

УДК 582.272:574.586

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ТЕЧЕНИЯ НА СТРУКТУРУ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СУКЦЕССИЮ ФИТОПЕРИФИТОНА В РЕКАХ

С. Ф. Комулайн

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Приведены результаты исследования структуры и разнообразия фитоперифитона при разных скоростях течения. Пробы перифитона были отобраны в трех карельских реках (Лососинка, Сяпса и Лижма). Анализ фитоперифитона включал определение видового состава, численности водорослей и оценку биомассы по содержанию хлорофилла.

К л ю ч е в ы е с л о в а: фитоперифитон, структура, реки, скорость течения.

S. F. Komulainen. EFFECTS OF CURRENT VELOCITY ON PHYTOPERIPHYTON STRUCTURE, DISTRIBUTION AND SUCCESSION IN RIVERS

The results of studies on the diversity and spatial distribution patterns of phytoplankton, and their relationships to the current velocity are presented. Phytoplankton assemblages were sampled in three Karelian rivers (Lososinka, Sjapsa and Lihzma). Phytoplankton analysis included identification of the taxa, determination of algal abundances, and biomass estimation based on chlorophyll content.

Key words: phytoplankton, structure, rivers, current velocity.

Введение

Течение выполняет в реке множество функций. Помимо прямого механического воздействия на организмы, оно перемешивает воду, облегчает газообмен с атмосферой, обеспечивает дрейф и расселение гидробионтов, формирует грунты, определяет накопление детрита. Имеются данные, указывающие как на позитивное [Horner et al., 1990; Stevenson, 1996], так и на негативное [Poff, 1996; Uehlinger, Naegeli, 1998] влияние увеличения скорости течения на сукцессию фитоперифитона. Это объясняется тем, что течение, оказывая механическое воздействие, одновременно обеспечивает приток биогенов и удаление продуктов распада [McIntire, 1966]. В настоящей работе

ставилась задача оценить влияние скорости течения на структуру фитоперифитона в реках.

Материалы и методы

Исследования были выполнены в реках Лососинка, Сяпса и Лижма (табл. 1), типичных для гидрографической сети Республики Карелия [Ресурсы..., 1972].

Продольный профиль рек носит ступенчатый характер и представляет ряд порожистых участков, чередующихся с плесами, озерами и озеровидными расширениями. Порожистые участки мелководные, со скоростью течения, достигающей 2–3 м/с. Плесы часто переходят в проточные озера, имеют большую глубину и скорость течения в межень порядка 0,1–0,15 м/с.

Таблица 1. Гидрологическая характеристика водосборов исследованных рек

Реки	Характеристика водосбора					Расход воды м ³ /с,
	L	S	LS	WLS	FS	
	км	км ²	%	%	%	
Лососинка	25	302	7,0	9,0	82,0	4,0
Сяпся	34	1803	23,4	11,0	60,0	15,7
Лижма	68	717	15,0	11,0	73,0	5,1

Примечание. L – длина реки, S – площадь водосбора, LS – озерность, WLS – заболоченность, FS – лесистость.

Таблица 2. Химический состав воды исследованных рек в период летней межени

Реки	Сумма ионов	NH ₄	N _{орг}	Fe _{общ}	P _{общ} [†] мкг/л	Цветность, градусы	рН
	мг/л						
Лососинка	24,0–37,0	0,08	0,56	1,11	32,0	104	7,0
Сяпся	10,1–38,3	0,09	0,65	0,54	25,0	100	6,8
Лижма	37,4–38,8	0,11	0,45	0,13	18,0	90	7,1

Указанные реки относятся к восточно-европейскому гидрокарбонатному гидрохимическому типу и по минерализации – к ультрапресным (табл. 2).

Концентрация биогенных элементов соответствует наблюдаемой в водотоках, имеющих неосвоенные водосборы. Локальные повышения отмечены в реке Лососинка в черте города, в истоке реки Сяпся из озера Сямозеро и в реке Лижма в районе форелевого комплекса.

Для оценки влияния скорости течения на структуру фитоперифитона отбирались пробы трех типов. Во-первых, производился отбор проб с каменистого субстрата, находящегося в реке. Во-вторых, анализировалась структура фитоперифитона на собранных на берегу и предварительно очищенных мелких валунах (20–25 см) и гальке (5–7 см) после различной по продолжительности экспозиции в водотоках (от нескольких дней до трех месяцев). И наконец, для оценки скорости формирования альгоценозов перифитона использовались искусственные субстраты (стеклянные пластинки и стержни, пластмасса). Для экспонирования искусственных субстратов применялись приспособления различной конструкции [Комулайнен, Смирнов, 1985; Komulainen, Smirnov, 1985]. Скорость течения измеряли с помощью речной гидрометрической вертушки ГОСТ 15126-80.

Обработку и анализ собранного материала проводили в лаборатории по стандартной методике [Комулайнен и др. 1989; Комулайнен, 2003]. Для оценки разнообразия использовали индекс Шеннона–Уивера H [Shannon, Weaver, 1963], для оценки доминирования – индекс Симпсона I [Simpson, 1949].

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что скорость течения влияет на структуру и динамику фитоперифитона. При высоких скоростях течения (> 0,5 м/с) успешно развиваются только виды, имеющие специальный аппарат для прикрепления к субстрату и способные поэтому выдерживать значительное механическое воздействие. Это формы, плотно прижимающиеся к субстрату (*Ceratoneis*, *Cocconeis*, *Epithemia*), формирующие комковидные колонии или тяжи (*Cymbella*) и стебельковые формы (*Gomphonema*). Некоторые из них (*Didymosphenia geminata* и *Cocconeis placentula*) достаточно широко распространены при скорости течения более 0,8 м/с. Большинство диатомей, однако, чаще встречается при скорости течения от 0,3 до 0,6 м/с (табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость некоторых таксонов водорослей при разных скоростях течения (реки Лижма, Сяпся и Лососинка)

Таксоны	Скорость течения, м/с		
	≤ 0,2	0,3–0,6	≥ 0,8
Встречаемость, %			
<i>Calothrix</i> spp. + <i>Tolypothrix</i> spp.	5,4	89,6	5,0
<i>Stigonema mammosum</i> (Lyngb.) Ag.	20,0	69,5	10,5
<i>Ulothrix zonata</i> (Web. et Mohr.) Kütz.	5,0	80,5	14,5
<i>Zygnema</i> spp.	5,0	69,2	25,8
<i>Lemanea fluviatilis</i> Ag.	0	19,6	80,4
<i>Batrachospermum moniliforme</i> Roth.	10,5	89,5	0
<i>Aulacoseira</i> spp.	43,0	52,5	4,5
<i>Cyclotella</i> spp.	63,7	31,1	5,2
<i>Fragilaria</i> + <i>Synedra</i> spp.	23,1	68,3	8,6
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	18,7	64,5	16,8
<i>Achnanthes</i> spp.	16,4	81,9	1,7
<i>Navicula</i> spp. + <i>Pinnularia</i> spp.	64,8	34,6	0,6
<i>Cymbella</i> spp.	47,3	52,1	0,7
<i>Gomphonema</i> spp.	3,6	88,8	7,6
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) Schmidt.	2,3	76,3	21,4
<i>Epithemia</i> spp.	33,4	66,0	0,6

Большинство планктонных (*Cyclotella*, *Aulacoseira*) и донных форм (*Navicula*, *Pinnularia*) более часто встречаются при скорости течения меньше 0,2 м/с. Это объясняет изменение экологической структуры фитоперифитона. Отмечено изменение разнообразия планктонных и донных форм (табл. 4, 5), хотя их относительное обилие при этом на большинстве участков редко превышает 5–7 %.

Особое внимание следует обратить на встречаемость водорослей родов *Navicula* и *Pinnularia*. Именно представители этих родов являются показателями α-мезосапробности, поэтому анализ проб, отобранных на плесовых заиленных участках, дает более высокие значения индексов сапробности [Eloranta, Andersson, 1997].

Таблица 4. Относительное обилие (S-число видов) донных видов в перифитоне при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах (предметные стекла). Река Сяпся. Экспозиция 23 дня (21.07–13.08)

Скорость течения, м/с	S%				
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.	Стоткл	Сош
0,0	1,3 ± 0,8	0,1	2,1	0,8	0,3
0,2	1,7 ± 0,5	0,1	3,1	1,2	0,5
0,4	8,9 ± 1,7	3,2	13,5	4,1	1,7
0,6	1,0 ± 0,3	0,4	2,2	0,7	0,3
0,8	1,4 ± 0,2	0,7	1,8	0,4	0,2
1,0	1,0 ± 0,2	0,2	1,7	0,6	0,2

Примечание. Здесь и в таблицах 5, 7, 8, 9 и 10: Me – медиана; Стоткл – стандартное отклонение; Сош – стандартная ошибка.

Таблица 5. Относительное обилие (S-число видов) планктонных видов в перифитоне при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах (предметные стекла). Река Сяпся. Экспозиция 23 дня (21.07–13.08)

Скорость течения, м/с	S%				
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.	Стоткл	Сош
0,0	10,8 ± 3,5	6,0	16,1	3,5	1,3
0,2	14,2 ± 4,3	7,0	20,1	4,3	1,5
0,4	8,8 ± 4,1	3,2	13,5	4,1	1,1
0,6	1,0 ± 0,7	0,4	2,2	0,7	0,3
0,8	1,2 ± 0,6	0,2	1,8	0,6	0,2
1,0	1,0 ± 0,5	0,2	1,7	0,5	0,2

В альгоценозах обрастаний на порогах отмечено доминирование нитчатых неветвящихся форм: *Zygnema*, *Ulothrix zonata*, *Lemanea fluviatilis* и др. Причем такие виды, как *Lemanea fluviatilis*, только при скорости течения > 1 м/с достигают максимального развития. Этим объясняется специфичность структуры фитоперифитона на порожистых и плесовых участках: высокая биомасса и большее разнообразие фитоперифитона. То есть на порогах создаются условия для «сгущения жизни» [Wetzel, 1979] и формирования максимальной для данной реки биомассы. Основные параметры, характеризующие структуру фитоперифитона, на примыкающих порожистых и плесовых участках заметно различаются (табл. 6).

Таблица 6. Основные параметры, характеризующие структуру фитоперифитона на порожистых и плесовых участках (р. Лижма, август)

Параметры	Плес	Порог
	Me (Мин. – Макс.)	
Разнообразие, H	2,2 (1,8–3,0)	2,8 (1,2–3,8)
Биомасса, г/м ²	7,4 (0,9–32,0)	132,0 (4,3–324,0)
Хлорофилл, мг/м ²	26,9 (5,9–71,0)	443,1 (21,0–1621,5)

В то же время в обогащенных биогенами водотоках (река Сяпся) максимальные значения биомассы были отмечены на плесах и перека-

тах с невысокой скоростью течения (0,1–0,2 м/с), где доминируют нитчатые зеленые (*Spirogyra*) и сине-зеленые (*Oscillatoria* и *Phormidium*) водоросли.

Положительный эффект течения обнаруживается до тех пор, пока обеспечиваемая им доступность биогенов нивелирует эрозивное действие течения. При дальнейшем, особенно резком, увеличении скорости течения – выше некой «обогащающей», по определению Стивенсона [Stevenson, 1996. P. 325], ускоряется эмиграция, сдерживается иммиграция и происходит разрушение. Величина этой «обогащающей» скорости по-разному определяется исследователями: от 0,05 м/с [Lock, John, 1979] до 0,6 м/с [Horner et al., 1990], что, по-видимому, связано с методическими трудностями и влиянием других факторов.

В проводимых нами наблюдениях за формированием перифитона на искусственных экспериментальных субстратах максимальной плотность перифитона чаще всего была при скорости течения от 0,1 до 0,2 м/с (табл. 7).

Таблица 7. Плотность группировок фитоперифитона при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах (предметные стекла). Река Сяпся. Экспозиция 23 дня (21.07–13.08)

Скорость течения, м/с	10 ³ клеток/см ²		
	Me ± Стоткл.	Мин.	Макс.
0,0	5,42 ± 1,13	4,10	8,10
0,1	7,25 ± 1,42	4,20	9,40
0,3	2,83 ± 1,31	1,20	5,20
0,5	2,01 ± 0,92	0,80	3,70
1,2	2,09 ± 0,93	1,10	4,30

В то же время максимальное разнообразие группировок фитоперифитона наблюдалось при более высокой скорости течения и заметно снижалось только при скорости > 0,6 м/с. Причем как на естественных (табл. 8), так и на экспериментальных субстратах (табл. 9).

Таблица 8. Видовое разнообразие (H) фитоперифитона при различных скоростях течения на естественном субстрате (крупный и средний валун, экспозиция 65 дней)

Скорость течения, м/с	H		
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.
0,1	2,1 ± 0,7	0,9	3,1
0,2	2,2 ± 0,9	0,9	3,5
0,4	2,4 ± 0,8	1,1	3,6
0,8	1,3 ± 0,4	0,8	2,1
0,0	1,3 ± 0,5	0,5	2,1

Изменение биомассы перифитона при разных скоростях течения зависит и от первоначальной плотности альгоценозов. В на-

шем эксперименте мы перемещали пластинки из оргстекла, которые с апреля находились в реке и имели разную плотность обрастаний, на два участка с заметно различающимися скоростями течения (табл. 10). При скорости течения 0,8 м/с увеличение биомассы наблюдалось только в группировках, имевших небольшую стартовую биомассу фитоперифитона. Для образцов, где к началу эксперимента сформировались достаточно плотные водорослевые маты, отмечено уменьшение их плотности. Хотя возможно, что это характерно только для конца биологического лета, когда водоросли начинают отмирать и снижают способность удерживаться на субстрате.

Таблица 9. Видовое разнообразие (H) фитоперифитона при различных скоростях на искусственном субстрате (предметные стекла, экспозиция 65 дней)

Скорость течения, м/с	H		
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.
0,0	1,9 ± 0,6	0,90	3,10
0,2	2,0 ± 0,8	0,90	3,20
0,4	2,1 ± 0,6	1,10	3,40
0,8	1,7 ± 0,7	0,80	3,20
0,0	1,6 ± 0,5	0,80	2,30

Таблица 10. Изменение биомассы (хлорофилл a) фитоперифитона при скоростях течения 0,1 и 0,8 м/с (р. Лижма, экспозиция 53 дня, оргстекло)

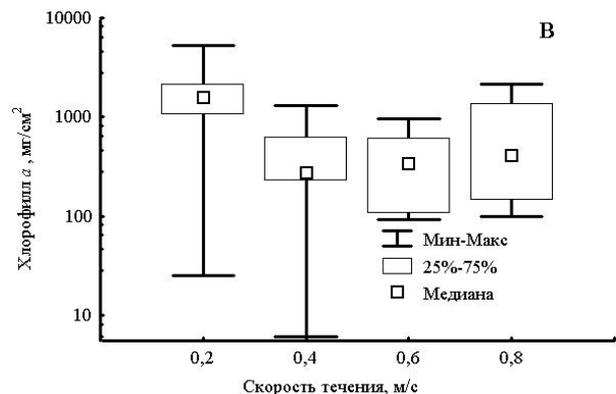
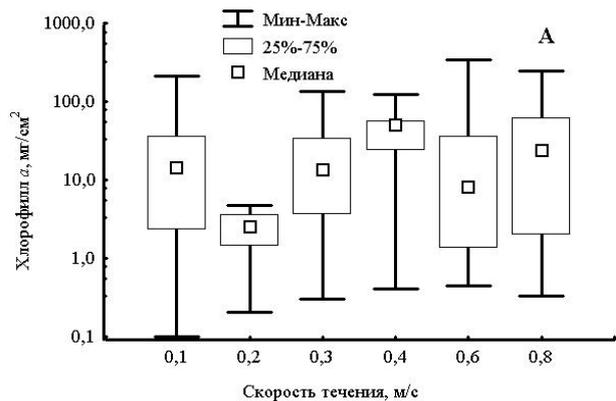
Скорость течения, м/с	7 июля		df
	хлорофилл a, мкг/см		
	Me ± Стоткл		
0,1	4,10 ± 1,20	5,34 ± 0,81	1,24 ± 1,39
	0,54 ± 0,15	0,78 ± 0,24	0,24 ± 0,23
0,8	4,10 ± 1,20	2,58 ± 0,51	-1,52 ± 1,13
	0,54 ± 0,15	1,22 ± 0,44	0,68 ± 0,57

Примечание. df = Хлорофилл_(7.07) – Хлорофилл_(29.08)

При скорости течения 0,1 м/с увеличение биомассы было отмечено как при низкой, так и при высокой начальной биомассе.

Биомасса фитоперифитона, которая формируется в водотоках на каменистом субстрате, заметно превышает те значения, которые наблюдаются на экспериментальных субстратах во все сезоны (рис.).

Максимальные для рек значения биомассы фитоперифитона при всех скоростях течения, как правило, наблюдаются в конце биологического лета при доминировании нитчатых зеленых водорослей [Комулайнен, 2007]. Хотя на некоторых затененных участках рек наиболее высокие показатели биомассы отмечены ранней весной до начала паводка [Комулайнен, 2004].



Биомасса (хлорофилл a) фитоперифитона при различных скоростях течения в апреле (A) и в августе (B) на крупных валунах (30–45 см)

Выводы

В условиях однообразия химического состава и отсутствия антропогенного воздействия течение наряду с доступностью субстрата и уровнем освещенности является основным фактором, определяющим структуру и плотность альгоценозов перифитона в реках. Изменение скорости течения определяет таксономическую и экологическую структуру фитоперифитона. Наиболее разнообразны группировки фитоперифитона на каменистом устойчивом субстрате при скорости течения от 0,2 до 0,5 м/с.

Полученные результаты необходимо учитывать при организации экологического мониторинга для правильного выбора времени и места отбора проб. Показано также, что скорость формирования и структура фитоперифитона на искусственных субстратах отличается от наблюдаемой на естественных субстратах, что ограничивает их использование при экологическом мониторинге.

Литература

Комулайнен С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 43 с.

Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 182 с.

Комулайнен С. Ф., Смирнов Ю. А. Оборудование для изучения перифитона в потоке // Гидробиологический журн. 1985. Т. 21, № 2. С. 96–97.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1989. 41 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Л.: Гидрометиздат, 1972. 525 с.

Eloranta P., Andersen K. Diatom indices in water quality of some South-Finnish rivers. Verh. Internat. Verein. Limnol. 1998. Vol. 27: 1213–1215.

Horner R. R., Welch E. B., Seeley M. R., Jacoby J. M. Response of periphyton on changes in current velocity suspended sediment and phosphorus concentration // Freshwater biology. 1990. Vol. 24, N 2. P. 215–232.

Komulainen S. Short- and long term changes in phytoplankton structure and production in small streams of Eastern Fennoscandia // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2007. Vol. 36, N 1. P. 189–198.

Komulainen S., Smirnov J. Equipment for studying periphyton in a stream. // Hydrobiological J. Scripta Technica, Inc. 1985. Vol. 21, N 6. P. 108–110.

Lock M. A., John J. R. The effect of flow patterns on uptake of phosphorus by river periphyton // Limnol. Oceanogr. 1979. Vol. 24, N 2. P. 376–383.

McIntire C.D. Some effect of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. Hydrobiologia 1966. Vol. 27, N 3–4: 559–570.

Poff N. L. A hydrogeography of unregulated streams in the United States and an examination of scale-dependence in some hydrological description // Freshwater Biology. 1996. Vol. 36, N 1. P. 71–91.

Stevenson R. J. The simulation and drag of current In: Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems / Eds. by R. J. Stevensen, M. L. Bothwell, R. L. Lowe. London: Academic Press, 1996. P. 321–340.

Shannon C. B., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. – Urbana (Illinois): Univ. of Illinois Press, 1963. 345 p.

Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. London. 1949. Vol. 163, N 4148. P. 668.

Uehlinger U., Naegeli M. W. Ecosystem metabolism, disturbance, and stability in a prealpine gravel bed river // J. North American Benthology Society. 1998. Vol. 17, N 2: P. 165–178.

Wetzel R. G. Periphyton measurements and applications // Methods and measurements of periphyton communities: A review. American Society for Testing and Materials, Philadelphia Pa. / Ed. By R. G. Wetzel. 1979. P. 3–33.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Комулайнен Сергей Федорович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.

Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: komsf@mail.ru

тел.: (8142) 769810, 89214521666

Komulainen, Sergey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia

e-mail: komsf@mail.ru

tel.: (8142) 769810, 89214521666