

*Татьяна Александровна ШАРАПОВА —
Институт проблем освоения Севера
СО РАН, Тюмень, Россия*

УДК 574.586

РАЗВИТИЕ ЗООПЕРИФИТОНА НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ

АННОТАЦИЯ. Исследовали заселение экспериментальных субстратов беспозвоночными в различных лотических и лентических водоемах Западной Сибири. Выявлены основные факторы, влияющие на интенсивность колонизации экспериментальных субстратов.

The colonization of experimental substrates by invertebrates was studied in various lotic and lentic water bodies of the West Siberia. Major factors influencing the experimental substrate colonization intensity were revealed.

Процесс формирования сообществ зооперифитона делится, как правило, на два основных этапа: первый — формирование качественного состава и интенсивная колонизация субстратов, второй — количественные изменения при более стабильном качественном составе [1, 2, 3]. Однако в различных водоемах, различных условиях сукцессионный процесс имеет свои особенности. Целью данной работы было — исследовать особенности процессов первичной колонизации и дальнейшего развития сообществ перифитона в условиях различных водоемов.

Скорость заселения экспериментальных субстратов (ЭС) и формирование сообществ беспозвоночных перифитона изучали в весенне-летний период (июнь–июль) на водоемах различного типа: реке, протоке, прудах, водоеме-охладителе. В качестве ЭС использовали отрезки стволов ивы и березы цилиндрической формы, длиной 10–15 см, диаметром 3–4 см [4]. Субстраты устанавливали на глубине 0,1, 0,5 и 1,0 м. Разбор фиксированных проб осуществляли в камере Богорова под бинокулярным микроскопом. Камеральную обработку проб проводили по стандартным гидробиологическим методам [5].

Использование ЭС показало, что для начальной стадии колонизации характерны сообщества, которые можно назвать пионерными или ювенильными. При быстром нарастании видового богатства преобладают по численности и часто по биомассе подвижные короткоцикловые личинки хирономид и малощетинковые черви семейства *Naididae*, а также молодые стадии перифитонных организмов, находящиеся в периоде активного расселения — то, что относят к «поведенческому дрейфу» [6] в текучих водах. На формирование сообщества начальной стадии сукцессии влияет и сезонная динамика численности организмов, связанная с периодом размножения первичноводных и вторичноводных форм. Выраженный доминант в большинстве случаев либо отсутствует, либо является временным, количественные показатели обычно низкие (табл. 1).

Наиболее интенсивно проходит процесс колонизации в лотических условиях, в реке и протоке. Здесь же отмечены более высокие показатели видового разнообразия и количественного развития (рис. 1, табл. 1). Это связано с более благоприятными условиями, складывающимися в водотоках для развития зооперифитона. К таким условиям можно отнести: высокую концентрацию пищи, достаточное содержание кислорода, освобождение субстратов от оседающего детрита, присутствие в дрейфе активно участвующих в заселении субстратов перифитонных беспозвоночных.

На начальном этапе заселения основу численности создают в протоке личинки хирономид и мошек, в реке — личинки хирономид и ручейников (табл. 1). Протоки — пойменные водоемы и, в отличие от рек, имеют более высокий трофический статус и меньшие скорости течения. Этим и определяется массовое развитие в протоках личинок мошек, являющихся пассивными фильтраторами.

Таблица 1

Средние показатели развития зооперифитона при 5-суточной экспозиции ЭС в разнотипных водоемах

Водоемы	Количество о таксонов	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Индекс Шеннона, бит/экз.	Доминирующие группы N/B
р. Иртыш (1989 г.)	14	5067	1,60	2,20	Хирономиды, ручейники хирономиды, поденки, веснянки
Ендырская протока (1992 г.)	11	646	0,23	2,99	Хирономиды хирономиды
Ендырская протока (1993 г.)	13	9884	6,65	0,82	Мошки мошки
оз. Копанец (1992 г.)	8	749	0,29	2,51	Хирономиды хирономиды
оз. Копанец (1993 г.)	11	1261	2,07	2,67	Хирономиды стрекозы
Водоем-охладитель СурГРЭС	2	197	0,01	0,92	Наидиды хирономиды
Пруды	8	3818	0,49	1,09	Хирономиды хирономиды
Сор	8	631	0,35	2,75	Хирономиды хирономиды

Примечание: N — по численности, B — по биомассе.

В начальный 5-суточный период как в заселении субстратов в реке Иртыш, так и в дрефте участвуют только личинки ручейников длиной 2–3 мм [7]. Так, доля личинок ручейников *Hydropsyche ornatula* McLach. длиной до 2 мм в различные даты составляла в дрефте составляла 96–100%, на ЭС с 5-суточной экспозицией 5 июля — 90%, а 17 июля — 52%, на постоянных ЭС в те же даты (период экспозиции 18 и 30 суток), соответственно, 87% и 19%.

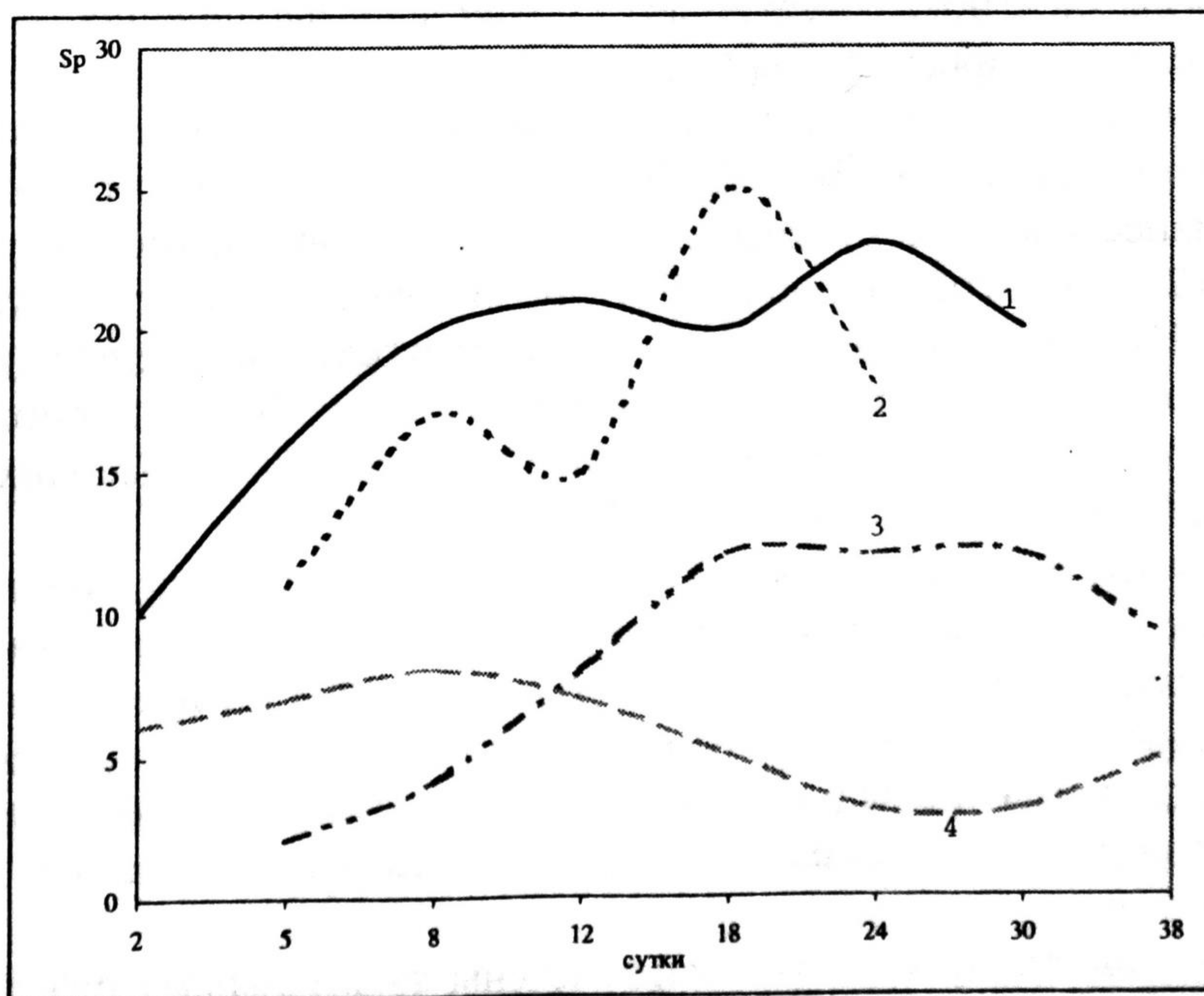


Рис. 1. Динамика видового богатства (Sp) на экспериментальных субстратах в водоемах различного типа (1 — река Иртыш, 2 — Ендырская протока, 3 — водоем-охладитель, 4 — пруд).

В лотических условиях — в реке и протоке — количество таксонов на 5 сутки составляло от 11 до 6. В непроточных или слабопроточных водоемах на ЭС количество таксонов на 5 сутки колебалось от 2 до 11, по численности доминировали хирономиды и олигохеты, реже — нематоды и остракоды. Из хирономид первыми чаще всего участвуют в заселении виды рода *Cricotopus*. В прудах, водоеме-охладителе и соре — *Cricotopus silvestris* (Fabr.), в р. Иртыш — *Cricotopus algarum* Kieff., в озере Копанец — *Paratanytarsus siderophila* (Zvereva), в Ендырской протоке — *Eukiefferiella longicalcar* (Kieff.).

В начальный период заселения основу биомассы создают мелкие личинки хирономид и наидиды (сор, водоем-охладитель, пруды, озеро Копанец (1992), Ендырская протока (1992), при этом либо сохраняется низкая биомасса (см. табл. 1), либо биомасса имеет довольно высокие значения за счет единичных крупных экземпляров личинок стрекоз (оз. Копанец, 1993 г.), поденок, веснянок или ручейников (река Иртыш), либо массового заселения личинок мошек (Ендырская протока, 1993 г.).

Наиболее интенсивный период насыщения видами ЭС приходится на 8–12 сутки, исключением является водоем-охладитель, в котором максимальное количество видов на ЭС отмечено на 18-е сутки (см. рис. 1). Период формирования качественного состава 8–12 суток отмечен многими исследователями [2, 8, 9, 10], хотя есть данные и о более поздних сроках стабилизации видового состава сообществ на ЭС [11]. Дальнейшая сукцессия зооперифитона связана с межвидовыми отношениями, конкуренцией за субстрат, а также с характером размножения беспозвоночных перифитона. У первичноводных в период размножения происходит увеличение количества особей, а у вторичноводных — в основном это амфибиотические насекомые — вылет. В летний период субстраты могут частично освобождаться и заселяться молодыми особями. По литературным данным [8] ЭС в осенний и зимний периоды заселялись очень слабо.

На скорость заселения субстратов организмами влияет температура воды. В Ендырской протоке в 1992 г. температура воды в период исследований колебалась от 8 до 11,5°C, в среднем составляя 10,4°C. Заселение субстратов начинали личинки хирономид, которые доминировали в первые 10 суток по численности (44,2–76,5%) и биомассе (74,0–90,2%), среди них наибольшее значение имел вид *Eukiefferiella longicalcar* (Kieff.). В этот период при невысоких видовом богатстве (табл. 1), численности и биомассе отмечены высокие показатели индекса Шеннона и выравненности.

В 1993 г. исследования зооперифитона на Ендырской протоке проводили в тот же период, что и в 1992 г., но температура воды была выше, она колебалась от 11,8 до 20,8°C, в среднем составляя 18,0°C. Колонизация субстратов проходила значительно интенсивнее. На пятые сутки в 1993 г., плотность организмов возросла в 14,6, а биомасса — в 29 раз по сравнению с 1992 г., но видовое разнообразие увеличилось незначительно. Наиболее активно в первые 10 дней субстраты заселяли личинки мошек, которые доминировали по численности и биомассе. В этот период отмечены максимальные биомасса и численность зооперифитона, при невысоких значениях выравненности и индекса Шеннона (см. табл. 1).

В озере Копанец, как и в Ендырской протоке, в период исследования температура воды в 1992 г. была более низкой (в среднем — 13,0°C) по сравнению с 1993 г. (21,8°C). Экстремально высокая температура воды в 1993 г. определила более интенсивную колонизацию субстратов, особенно в начальный период, когда все параметры были выше, чем в предыдущем году: численность — в 1,6, биомасса — в 7,2, потребление кислорода — в 13,2 раза (см. табл. 1). Несколько выше было и таксономическое богатство.

В лотических условиях (река и протока) отмечены значительные изменения приуроченности ряда таксономических групп к различным глубинам [7, 8]. Личинки хирономид либо одинаково заселяют ЭС, расположенные на различных глубинах, либо предпочитают верхние горизонты (0,1 м). Но наибольшая плотность гидр, личинок мошек и

ручейников отмечена на глубине 0,5 и 1,0 м. Этим объясняется то, что в 1992 г. на Ендырской протоке, когда основную роль в начальном этапе заселения играли личинки хирономид, плотность зооперифитона при 5-суточной экспозиции снижалась с глубиной, а в «зрелом» сообществе она увеличивалась из-за массового заселения личинками мошек более глубоко расположенных субстратов. В 1993 г. наблюдается обратная зависимость: в начальный период при массовом заселении субстратов личинками мошек наибольшая численность была на горизонте 1,0 м, после вылета мошек основу численности создавали хирономиды и в зрелом сообществе наибольшая плотность организмов отмечена на ближайших к поверхности воды субстратах (рис. 2).

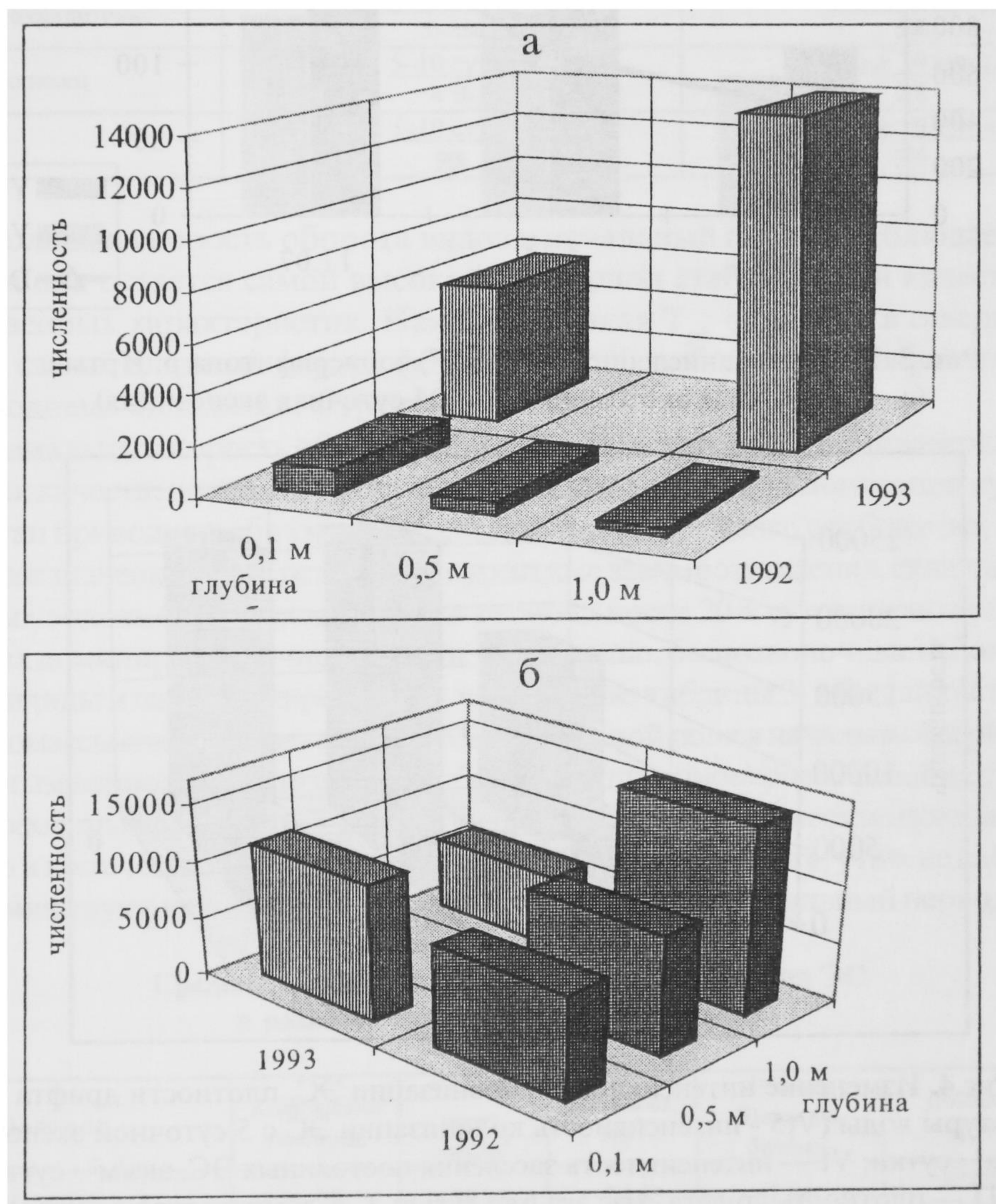


Рис. 2. Изменение численности (экз./м²) зооперифитона в Ендырской протоке (а — 5-суточная экспозиция, б — 28-суточная)

Аналогичная картина наблюдалась и в р. Иртыш (рис. 3). Плотность на различных горизонтах при 5-суточной экспозиции мало изменялась (2537–3204 экз./м²), доминировали по численности личинки хирономид. В зрелом сообществе плотность меньше на верхнем горизонте (0,1 м) — 13360 экз./м², в сравнении с нижними (0,5–1,0 м) — 22339–22025 экз./м², при преобладании по численности на глубине 0,1 м личинок хирономид, а на горизонтах 0,5–1,0 м — личинок хирономид и ручейников.

Максимальные значения интенсивности обрастания в реке Иртыш отмечены для 5-суточных экспозиций ЭС (2349 экз./м²·сутки), в среднем в разные периоды его скорость изменялась от 557 до 1267 экз./м²·сутки. Дальнейшего увеличения не произошло, хотя отмечалось повышение как температуры воды, так и дрефта, в котором преобладали перифитонные беспозвоночные — гидры и личинки ручейников (рис. 4) [7].

Очевидно, это максимальное количество перифитонных беспозвоночных, которое в данном водоеме может заселять субстрат (максимальное насыщение организмами субстрата). На постоянных субстратах, при сформировавшемся сообществе, интенсивность заселения была значительно меньше (см. рис. 4).

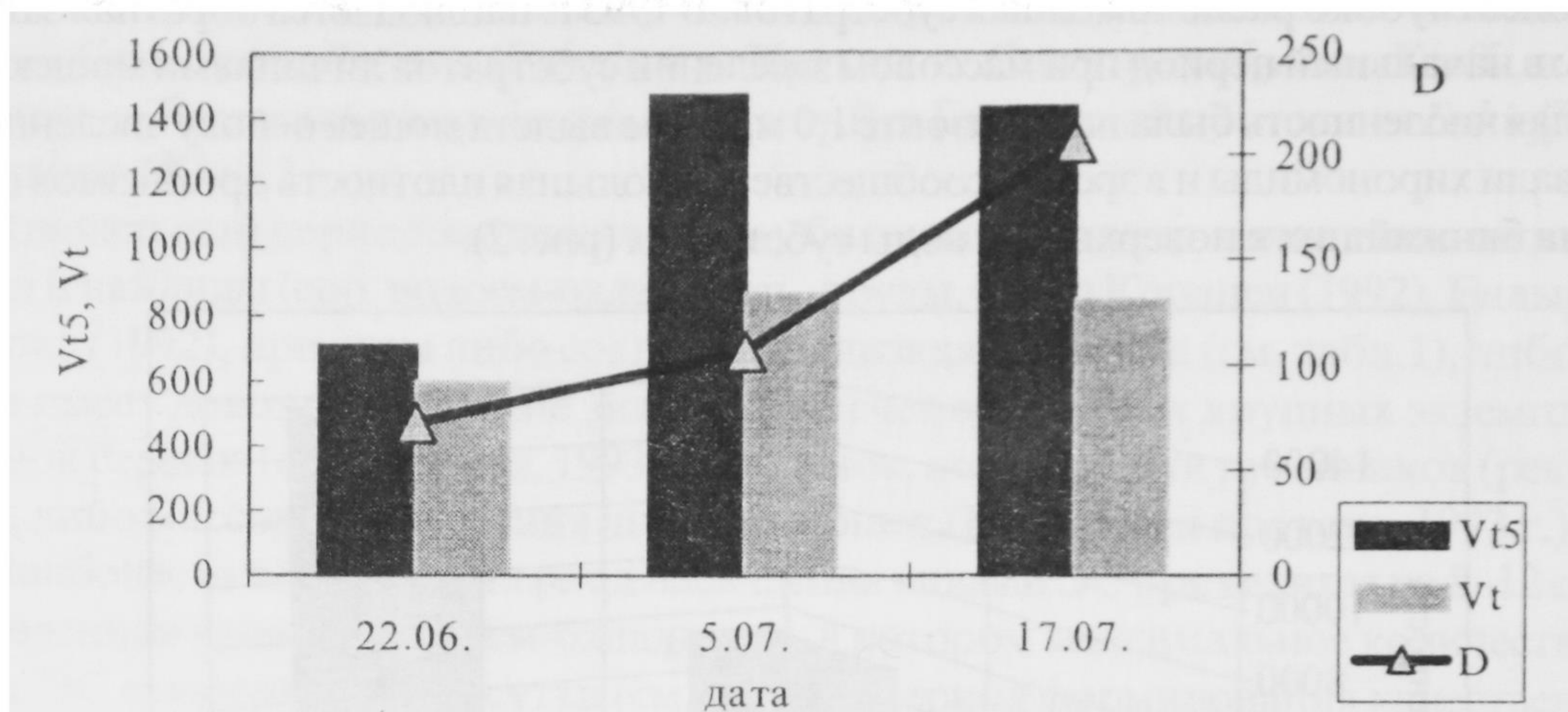


Рис. 3. Изменение численности (экз./м²) зооперифитона р. Иртыш (а — 5-суточная экспозиция, б — 24-суточная экспозиция)

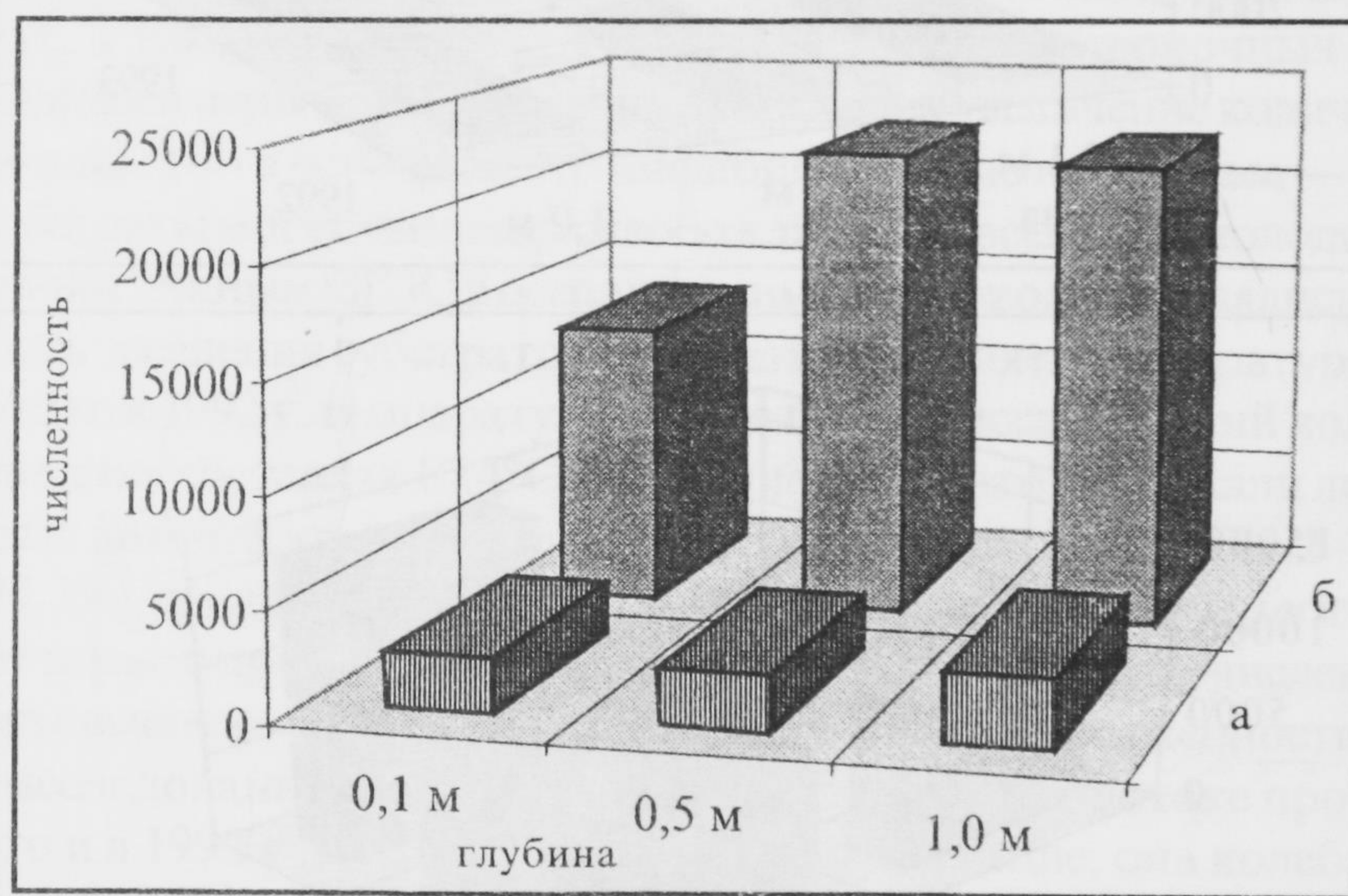


Рис.4. Изменение интенсивности колонизации ЭС, плотности дрейфа и температуры воды (Vt5 - интенсивность колонизации ЭС с 5-суточной экспозицией, экз/м² · сутки; Vt — интенсивность заселения постоянных ЭС, экз/м² · сутки; D — плотность дрейфа, тыс.экз./м² · сутки; T — температура воды).

В пруду Абалакского рыбозавода наибольшая скорость обрастания также наблюдалась в начальный период [13], в дальнейшем интенсивность обрастания резко падала и на 24 сутки достигала 24 экз./м² · сут., а на 30-е — всего 14. Минимальные значения интенсивности обрастания в начальный период отмечены для водоема-охладителя и сора.

Расчет относительной скорости оборота видов ($T_{rel.}$) по формуле, предложенной Thomas Schoener [14]: $(T_{rel.} = (I_{abs} + E_{abs}) \cdot 100 / t \cdot (S_1 + S_2))$, где S_1 и S_2 — число видов в начале и конце интервала между двумя обследованиями, I_{abs} — число видов, присутствующих в конце интервала, но отсутствующих в начале, E_{abs} — число видов, присутствующих в начале интервала, но отсутствующих в конце его, t — продолжительность интервала), показал, что максимальное изменение видового состава наблюдается, в основном, в начальный период заселения ЭС и значительно снижается при сформировавшемся сообществе (табл. 2).

Таблица 2

Скорость оборота видов (%) на ЭС в разнотипных водоемах

Водоем	Период наибольшей $T_{rel.}$ значения $T_{rel.}$	Период стабилизации $T_{rel.}$ значения $T_{rel.}$
Река Иртыш	<u>2-8 сутки</u> 8-10%	<u>более 8 суток</u> 3-5%
Ендырская протока	<u>5-9 сутки</u> 7%	<u>более 9 суток</u> 2-4%
Пруды	<u>2-8 сутки</u> 21%	<u>более 8 суток</u> 3-7%
Водоем-охладитель	<u>4-18 сутки</u> 5-8%	<u>более 18 суток</u> 3%
Озеро Копанец	<u>5-10 сутки</u> 4 %	<u>более 10 суток</u> 2%
Сор	<u>5-10 сутки</u> 9%	<u>более 10 суток</u> 3%

Наибольшая скорость оборота видов в начальный период наблюдается в прудах, и там она остается самой высокой и в период стабилизации качественных и количественных характеристик. Наиболее низкая $T_{rel.}$ отмечена в северном озере Копанец, самый длинный период формирования сообщества перифитона — до 18 суток, в водоеме-охладителе Сургутской ГРЭС.

Максимальная скорость оборота видов ($T_{rel.}$) соответствует этапу завершения формирования качественного состава и снижения интенсивной колонизации субстратов. Второй этап приводит к образованию достаточно устойчивого сообщества, в котором наибольшее значение приобретают конкурентные взаимоотношения, складывающиеся для данных водоемов и вегетационного периода после 20-х суток экспозиции. В этих зооценозах доминируют по численности, естественно, беспозвоночные небольших размеров (наидиды и личинки хирономид), что видно из таблицы 3; в большинстве случаев основу биомассы создают виды, не играющие большой роли в начальный период. На ЭС с длительным периодом экспозиции наиболее сходны с пионерными сообществами зооценозы временных водоемов — прудов и сора. Они имеют невысокие показатели качественного и количественного развития, высокую выравненность, у них не наблюдается смены доминирующего комплекса, сформировавшегося в начальный период.

Таблица 3

Средние показатели сообществ зооперифитона ЭС в разнотипных водоемах (24-28 сутки)

Водоемы	Количество таксонов	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Индекс Шеннона, бит/экз.	Доминирующие группы N/B
Р. Иртыш (1989 г)	28	19241	14,68	2,65	<u>Хирономиды</u> ручейники
Ендырская протока (1992 г.)	26	8198	4,86	3,00	<u>Хирономиды</u> мошки
Ендырская протока (1993 г.)	22	9520	3,04	2,94	<u>Хирономиды</u> ручейники
Оз. Копанец (1992 г.)	15	10478	1,38	1,82	Нематоды, <u>наидиды</u> Хирономиды, гастроподы
Оз. Копанец (1993 г.)	20	13018	1,65	2,92	<u>Хирономиды</u> хирономиды
Водоем-охладитель СурГЭС	12	23643	2,12	1,76	Наидиды, <u>хирономиды</u> ручейники
Пруды	5	578	1,32	2,03	<u>Хирономиды</u> хирономиды
Сор	15	3784	1,11	2,80	<u>Хирономиды</u> хирономиды

Примечание: N — численность, B — биомасса.

Интенсивность заселения субстратов, безусловно, зависит от типа водоема, температуры воды, скорости течения, обилия в воде организмов, способных поселяться на субстратах, а также количества пищи для перифитонных беспозвоночных. Заселение субстратов — сложный процесс, зависящий от множества факторов, и можно согласиться с тезисом, что *«любой нелинейный процесс приводит к ветвлению, к развилке на пути, в которой система может выбрать ту или иную ветвь. Мы имеем дело с выбором решений, последствия которых предсказать невозможно...»* [15, с.15].

Невозможно предсказать абсолютно точно характеристики сообществ, которые будут формироваться в тех или иных условиях, однако общие закономерности вполне могут быть определены. С наибольшей скоростью заселение проходило на реке, протоке и в пруду. В лотических условиях отмечено также максимальное развитие зооперифитона — видового богатства, разнообразия, плотности, биомассы. Переход от ювенильного к зрелому сообществу наступает раньше в лотических водоемах, для них характерны и наиболее высокие показатели видового богатства и разнообразия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ивлев В. С. К изучению обрастаний Поликарповского пруда // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. 1930. Т. 6. Вып. 5. С. 70–85.
2. Дуплаков С. Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. лимнол. станции в Косине. 1933. Вып. 16. С. 3–160.
3. Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 305 с.
4. Шарапова Т. А. Зооперифитон водоемов Западной Сибири (состав и структура сообществ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1998. 19 с.
5. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 171–172.
6. Богатов В. В. Классификация дрефта речного бентоса // Гидробиол. журн., 1988. Т. 24. № 1. С. 29–33.
7. Шарапова Т. А. Зообентос и зооперифитон р. Иртыш // Гидробиол. журн., 1998. № 4. С. 32–43.
8. Громов В. В. Гидрофауна затопленной древесины Сылвенского залива Камского водохранилища // Зоол. журн. 1961. Вып. 3. С. 309–316.
9. Лебедева Г. Д., Дмитриева А. Г., Кривенко М. С. Обрастание в Бисеровом озере // Тез. докл. IV съезд ВГБО. Ч. 1. Киев, 1981. С. 127–128.
10. Markošová R. Development of the periphytic community on artificial substrates in fish ponds // Int. Rev. gesant. Hydrobiol. 1979. 64. № 6. 811–825.
11. Boothroyd I. K. G., Dickie B. N. Macroinvertebrate colonisation of perspex artificial substrates for use in biomonitoring studies // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1989. 23. № 4. С. 467–478.
12. Шарапова Т. А. Зооперифитон водоемов Ендырской протоки // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 4. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2003. С. 89–96.
13. Шарапова Т. А., Абдуллина Г. Х. Гидробиологический режим прудов Абалакского рыбопроизводного завода // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 3. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2002. С. 133–142.
14. Schoener Thomas W. Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of data // Oikos. 1983. 41. № 3. 372–377.
15. Пайтген Х.-О., Рихтер П. Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. М.: Мир, 1993. 176 с.