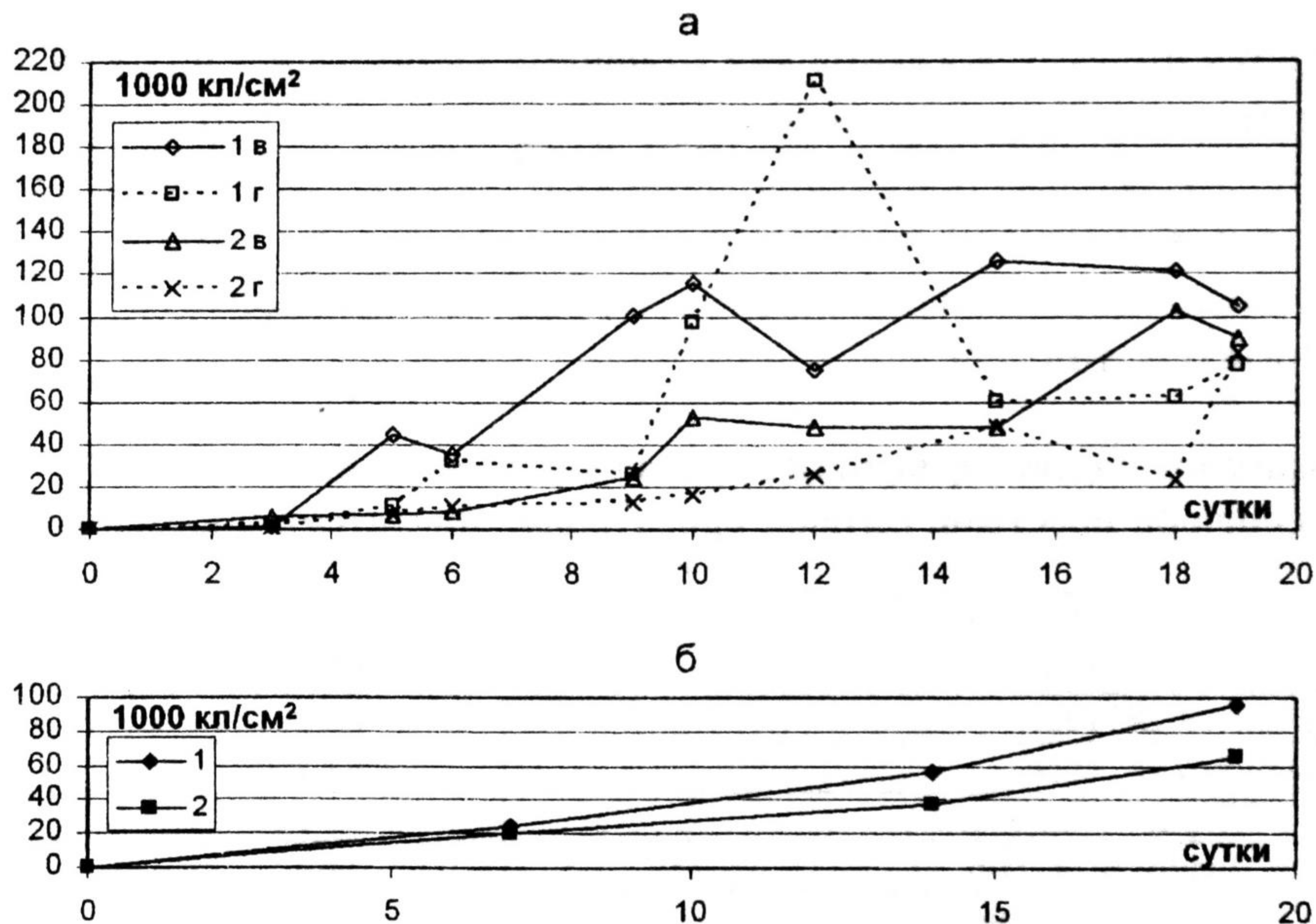


Рис. 2. Динамика численности водорослей фитоперифитона при вертикальной, горизонтальной (а) и свободной (б) ориентации ЭС. Обозначения — те же, что на рис. 1.

Существенные различия отмечены в динамике биомассы водорослей перифитона на ЭС, экспонированных в БІ и БІІ (рис. 3). В БІІ наблюдалась тенденция увеличения значений биомассы, как на прикрепленных, так и на свободных ЭС. В БІ же, где биомасса достигала более высоких значений, выражены существенные колебания ее величины (см. рис. 3, а, кривые 1в, 1г). К середине эксперимента наблюдался резкий рост биомассы, который затем сменился спадом, в результате чего к концу эксперимента произошло выравнивание значений биомассы в БІ и БІІ. Увеличение биомассы к 12 суткам на горизонтальном ЭС (рис. 2, а, 3, а) лишь в малой степени согласовывалось с обсуждавшимся выше ростом численности синезеленых и было обусловлено одновременным ее увеличением у крупноклеточных зигнемовых водорослей (представители родов *Mougeotia* Agardh, *Spirogyra* Link, *Zygnema* Agardh). Изменения биомассы на свободных ЭС имели аналогичный характер (рис. 3, б).

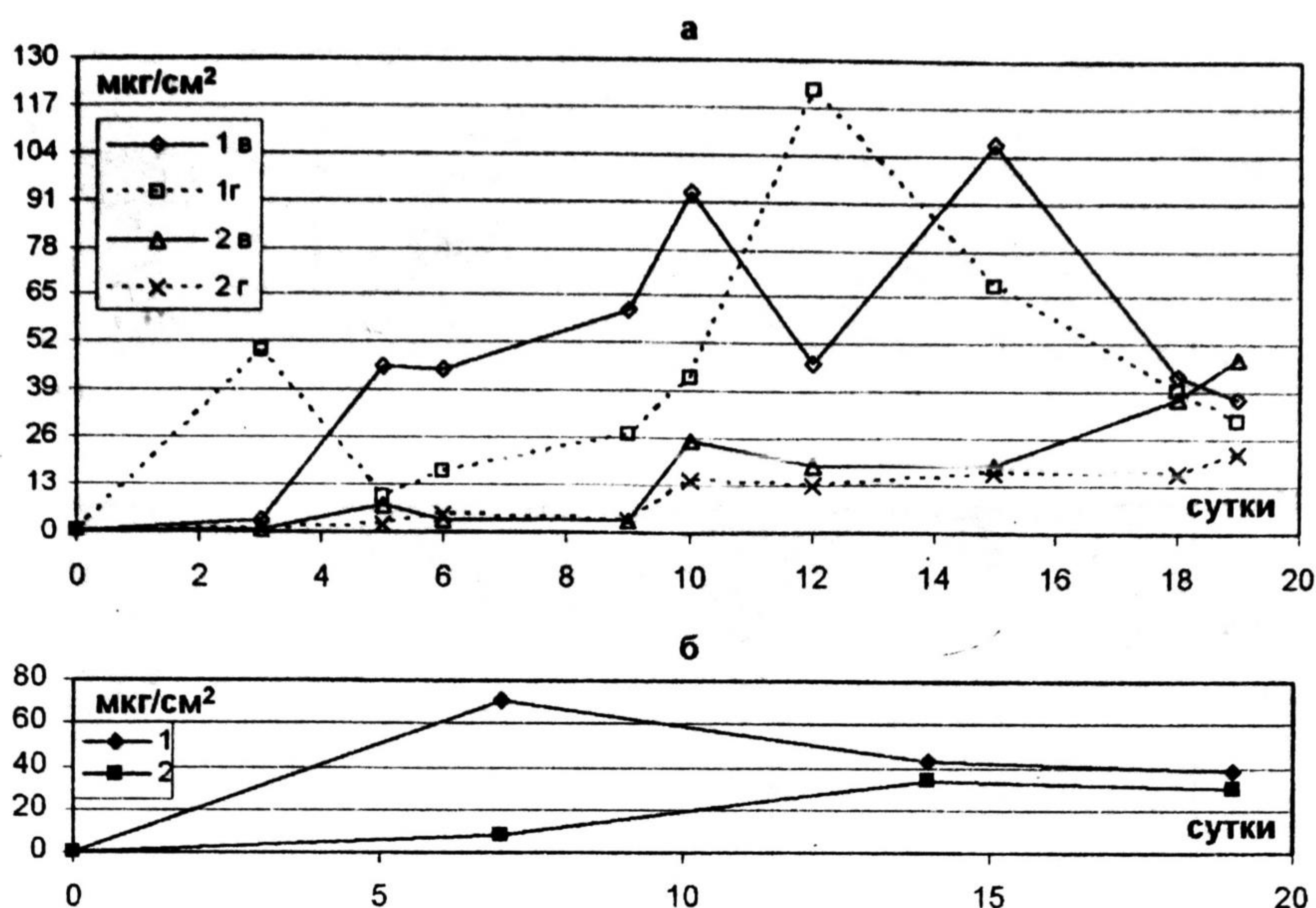


Рис. 3. Динамика биомассы водорослей при вертикальной, горизонтальной (а) и свободной (б) ориентации ЭС. Обозначения — те же, что на рис. 1.

Из сопоставления полученных результатов по динамике численности и биомассы следует, что их поведение трудно объяснимо. Так, например, увеличение численности при одновременном снижении общей биомассы может происходить при бурном росте мелкоклеточных организмов и умеренном снижении численности более крупных. Обратный процесс, т. е. рост биомассы при снижении численности, может являться следствием умеренного роста числа крупноклеточных организмов и значительного снижения численности мелкоклеточных форм (19 сутки на рис. 2, а и рис. 3, а).

Перейдем теперь к рассмотрению изменения структуры перифитона на ЭС. На рис. 4 отображена динамика структуры водорослевых сообществ перифитона в БІ. Основную роль в обрастании ЭС, независимо от их ориентации в пространстве, играли водоросли отделов *Chlorophyta*, *Bacillariophyta* и *Cyanophyta*. Доминирующую роль на самой начальной стадии обрастания в БІ играли представители зеленых водорослей. В начале исследования их доля в общей биомассе составляла около 95%, однако к концу эксперимента снизилась до 45%. Параллельно наблюдалось постепенное повышение доли диатомовых, с 3% до 50%. Доля синезеленых за время эксперимента незначительно колебалась и составляла около 5%.

В структуре фитопланктона в БІ в период наблюдений главенствующее положение занимали диатомовые водоросли, и только в последние дни эксперимента резкое возрастание перидиниевых водорослей вызвало значительное снижение доли диатомовых (рис. 4, г).

Совершенно иная картина динамики структуры перифитона на ЭС наблюдалась в БІІ (рис. 5). Диатомовые водоросли заняли доминирующее положение с самого начала эксперимента. Их доля в суммарной биомассе на вертикальных и горизонтальных ЭС составляла до 70%, а на свободных — до 50%. Доминирующее положение диатомовых сохранилось на протяжении всего эксперимента. Если на вертикальных и горизонтальных ЭС доля диатомовых в суммарной биомассе практически не изменилась, то на свободных она возросла до 70%. Биомасса сине-зеленых водорослей, как и в БІ, не превышала 5%. Доля зеленых колебалась в пределах 5–45% и к концу эксперимента практически сохранила свое начальное значение на всех типах ЭС. Еще одной особенностью БІІ являлось заметное влияние водорослей отделов *Dynophyta*, *Chrysophyta* и *Cryptophyta*, общая доля биомассы которых в разные периоды колебалась от 5% до 40% от суммарной.

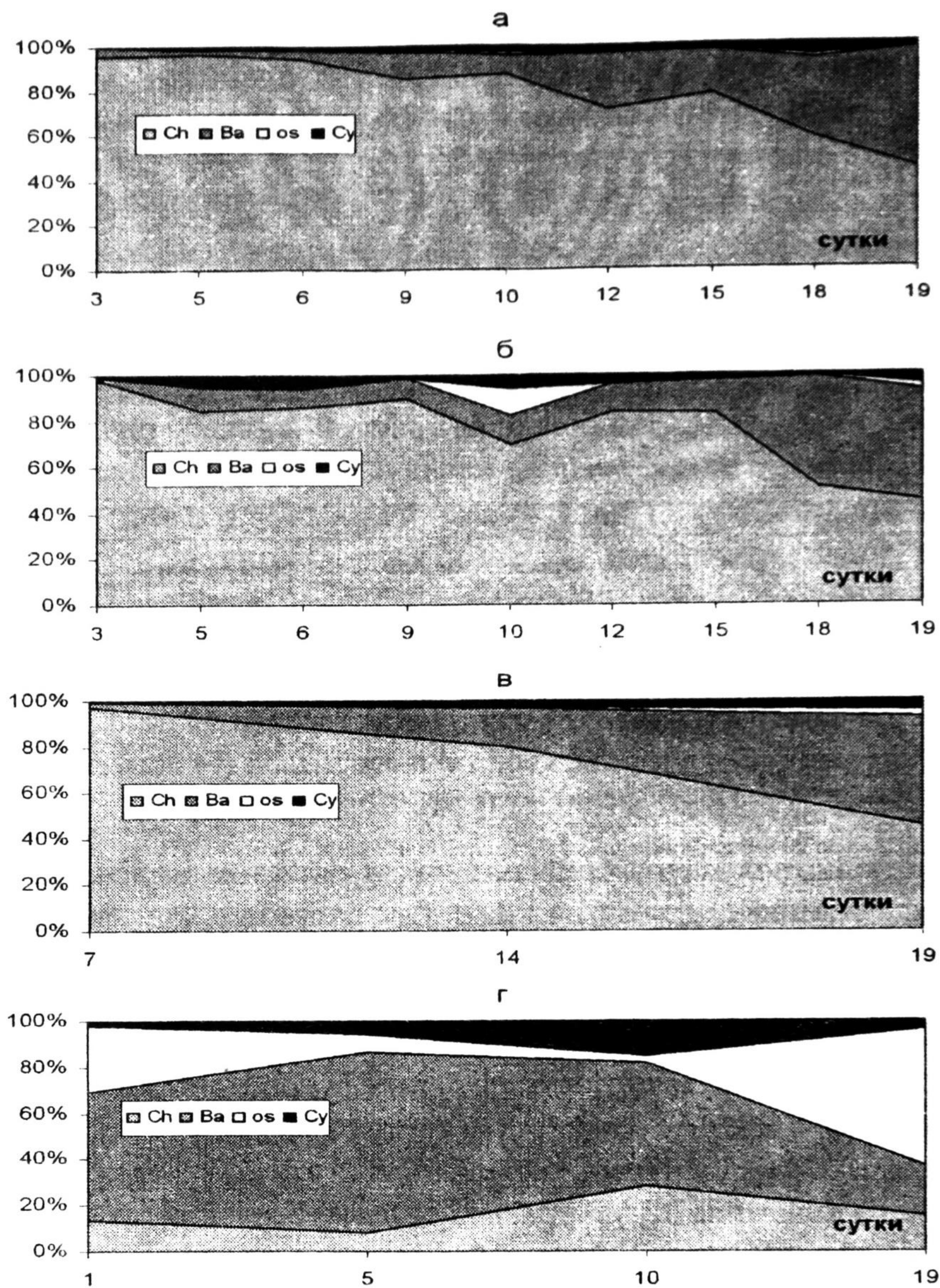


Рис. 4. Изменения структуры перифитона при вертикальной (а), горизонтальной (б) и свободной (в) ориентации субстрата и фитопланктона (г) в БІ.

Cy — представители отдела Cyanophyta, Ba — представители отдела Bacillariophyta, Ch — представители отдела Chlorophyta, os — другие отделы водорослей.

В фитопланктоне в БІІ, как и в перифитоне, преобладали диатомовые водоросли. Однако видовой состав диатомей планктона и перифитона существенно различался, что и отразилось на величине индексов флористического сходства (см. табл. 2).

При сравнении структуры перифитона на ЭС с эпифитоном как в БІ, так и в БІІ, было обнаружено большое различие между структурой этих сообществ. Как в БІ, так и в БІІ в эпифитоне доминирующая роль принадлежала зеленым водорослям. Это связано с разным временем развития, о чем уже говорилось выше.

Таким образом, анализ результатов натурального эксперимента позволяет констатировать, что:

— на начальной стадии тип биотопа и его особенности определяют формирование структуры водорослевых сообществ перифитона;

— ориентация субстрата в пространстве не играет значимой роли в формировании структуры фитоперифитона, однако оказывает влияние на формирование видового богатства и на динамику численности водорослей.

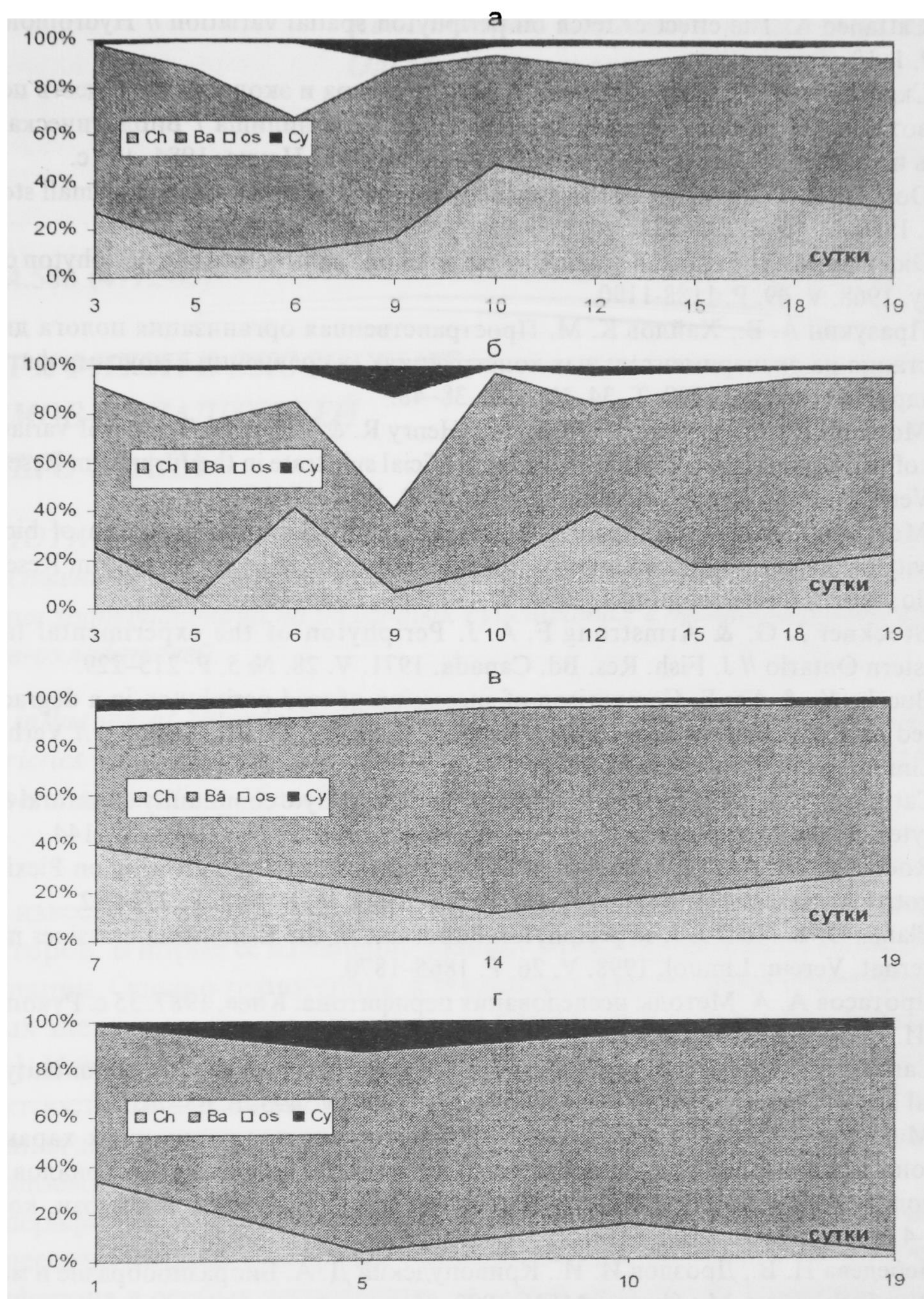


Рис. 5. Изменения структуры перифитона в БП.  
Обозначения те же, что на рис. 4.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Басова С. А. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса / Биологическая продуктивность озера Красного. М.: Наука, 1976. 104 с.
2. Костикова Л. Е. Особенности состава и развития перифитона высших водных растений Днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 5. С. 127.
3. Borum J. Dynamics of epiphyton on eelgrass (*Zostera marina* L.) leaves: relative roles of algal growth, herbivory, and substratum turnover // *Limnol. Oceanogr.* 1987. V. 32. P. 986–992.
4. Lalonde S. & Downing J. A. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. V. 48. P. 2288–2291.
5. Wetzel R. G. Recommendations for future research on periphyton / *Periphyton of Freshwater ecosystems* 1983. Ch. 43. P. 339–346.
6. Philips E. J., Aldridge F. J., Hansen P. et al. Spatial and temporal variability of trophic state parameters in a shallow subtropical lake (Lake Okeechobee, Florida, USA) // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1993. V. 128. P. 437–458.



7. Cattaneo A. The effect of fetch on periphyton spatial variation // *Hydrobiologia*. 1990. V. 206. P. 1–10.
8. Скальская И. А. и Мыльникова З. И. Структура и экология сообществ перифитонных животных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища / Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. 167 с.
9. Douglas B. The ecology of the attached diatoms and other algae in a small stony stream // *J. Ecol.* 1958. V. 46. P. 295–322.
10. Dickman M. The effect of grazing by tadpoles on the structure of a periphyton community // *Ecology*. 1968. V. 49. P. 1188–1190.
11. Празукин А. В., Хайлов К. М. Пространственная организация полога диатомового обрастания на экспериментальных конструкциях (в сравнении с другими фитосистемами) // *Гидробиол. журн.* 1998. Т. 34. № 5. С. 38–48.
12. Moschini-Carlos V. Pompeo M. L. M., Henry R. & Rocha O. Temporal variation in the structure of periphytic algal communities on an artificial substrate in the Jurumirim Reservoir, S.P., Brasil // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1998. V. 26. P. 1758–1763.
13. Moschini-Carlos V. Pompeo M. L. M., Henry R. Seasonal variation of biomass and productivity of the periphytic community on artificial substrata in the Jurumirim Reservoir [2pt] (Sro Paulo, Brazil) // *Hydrobiologia*. 2000. V. 434 (1/3). P. 35–40.
14. Stockner J. G. & Armstrong F. A. J. Periphyton of the experimental lakes area, Northwestern Ontario // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1971. V. 28. № 5. P. 215–229.
15. Buczko K. & Acs E. Comparison of succession of reed periphyton in a degraded and in a disturbed part of a shallow lake (Lake Veleencei, Hungary, Central Europe) // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1998. V. 26. P. 1674–1676.
16. Cattaneo A. & Kalff J. Seasonal changes in the epiphyte community of natural & artificial macrophytes in lake Memphremagog // *Hydrobiologia* 1978. V. 60 (2). P. 133–144.
17. Rodriguez M. A. A comparison of phytoplankton and algae growing on Plexiglas slides in an oligotrophic lake // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1993. V 78. № 2. P. 273–282.
18. Planas D. & Neiff J. J. Is periphyton important in the *Eichhornia crassipes* meadow? // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1998. V. 26. P. 1865–1870.
19. Протасов А. А. Методы исследования перифитона. Киев, 1987. 35 с. Рукопись деп. в ВИНТИ. № 2164-B87.
20. Lane C. M., Taffs K. H. & Corfield J. L. A comparison of diatom community structure on natural and artificial substrata // *Hydrobiologia*. 2003. V. 493. P. 65–79.
21. Макаревич Т. А. и Остапеня А. П. Исследование продукционных характеристик перифитона при помощи экспериментальных субстратов из гибких материалов // *Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря: Тез. докл. Всесоюзн. конф. Мурманск, 2–4 июля, 1986.*
22. Лебедева Н. В., Дроздов И. И., Кривопудский Д. А. Биоразнообразие и методы его оценки. Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1999. 95 с.