

ИГОРЬ АЛЕКСАНДРОВИЧ БАРЫШЕВ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Карельский научный центр РАН
baryshev@bio.krc.karelia.ru

ВЯЧЕСЛАВ ИВАНОВИЧ КУХАРЕВ

кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе Института водных проблем Севера, Карельский научный центр РАН
kuharev@nwpi.krc.karelia.ru

ВЛИЯНИЕ ПРОТОЧНОГО ОЗЕРА НА СТРУКТУРУ ЗООБЕНТОСА В РЕКЕ С БЫСТРЫМ ТЕЧЕНИЕМ

(на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера)

Ниже проточного озера формируются сообщества речного зообентоса с большой биомассой и высокой долей организмов-фильтраторов, характерные для потамали. По мере удаления от озера происходит закономерная смена структуры зообентоса – снижается биомасса, возрастает доля собирателей и соскребателей, что характерно для сообществ ритрали.

Ключевые слова: зообентос, проточное озеро, донные сообщества, биомасса

ВВЕДЕНИЕ

На территории Фенноскандии водоемы и водотоки образуют протяженные озерно-речные системы с чередованием участков со стоячей и текущей водой. Экосистему внутренних вод (гидробиом) при исследовании традиционно разделяют на речные (реобиом) и озерные (лимнобиом) экосистемы. Это деление вполне оправданно, однако на практике оно приводит к тому, что работы часто проводятся либо только на озерах, либо только на реках. Такая разобщенность исследований вызывает определенные сложности при создании единой концепции функционирования гидробиома.

Известно, что лимнический планктон может в массе поступать в реки, вытекающие из озер [3], [18]. Эта ценная в кормовом отношении органика потребляется организмами бентоса (перифитона), и на подобных участках формируются особые сообщества с большой биомассой и преобладанием фильтрующих форм [13], [17], [19]. Вместе с тем для понимания роли вносимого из озера вещества в функционировании речных экосистем необходимо определить, какое влияние оказывает проточное озеро на процессы континуального изменения речных донных сообществ от истока реки к устью, что явилось целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование зообентоса проводили на р. Лижма (бассейн Онежского озера) в период летней межени (конец июля – начало августа) с 1998 по 2007 год по отработанной методике [4]. Кроме этого использованы данные В. В. Хренникова за 1978–1991 годы (лаборатория экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН). Всего задействованы результаты © Барышев И. А., Кухарев В. И., 2011

обработки 49 проб с 9 станций: контрольные участки (ст. 8, 9), участки в истоке из озера и ниже по течению (ст. 1–7) (рис. 1). Летняя межень выбрана для исследования как время наиболее стабильного водного режима.

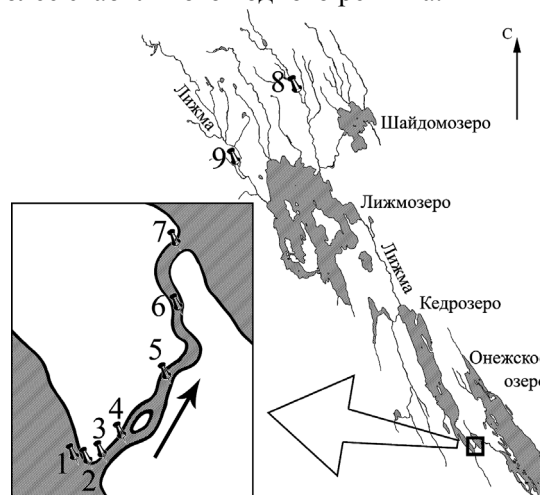


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб (1–9)

Бассейн р. Лижма отличается высоким коэффициентом озерности – 14,8 %. Озеро Кедрозеро, в истоке которого расположен исследуемый участок, имеет площадь 25,7 км², показатель условного водообмена составляет 1,2 [2], [12]. Характеристики станций приведены в табл. 1.

Известно, что для бентосных организмов наиболее характерно отрицательное биномиальное или логнормальное распределение численности и биомассы [1], [15], поэтому использовались непараметрические методы оценки. Средние приведены с указанием максимального и минимального значений, расчет U-критерия Манна – Уитни и кластерный анализ проведены в пакете Statistica 8.

Таблица 1
Характеристика станций отбора проб

Параметр	Станция							
	1	2	3	4	5	6	7	8, 9
Расстояние от озера, м	0	25	66	103	270	556	732	–
Время «добегания» воды от озера, с	0	95	153	189	410	728	890	–
Скорость течения, м/с	0,05	0,15	0,70	0,45	0,55	0,60	0,55	0,50
Грунт, %	валун	10	10	10	0	0	0	80
	галька	80	80	80	70	70	60	15
	песок	10	10	10	30	30	40	5

Индексы биологического разнообразия рассчитаны по опубликованным формулам [6]. Определение организмов зообентоса проводили по определителю пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий [8], [9], [10] и определителю пресноводных беспозвоночных европейской части СССР [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе зообентоса выявлено 38 видов и форм надвидового ранга, принадлежащих к 14 таксономическим группам беспозвоночных: Hydrozoa, Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Bivalvia (*Pisidium* sp., *Sphaerium* sp.), Gastropoda (*Ancylus fluviatilis* Müller, *Planorbis* sp., *Limnea* sp., *Physa fontinalis* L., *Armiger* sp., *Anisus* sp.), Crustacea (*Asellus aquaticus* L., Ostracoda), Heteroptera (*Aphelocheirus aestivalis* F.), Ephemeroptera (*Baetis tracheatus* Keffermüller & Machel, *Baetis rhodani* Pictet, *Baetis fuscatus* L., *B. (Nigrobaetis) digitatus* Bengtsson, *Centroptilum luteolum* Müller, *Serratella ignita* (Poda 1761), *Paraleptophlebia submarginata* Stephens, *Heptagenia sulphurea* Müller), Plecoptera (*Leuctra fusca* L., *Isoperla difformis* Klapálek, *Isogenus nubecula* Newman), Megaloptera (*Sialis* sp.), Trichoptera (*Hydropsyche pellucidula* Curtis, *Hydropsyche siltalai* Döhler, *Cheumatopsyche lepida* Pictet, *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, *Neureclipsis bimaculata* L., *Polycentropus flavomaculatus* Pictet, *Limnephilus* sp., *Ceraclaea nigronevosa* Retzius, *Stenophylax* sp., *Wormaldia subnigra* McLachlan), Simuliidae (*Wilhelmia equina* L., *Odagmia (Simulia) ornata* Meigen), Coleoptera (*Limnius* sp., *Oulimnius* sp.), Odonata (*Cordulia aeneatufosa* Förster), Diptera (Ceratopogonidae, Chironomidae).

Для выявления количества и состава бентоса в отсутствие влияния озера нами были обследованы пороги в верхнем течении (ст. 8, 9). Данные участки реки отличаются отсутствием озер на территории водосбора. Численность и биомасса зообентоса здесь относительно невелики (табл. 2).

На начальном этапе перехода озеро – река, в литоральной зоне озера (ст. 1) и при небольшом (до 0,05 м/с) течении (ст. 2) численность организмов в бентосе сопоставима с таковой в реке выше озера, однако биомасса в два раза больше за счет личинок ручейников (U-критерий Манна –

Уитни, $p < 0,05$). Резкое увеличение обилия донных сообществ отмечено при существенном возрастании скорости течения – максимальных значений биомасса бентоса достигает на первых порогах ниже озера (ст. 3 и 4). Как численность, так и биомасса зообентоса на этом участке достоверно выше, чем на прочих ($p < 0,05$). На ниже лежащих станциях происходит постепенное снижение биомассы зооценоза. На расстоянии 550–700 м от истока (ст. 6, 7) биомасса бентоса сопоставима с таковой на контрольных участках (ст. 8, 9), достоверных различий не выявлено.

Таблица 2
Количественные характеристики зообентоса (приведены средние, максимальные и минимальные значения)

Станция	Расположение	Численность, экз./м²	Биомасса, г/м²
1, 2	Озеро и начало перехода в реку	14506 (525–52075)*	9795 (3572–16072)
3, 4	Первый порог ниже озера	52633 (7100–205450)*	66036 (29996–134312)
5	Ниже первого порога	14918 (3875–37650)	28280 (13096–55317)
6, 7	На удалении от озера	5886 (975–18200)	8900 (3985–16970)
8, 9	Верховье, без озер на территории водосбора	2242 (1071–3100)	2372 (960–3920)

* Большой разброс значений вызван локальными скоплениями мелких представителей Hydrozoa.

Для выявления динамики структуры донных сообществ по мере удаления от озера выделены преобладающие виды с указанием их спектра и способа питания [5], [14], [16] (табл. 3). В составе бентоса контрольных участков, не подверженных влиянию озер (ст. 8, 9), преобладают собиратели, соскребатели и размельчители. В литоральной зоне озера (ст. 1) доминируют собиратели и соскребатели.

Таблица 3
Спектр и способ питания преобладающих организмов

Станция	Виды	Спектр питания	Способ питания
1	<i>Baetis tracheatus</i> , <i>Leuctra fusca</i> , <i>Limnephilus</i> sp.	Ф, Ф-Д	сс-сб, сб, сс-сб
2	<i>Neureclipsis bimaculata</i> , Hydrozoa	3-С, 3-С	ф, ф
3	<i>Hydropsyche pellucidula</i> , <i>Wilhelmia equina</i>	3-С, С	ф, ф
4	Hydrozoa, <i>Neureclipsis bimaculata</i> , <i>Leuctra fusca</i>	3-С, 3-С, Ф-Д	ф, ф, сб
5	<i>Hydropsyche siltalai</i> , <i>Hydropsyche pellucidula</i> , <i>Baetis rhodani</i> , <i>Ephemerella ignita</i> , <i>Elmis maugetti</i> , <i>Pisidium</i> sp.	3-С, 3-С, Ф, Ф-Д, Д, С	ф, ф, сс-сб, сб, сб, ф
6	<i>Pisidium</i> sp., <i>Baetis rhodani</i> , <i>Oligochaeta</i> , <i>Limnius</i> sp., <i>Wilhelmia equina</i> , <i>Leuctra fusca</i>	С, Д, Д, Д, С, Ф-Д	ф, сс-сб, сб, сб, ф, сб

Окончание табл. 3

7	<i>Pisidium sp.</i> , <i>Planorbis sp.</i> , <i>Anisus sp.</i> , <i>Aphelocheirus</i> <i>aestivalis</i> , <i>Leuctra fusca</i> , <i>Baetis rhodani</i> , <i>Ephemera</i> <i>ignita</i> , <i>Oulimnius sp.</i> , <i>Limnius sp.</i>	С, Ф-Д, Ф-Д, 3, Ф-Д, Ф, Ф-Д, Д, Д	ф, сс-сб, сс-сб, х, сб, сс- сб, сб, сб, сб,
8, 9	<i>Baetis rhodani</i> , <i>Leuctra</i> <i>fusca</i> , <i>Stenophylax sp.</i> , <i>Wormaldia subnigra</i>	Ф, Ф-Д, Д, С *	сс-сб, сб, р, ф

* Примечание. Ф – фитофаг, Ф-Д – фитофаг-детритофаг, Д – детритофаг, С – сестонофаг, 3 – зоофаг, 3-С – зоофаг-сестонофаг; сс – соскребатель, сб – собиратель, сс-сб – соскребатель-собиратель, р – размельчитель, ф – фильтратор, х – хищник.

На участке перехода озера в реку (ст. 2) по мере увеличения скорости течения закономерно возрастает численность организмов-фильтраторов, способных улавливать сносимый планктон. Уже при скорости 0,05 м/с появляются ловчие сети *Neureclipsis bimaculata* как на грунте, так и на макрофитах. Их численность невысока, 10–15 экз./м². Ближе к реке при скорости 0,15 м/с численность *N. bimaculata* увеличивается до 800–850 экз./м², появляются Hydrozoa – до 50 тыс. экз./м². Дальнейшее увеличение скорости потока (до 0,5–0,7 м/с) приводит к доминированию сетеплетущих личинок ручейников (*Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*) и мошек (*Wilhelmia equina*). На следующих станциях по мере удаления от озера наблюдается постепенное уменьшение доли потребителей планктона и возрастание доли собирателей и соскребателей (рис. 2).

Зообентос контрольных участков (ст. 8, 9) по соотношению форм (собиратели-соскребатели, хищники, фильтраторы) наиболее близок к ст. 7 (рис. 3). Это говорит о том, что по мере удаления от озера происходит восстановление структуры донных сообществ. На дендрограмме прослеживается обособленность станций в истоке из озера (ст. 2–5) от участков выше озера (ст. 8, 9) и на удалении от озера (ст. 6, 7).

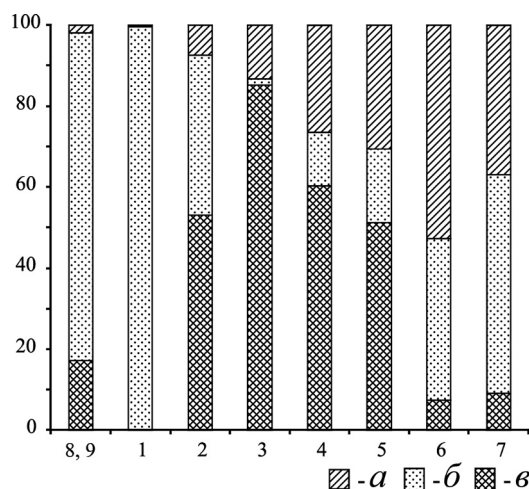


Рис. 2. Доля собирателей и соскребателей, фильтраторов в сообществах по биомассе: а – хищники, б – собиратели и соскребатели, в – фильтраторы; по оси ординат – доля, %, по оси абсцисс – номера станций

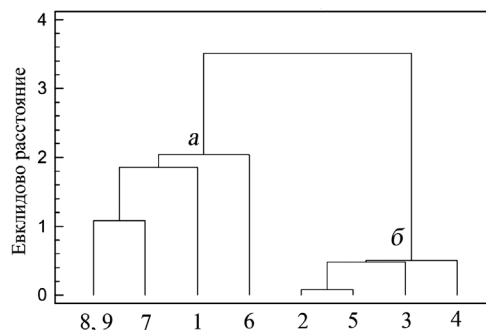


Рис. 3. Близость исследованных участков по соотношению жизненных форм зообентоса по биомассе: а – станции вне влияния озера, б – станции на истоке из озера

Согласно концепции речного континуума, биологическое разнообразие в реке от истока к устью закономерно изменяется, максимальные значения наблюдаются в зоне среднего течения – ритралах [20]. Значения индексов этой характеристики донных сообществ представлены в табл. 4.

Таблица 4

Биологическое разнообразие зообентоса

Индекс	Станция							
	1	2	3	4	5	6	7	8, 9
Индекс Шеннона	2,11	1,63	1,58	2,42	2,43	2,40	2,77	1,66
Выровненность	0,74	0,63	0,55	0,75	0,78	0,76	0,81	0,69
Индекс доминирования Симпсона	0,19	0,27	0,33	0,13	0,11	0,15	0,09	0,29

Минимальное значение индекса разнообразия Шеннона отмечено на ст. 3, где скорость течения составила 0,7 м/с. Здесь же отмечена наименьшая выровненность и наибольшее доминирование. Максимальные значения показателей биологического разнообразия и минимальное доминирование отмечены в конце протоки.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ниже озера состав и количественные характеристики донных сообществ существенно изменены. Для оценки влияния проточного озера на структуру зообентоса реки в табл. 5 полученные характеристики сопоставлены с зонами реки, выделенными в концепции речного континуума [20].

Ниже проточного озера река обладает свойствами нижнего течения – потамали, а по мере удаления от озера водоток восстанавливает свойства среднего течения – ритрала. Таким образом, ниже озера происходит обращение классического речного континуума.

Концепция речного континуума создана как описание трансформации речных экосистем и ландшафта от верховьев к устью среднестатистической реки без проточных озер [20]. Вместе с тем в связи с геологической молодостью долин большинство рек Карелии характеризуются ступенчатым профилем, в котором пороговые учас-

тки, имеющие величину наибольшего падения, чередуются с плесами, озеровидными расширениями или озерами [11].

Таблица 5

Классификация участков водотока
в соответствии с концепцией
речного континуума

Признак	Станции		
	8, 9	2, 3, 4	5, 6, 7
Доминирующие формы зообентоса	Собиратели, соскребатели, размельчители	Фильтраторы	Соскребатели, собиратели, фильтраторы
Биоразнообразие	Низкое	Низкое	Высокое
Источник органического вещества	Листовой опад (аллохтонное)	Планктон-сестон (поступающее из озера)	Макрофиты (автохтонное) и сестон (аллохтонное)
Статус участка по концепции речного континуума	Креналь – верхнее течение	Потамаль – нижнее течение	Ритраль – среднее течение

Примечание. Ст. 1 (озерная литораль) в таблицу не включена.

Очевидно, роль проточных озер в формировании донных сообществ рек весьма велика. В условиях каменистого порожи́стого русла рек от истока до устья потамаль – зона спокойного

нижнего течения – часто не формируется вообще. Однако, как показывают полученные данные, даже в таких реках на участках ниже проточных озер могут существовать сообщества потамали.

ВЫВОДЫ

Проточное озеро оказывает большое влияние на зообентос расположенного ниже участка реки. В зоне поступления планктона многократно увеличена биомасса зообентоса, что оказывает существенное влияние на продуктивность водотока в целом. В истоке из озера доминируют фильтрующие формы, структура донных сообществ характерна для потамали – нижнего течения рек. Ниже по течению на удалении от озера зообентос приобретает свойства сообществ ритрона, что можно считать обратным речным континуумом. Проточные озера, таким образом, обуславливают возможность существования сообществ потамали в порожи́стых реках.

Работа выполнена при поддержке Гранта Президента РФ для государственной поддержки молодых ученых МК-1020.2010.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биологические внутренние воды. 2000. № 1. С. 68–82.
2. Григорьев С. В., Грицевская Г. Л. Каталог озер Карелии. М.; Л.: Наука, 1959. 240 с.
3. Круглова А. Н., Барышев И. А. Элиминация лимнического зоопланктона в порожи́стой реке (на примере оз. Кедрозеро и р. Лижма, басс. Онежского озера) // Гидробиологический журнал. Т. 46. № 6. 2010. С. 15–23.
4. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск, 1989. 42 с.
5. Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 319 с.
6. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
7. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометиздат, 1977. 511 с.
8. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые. СПб.: Зоологический институт РАН, 1997. 440 с.
9. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. СПб.: Зоологический институт РАН, 1999. 1000 с.
10. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большескрылые, перепончатокрылые). СПб.: Наука, 2001. 836 с.
11. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Ч. 1. Л.: Гидрометиздат, 1972. 528 с.
12. Фрейндлинг В. А. Гидрография водоемов бассейна р. Лижмы // Вопросы гидрологии, озероведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск: Карельское книжное изд-во, 1969. С. 236–245.
13. Хренников В. В. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., 1978. С. 41–50.
14. Чертопруд М. В. Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 3. С. 190–197.
15. Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
16. Graf W., Murphy J., Dahl J., Zamora-Munoz C., Lopez-Rodriguez M. J. Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Vol. 1. Trichoptera. Sofia; Moscow: Pensoft Publishing, 2008. 388 p.
17. Hoffsten P. Distribution of filter-feeding caddisflies (Trichoptera) and plankton drift in a Swedish lake-outlet stream // Aquatic Ecology. 1999. Vol. 33. № 4. P. 377–386.
18. Illies J. Seeausfluss-Biozönosen lappländischer Waldbäche // Entomol Tidskr. 1956. Vol. 77. P. 138–153.
19. Oswald M. W. Abundance patterns of filter-feeding Caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) and seston in a Montana (U. S. A.) lake outlet // Hydrobiologia. 1979. Vol. 63. № 2. P. 177–183.
20. Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37. № 1. P. 130–137.