

**НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ И
БИОМАССЫ ЭПИЛИТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РЕКИ КЕДРОВАЯ**

Л.А. Медведева

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Первоосновой жизненных явлений в водоемах служит фотосинтетическая деятельность автотрофных организмов. В экосистемах лососевых рек первичная автохтонная продукция создается эпилитонными водорослями. Для определения потока энергии, проходящего через все трофические уровни биоты реки, необходимо количественно оценить роль автотрофов и влияние на них факторов среды.

Обзор литературы

В основных обзорах экологии бентосных пресноводных водорослей (Blum, 1956; Hynes, 1970; Witton, 1975; Lock, 1981; Algal ecology..., 1996) в разной степени обсуждались вопросы распределения водорослей и их биомассы в зависимости от факторов окружающей среды, таких как тип субстрата, температура, свет, частота паводков, наличие биогенов, выедание беспозвоночными. Имеется много работ, посвященных изучению биомассы и содержанию пигментных показателей водорослей перифитона водотоков США, Канады, Новой Зеландии. Некоторые авторы делали попытки суммировать данные о биомассе перифитонных водорослей из ряда предшествующих исследований (Hornet et al., 1983; Bott et al., 1985; Biggs, Price, 1987). Однако оказалось очень трудно определить типичные значения биомассы для водотоков. Игруют роль и различия в типе водотоков, и разность в способе отбора проб и методах анализа, а также короткая продолжительность исследований. Очень часто исследования по изучению биомассы водорослей проводятся на искусственных субстратах и (или) в лабораторных условиях, а полученные таким способом данные чаще всего не отражают процессы, идущие в естественных сообществах (Biggs, 1988a). Кроме того, хотя практически во всех руководствах отмечается, что наиболее точным методом подсчета биомассы является счетный, однако из-за его трудоемкости чаще всего исследователи определяют биомассу по хлорофиллу а, так как этот метод более доступен для технически оснащенных лабораторий.

В России и странах СНГ изучению водорослей обрастаний пресных водоемов (перифитон, эпилитон, эпифитон и др.) посвящено довольно большое количество работ, однако чаще всего авторы описывают сукцессию видового состава, лишь в немногих из них имеются данные по биомассе и еще реже — по численности водорослей (Качаева, 1972; Левадная, Чайковская, 1977; Рычкова, 1978; Девяткин, 1979; Левадная, 1986; Игнатова, Помазкина, 1988).

Наша работа является частью нового подхода к исследованию речной системы, разрабатываемого группой коллег под руководством к.б.н. Т.М. Тиуновой (Тиунова и др., 1996; Tiunova et al., 1998). Сочетание количественного анализа сообществ бентосных организмов с методом картирования впервые позволило составить карты микрораспределения водных животных и водорослей на исследуемом участке, получить количественные данные о пространственных и временных изменениях структуры многовидового сообщества лососевой реки. Измерение биомассы эпилинтонных водорослей двумя способами: счетно-объемным и фитопигментным позволит провести корреляцию между этими методами. Для водотоков России такая работа проводится впервые.

Материал и методика

Сбор материала проводился в 1993—1994 гг. в составе гидробиологической группы на экспериментальном участке р. Кедровая, расположенном в 500 м выше усадьбы заповедника «Кедровая падь». В качестве структурного элемента речной системы был взят участок «плес-перекат». Длина его составляла 60 м, ширина в самом узком месте, на выходе переката — 6 м, в самой широкой части плеса — 15 м. В центре участка вдоль течения реки от I до XXIX линии была жестко установлена основная нулевая линия, вправо и влево от которой были протянуты веревки, размеченные на расстоянии 1 м.

Отбор проб зообентоса и эпилинтон производился в среднем с периодичностью 2 раза в месяц. Каждый раз перед отбором проб производились описание участка, измерение глубины, температуры, направления и скорости течения воды в каждой точке пересечения сетки, рисовалась карта участка. Пробы зообентоса брались с помощью бентометров конструкции В.Я. Леванидова. Из камней, взятых бентометром, один использовался для взятия эпилинтонных водорослей. Водоросли счищались щеткой в определенный объем воды. Для оценки количества водорослей на 1 м² определяли площадь камней по их проекции на крафтовой бумаге. Численность и биомассу водорослей оценивали двумя способами: счетно-объемным и фитопигментным, поэтому проба делилась на две части. Одна часть использовалась для подсчета численности водорослей с помощью счетной камеры. Биомасса водорослей вычислялась на основании средних объемов клеток. При микроскопировании материала одновременно с выявлением видового состава водорослей и в результате использования переводных коэффициентов и пересчета данных были вычислены численность каждого вида водорослей в миллионах клеток на 1 м² (млн кл/ м²) и чистая его биомасса в граммах на 1 м² (г/м²). Вторая часть пробы фильтровалась на стекловолокнистые фильтры марки Whatman GF/C. Пигменты анализировались стандартным спектрофотометрическим методом. В результате серийных отборов (21 серия) параллельно с пробами зообентоса было собрано 602 пробы водорослей. К настоящему моменту обработано 248 проб из 9 серий (апрель–сентябрь 1993 г.).

Таблица 1

Средние гидрологические показатели экспериментального участка

Показатель	Средние значения	
	Перекат	Плес
Глубина, см	10,2—30,0	12,0—37,5
Скорость течения, м/с	0,33—1,02	0,13—0,56
Площадь камней, см ²	60,4—116,6	37,8—88,5
Температура, °С	6,7—14,0	11,2—14,0

Общая характеристика р. Кедровая имеется в нескольких работах (Леванидова, 1982; Тиунова, 1993). Выбранный экспериментальный участок является типичным для ритрали горных и предгорных рек Приморья. Грунт на участке состоит из камней и гальки различного размера, наиболее крупные валуны расположены в зоне переката. В районе XX линии расположен огромный валун, за которым находится большая яма глубиной до

1 м. Средние гидрологические показатели экспериментального участка отражены в таблице 1. Скорости течения на перекате вдвое превышают таковые на плесе. Глубины плеса и переката почти одинаковы. В нижней правой перекатной части участка имеются выходы родниковых вод, в значительной степени снижающие средние показатели температуры на перекате по сравнению с плесом. Опавшие листья иногда образуют многослойные скопления в затишных местах у берега и за камнями. Затененность участка пологом леса практически не выражена. Колебания уровня воды в реке в изучаемый период отображены на рис. 1.

Результаты и обсуждение

Эпилитон выделяют как одну из группировок водорослей обрастаний, а именно растущих на твердом, относительно инертном субстрате, таком как гравий, галька, булыжники, валуны, которые по своим размерам больше, чем населяющие их водоросли (Hynes, 1970; Algal ecology..., 1996). В условиях быстро текущих холодноводных горных и предгорных рек Дальнего Востока в этой группе преобладают диатомовые водоросли из класса Pennatorhuseae. Все эти водоросли имеют морфологические приспособления к обитанию в потоке воды. На обследованном участке р. Кедровая видовой состав водорослей как на плесе, так и на перекате был практически одинаков. Наиболее разнообразными и многочисленными были реофильные диатомовые водоросли. В качестве доминантов выделены *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Bréb., *G. angustatum* (Kütz.) Rabh., *Cymbella minuta* Hilse ex Rabh., *C. silesiaca* Bleisch, *C. turgidula* Grun., *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr., *Cocconeis placentula* Ehr., *Achnanthes minutissima* Kütz. Зачастую высокие значения численности определялись развитием синезеленой водоросли *Homoeothrix simplex* Woronich. Из других отделов заметную роль играли *Hydrurus foetidus* Kirchn. из золотистых и *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr.) Kütz. из зеленых водорослей.

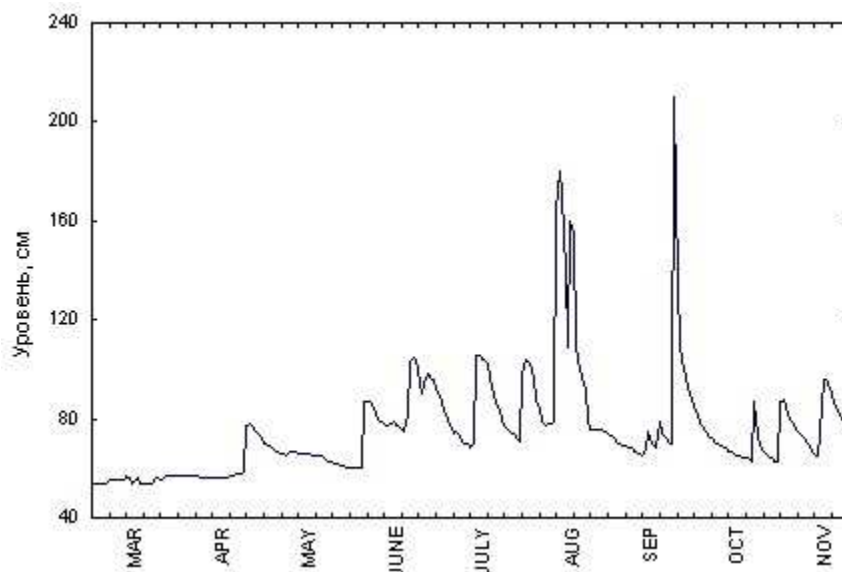


Рис. 1. Колебания уровня воды р. Кедровая в 1993 г. (данные метеопоста)

Биомасса эпилитонных водорослей (как, впрочем, и любая другая) представляет собой результат взаимодействия одновременно идущих процессов аккумуляции или прироста массы организмов и ее постоянного разрушения за счет сноса потоком воды, выедания беспозвоночными животными и естественного отмирания.

Таблица 2

Численность водорослей на экспериментальном участке, млн клеток/м²

Серия	Пережат	Плес
24 апреля	691-4611 (2452)	1838-8854 (4239)
9 мая	1118-415899 (40437)	1009-465605 (74533)
24 мая	10750-1762000 (536397)	50800-2213000 (686951)
10 июня	179300-6719000 (1258998)	411375-3841040 (1685745)
28 июня	24455-840508 (297317)	67329-584474 (236438)
18 июля	60229-495984 (265307)	65592-625690 (314470)
3 августа	15662-7374 (193570)	540831-488613 (267488)
23 августа	82060-634494 (284564)	120132-821370 (349079)
9 сентября	61504-698255 (350849)	37847-1105200 (414063)

Считается, что в незатененных водотоках паводковый режим возможно является основным фактором, определяющим развитие бентосных водорослей (Algal ecology..., 1996). Частота и интенсивность наводнений оказывают влияние и на другие факторы, важные для колонизации водорослей и их роста: видовой состав, концентрацию биогенов, прозрачность воды, скорость потока воды, размеры и устойчивость субстрата, плотность беспозвоночных насекомых. Даже при наличии других потенциально положительных внешних факторов частые паводки могут ограничивать нарастание биомассы и удерживать ее на постоянном относительно невысоком уровне. Кроме паводков причиной низких биомасс могут быть нестабильность руслового субстрата и минимальное содержание биогенов (Lyford, Gregory, 1975; Suren, 1992; Biggs, 1995).

Таблица 3

Биомасса водорослей на экспериментальном участке, г/м²

Серия	Пережат	Плес
24 апреля	0,1—1,2 (0,6)	0,5—5,4 (2,0)
9 мая	0,1—7,0 (2,2)	0,3—17,0 (5,6)
24 мая	0,2—14,8 (5,0)	1,7—80,7 (16,4)
10 июня	4,3—55,1 (12,7)	12,8—92,1 (45,3)
28 июня	3,6—474,3 (59,7)	18,2—308,7 (83,6)
18 июля	1,6—165,4 (38,7)	11,2—238,7 (89,5)
3 августа	2,2—92,8 (15,8)	2,9—32,6 (13,3)
23 августа	1,7—22,0 (8,1)	3,3—44,3 (12,3)
9 сентября	1,8—20,5 (10,6)	2,5—28,8 (14,2)

Предполагается, что между ямами, плесами и пережатами могут быть различия в биомассе и видовом составе водорослей как результат разницы в скоростях течения воды, снабжении биогенами и типе субстрата. Многие исследователи рассматривали сезонные изменения в составе перифитона в водотоках. По нашим наблюдениям, видовой состав водорослей с апреля по сентябрь не менялся, хотя в отдельные периоды тот или другой вид выходил на уровень доминантов.

Колебания численности и биомассы эпиитонных водорослей, наблюдаемые нами в изучаемый период, можно рассматривать по меньшей мере в двух аспектах: пространственном (от пережата к плесу) и временном (от апреля к сентябрю), однако отделить их один от другого практически невозможно.

Данные о минимальных, максимальных и средних значениях численности и биомассе эпиитонных водорослей на экспериментальном участке с 24 апреля по 9 сентября приведены в таблицах 2 и 3.

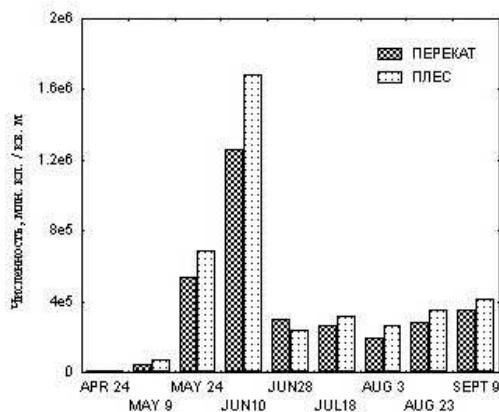


Рис. 2. Средние значения численности водорослей по сериям

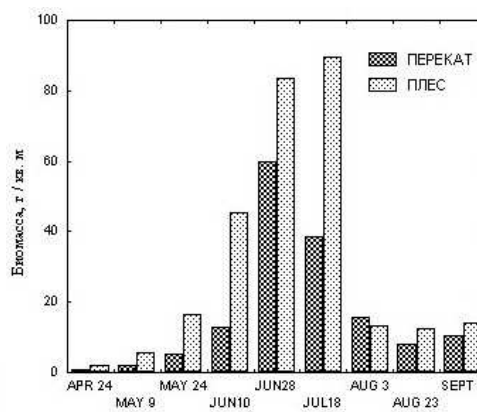


Рис. 3. Средние значения биомассы водорослей по сериям

Некоторые авторы отмечали, что в водотоках с низким содержанием биогенов наиболее высокая биомасса бентосных водорослей (с доминирующими диатомеями) отмечена на высокоскоростных перекатах (Scarsbrook, Townsend, 1993). Однако, по нашим данным, все показатели (минимальные, максимальные и средние значения численности и биомассы водорослей) в целом на плесе выше, чем на перекате (табл. 2 и 3; рис. 2 и 3). Сообщества водорослей в этих местообитаниях меньше нарушаются паводковыми водами, чем водоросли на перекатах. После подъема воды сообщества водорослей на плесе, по-видимому, восстанавливаются быстрее, чем на перекате, так как на таких участках быстрее снижается скорость течения. В целом бентосные водоросли предпочитают средние скорости течения от 0,1 до 0,5 м/с.

На протяжении всего участка и численность, и биомасса водорослей характеризуются сильными перепадами значений, особенно в летнее время. Пятнистость распределения водорослей зависит от многих факторов, которые можно назвать микрогидрологическими: размер камня, его положение относительно потока воды, скорость течения, устойчивость субстрата, а также освещенность.

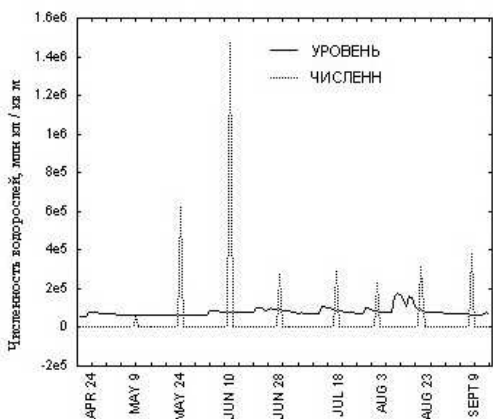


Рис. 4. Колебание численности водорослей в зависимости от уровня воды

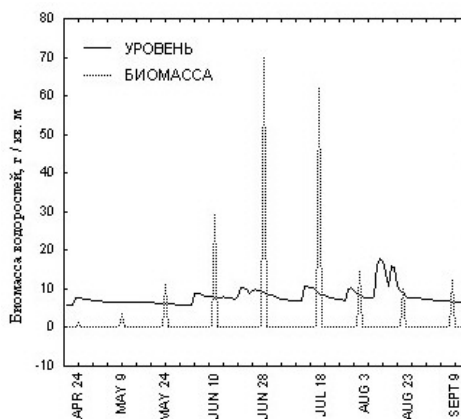


Рис. 5. Колебание биомассы водорослей в зависимости от уровня воды

Наиболее заметны изменения численности и биомассы водорослей в зависимости от колебаний уровня воды в течение года. В апреле отмечены минимальные значения численности и биомассы водорослей: 2452–4239 млн кл./м² и 0,6–2,0 г/м² соответственно для переката и плеса (табл. 2 и 3). Далее средние значения численности и биомассы водорослей

стабильны и в значительной степени увеличиваются. Максимум численности наблюдается в первой половине июня (до 1258998 млн кл./м² на перекате и 1685745 млн кл./м² на плесе). Пик численности объясняется тем, что в этот период в обрастаниях большую роль играли скопления синезеленой водоросли *Homoeothrix simplex*. Этот вид представляет собой небольшие кустики, в основании которых развивается хроококковая масса. Диаметр нити *Homoeothrix* около 1,5 мкм. Таким образом, давая огромные показатели численности, из-за своей незначительной массы этот вид не играет большой роли в сложении общей биомассы. Далее от конца июня к сентябрю пиков численности не наблюдается, и средние значения колеблются до 414063 млн кл./м². Пики биомассы водорослей наблюдались в конце июня и середине июля (59,7 и 38,7 г/м² для переката и 83,6 и 89,5 г/м² для плеса), как отмечалось выше, не совпадая с пиком численности. По-видимому, высокие значения биомассы в эти периоды можно объяснить массовым развитием крупноклеточных форм диатомовых водорослей *Cymbella silesiaca*, *C. turgidula* (средние объемы одной клетки 800 и 1920 мкм³), дающих даже при небольших значениях численности значительные показатели биомассы. В августе и сентябре значения биомассы водорослей после прошедших паводков резко упали и колебались незначительно – в пределах 12,3–14,2 г/м².

В водотоках, подверженных влиянию сезонных осадков, циклы нарастания и уменьшения биомассы чередуются в зависимости от частоты паводков. Продолжительные периоды стабильности уровня воды между паводками (4–10 нед.) способствуют накоплению биомассы (Biggs, 1988b; Uehlinger, 1991; Lohman et al., 1992). Однако не каждое наводнение приводит к тотальному уменьшению биомассы. На обследованном участке реки невысокие подъемы воды (середина апреля, вторая половина июня, середина и конец июля) от 80 до 105 см не оказывают угнетающего влияния на численность и биомассу водорослей, что подтверждается пиками численности и биомассы в летнее время (рис. 4 и 5). Катастрофические августовские паводки с подъемом воды до 180 см, длившиеся с 9 по 21 августа, привели к практически полному смыву водорослей. После такого мощного стрессового паводка резко упавшие показатели численности и биомассы водорослей медленно восстанавливались. Нужно отметить, что, по-видимому, сначала идет увеличение численности мелкоклеточных форм, являющихся первыми поселенцами на очищенных паводком камнях, а затем появляются более крупные диатомеи и идет нарастание биомассы. Интересно будет проследить влияние кратковременного, но не менее катастрофического сентябрьского паводка: уровень воды поднимался до 210 см.

Выводы

Впервые для лососевой реки Дальнего Востока получены количественные данные о численности и биомассе эпилинтонных водорослей. Видовой состав водорослей как на плесе, так и на перекате был практически одинаков. Численность и биомасса водорослей плеса постоянно превышают соответствующие значения на перекате.

Регулирующее влияние на развитие эпилинтонных водорослей р. Кедровая оказывает гидрологический режим. При частых паводках в водотоке наблюдается низкий уровень развития водорослей, а их максимум устанавливается в период меженных расходов.

Сложное множество взаимосвязанных абиотических и биотических факторов обуславливает динамику развития сообществ эпилинтонных водорослей в водотоках, определяя как пространственные, так и временные их изменения.

Литература

- Девяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. 1979. Вып. 42 (45). С. 78–108.
- Игнатова Н.В., Помазкина Г.В. Биоценозы диатомовых водорослей и их роль в формировании поверхностного слоя донных отложений в южном Байкале // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. 3 Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 5–10 сентября 1988. Ч. 2. Иркутск, 1988. С. 96.

- Качаева М.И. Количественный учет биомассы обрастаний водорослей р. Ингоды // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей. Чита: Изд-во Забайкал. отд. Всесоюз. Ботан. о-ва АН СССР, 1972. Вып. 4. С. 22–25.
- Левадная Г.Д., Чайковская Т.С. Водорослевая растительность Енисея и ее продукция // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Листвничное на Байкале: 1977. С. 96–99.
- Левадная Г.Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986. 286 с.
- Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 214 с.
- Рычкова М.А. Водоросли обрастаний озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг. Л.: Наука, 1978. С. 28–35.
- Тиунова Т.М. Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. Владивосток: Дальнаука. 1993. 194 с.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Медведева Л.А., Кочарина С.Л. Новый методологический подход к изучению многовидовых сообществ бентосных организмов малой лососевой реки Дальнего Востока // VII съезд Гидробиол. о-ва РАН (Казань, 14–20 октября 1996 г.): Материалы съезда. Т. 1. Казань: Полиграф, 1996. С. 81–84.
- Algal ecology: freshwater benthic ecosystems / Eds R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, R.L. Lowe. San Diego; New York; Boston; London; Sydney; Tokyo; Toronto: Academic Press: 1996. 753 p.
- Biggs B.J.F., Price G.M. A survey of filamentous algal proliferations in New Zealand rivers // New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 1987. № 21. P. 175–191.
- Biggs B.J.F. Algal proliferations in New Zealand's shallow stony foothills-fed rivers: Toward a predictive model // Verh.-Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 1988a. V. 23. P. 1405–1411.
- Biggs B.J.F. Artificial substrate exposure times for periphyton biomass estimates in rivers // New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 1988b. № 22. P. 189–199.
- Biggs B.J.F. The contribution of disturbance, catchment geology and land use to the habitat template of periphyton in stream ecosystems // Freshwater Biol. 1995. V. 33. P. 419–438.
- Blum J.L. The ecology of river algae // Bot. Rev. 1956. V. 2. P. 291–341.
- Bott T.L., Brock J.T., Dunn C.S., Naiman R.J., Ovink R.W., Petersen R.C. Benthic community metabolism in four temperate stream systems: An inter-volume comparison and evaluation of the river continuum concept // Hydrobiologia. 1985. № 123. P. 3–45.
- Horner R.R., Welch E.B., Veenstra R.B. Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity // Periphyton of Freshwater Ecosystems / Ed. R.C. Wetzel. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1983. P. 121–134.
- Hynes H.B. The ecology of running waters. Toronto: University of Toronto Press, 1970. 555 p.
- Lock M.A. River epilithon – a light and organic energy transducer // Perspectives in running water ecology / Eds M.A. Lock, D.D. Williams. New York and London. 1981. P. 3–40.
- Lohman K., Jones J.R., Perkins B.D. Effects of nutrient enrichment and flood frequency on periphyton biomass in northern Ozark streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 1198–1205.
- Lyford J.H., Gregory S.V. The dynamics and structure of periphyton communities in three Cascade Mountain streams // Verh.-Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 1975. V. 18. P. 1610–1616.
- Scarsbrook M.R., Townsend C.R. Stream community structure in relation to spatial and temporal variation: A habitat template study of two contrasting New Zealand streams // Freshwater Biol. 1993. V. 29. P. 395–410.
- Suren A.M. Enhancement of invertebrate food resources by bryophytes in New Zealand alpine headwater streams // New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 1992. № 26. P. 229–239.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Медведева Л.А., Кочарина С.Л. Long-term research of the small salmon rivers of the Far East of Russia // Long-term ecological research in the East Asia-Pacific region: biodiversity and conservation of terrestrial and freshwater ecosystems. Tsukuba, Japan, 1998. P. 39–46.
- Uehlinger U. Spatial and temporal variability of the periphyton biomass in a prealpine river (Necker, Switzerland) // Arch. Hydrobiol. 1991. № 123. P. 219–237.
- Witton B.A. Algae // River ecology / Ed. B.A. Witton. University of California Press: Berkeley and Los Angeles. 1975. P. 81–105.