

УДК 635.926(282.247.413.5)

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ И НИТЧАТЫХ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ НА СУКЦЕССИЮ МИКРОПЕРИФИТОННЫХ СООБЩЕСТВ

С.Н. Быкова, Е.В. Борисовская, Г.А. Виноградов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: snb@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 10.12.08 г.

Влияние некоторых макрофитов и нитчатых зеленых водорослей на сукцессию микроперифитонных сообществ. – Быкова С.Н., Борисовская Е.В., Виноградов Г.А. – В лабораторных экспериментах изучали влияние водных растений (*Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis acicularis*, *Elodea canadensis*, *Leptodictium riparium*, *Mougeotia elegantula*) на сукцессию микроперифитонных сообществ. Показано сходство и отличительные особенности в формировании сообществ обрастаний. Установлена зависимость таксономического разнообразия сообществ от физиологического состояния растений, их прижизненных и появляющихся после отмирания выделений.

Ключевые слова: микроперифитон, водные растения, сукцессия сообществ.

Influence of supreme water vegetation and filamentous seaweed on the succession of microperiphytic communities. – Bykova S.N., Borisovskaya E.V., and Vиноградов G.A. – The effect of some aquatic plants (*Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis acicularis*, *Elodea canadensis*, *Leptodictium riparium*, and *Mougeotia elegantula*) on the succession of microperiphytic communities was studied in laboratory conditions. Both similarity and distinctive features in the formation of periphyton communities are shown. The dependence of the taxonomical diversity of communities on the physiological state of plants, their vital and postmortem excretion has been established.

Key words: microperiphyton, aquatic plants, succession of communities.

ВВЕДЕНИЕ

Водные растения являются одним из ведущих звеньев в гидроэкосистеме и играют большую роль в процессе самоочищения водоемов, регуляции кислородного режима, обмене веществ (Мережко, 1973, 1978; Метейко, 1981 и др.). Степень активности данных процессов зависит от влияния многих внешних факторов: места произрастания, наличия питательных веществ и т.д. Водные растения являются сильным средообразующим фактором. От характера прижизненных (фитонцидных, метаболитных) и посмертных выделений растений, по составу отличающихся от прижизненных, зависит структура сообществ организмов, обитающих в зарослях (Гуревич, 1977, 1978; Гуревич и др., 1977; Жгарева, 2001; Семенченко, 2006). Находясь в любом физиологическом состоянии, растения создают вокруг себя специфичную среду, оказывающую как стимулирующее, так и угнетающее действие на гидробионтов (Метейко, 1981).

В мировой литературе продолжают обращать внимание на недостаточность изучения экологических взаимоотношений между водными организмами (Прота-

сов, 2006). Чаще всего обсуждается вопрос о влиянии растений с известными фитонцидными свойствами на отдельные виды организмов (Гуревич, 1978; Романенко и др., 2005; Семенченко, 2006). В природных водоемах проводятся исследования перифитонных сообществ, субстратом для которых являются сами макрофиты (Воскабович, 2006; Рыбакова, 2006). Ранее не рассматривалось воздействие прибрежных, часто встречающихся водных растений Волжского бассейна *Ceratophyllum demersum* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Elodea canadensis* Michx., *Leptodictium riparium* (Hedw.) Warnst., *Mougeotia elegantula* Witt, выступающих в роли средообразующего фактора, на процесс формирования сообществ.

Микроперифитонное сообщество представляет собой биосистему, состоящую из микроскопических организмов (простейших, водорослей, бактерий) как прикрепленных, так и не прикрепленных, равноценно участвующих в обменных процессах. Благодаря высокой скорости реакции организмов на изменяющиеся условия среды можно проследить изменения таксономического состава в сообществе, в трофической цепи (Константинов, 1972).

Цель данного исследования – изучить особенности формирования микроперифитонных сообществ в присутствии макрофитов, наиболее часто встречающихся в прибрежной зоне рек Волжского бассейна – *C. demersum*, *E. acicularis*, *E. canadensis*, *L. riparium*, *M. elegantula*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в лабораторных условиях. В качестве материала были отобраны представители: покрытосеменных двудольных – *C. demersum* (роголистник темно-зеленый), покрытосеменных однодольных – *E. acicularis* (ситняг игольчатый), *E. canadensis* (элодея канадская), мхов – *L. riparium* (лептодикциум береговой), низших зеленых водорослей – *M. elegantula* (мужоция изященькая).

Растения и воду отбирали осенью в прибрежной части одного из каналов, соединенных с Рыбинским водохранилищем при следующих параметрах воды: $t = 11^{\circ}\text{C}$, $\text{O}_2 = 10.2$ мг/л, $\text{pH} = 8.6$, $\text{Na}^+ = 8.4$ мг/л, $\text{K}^+ = 2.13$ мг/л, $\text{Ca}^{++} = 35.2$ мг/л. Растения, разделенные по видовому признаку, весом по ~ 12.5 г были помещены в 3-литровые емкости с природной водой, без грунта. Вода предварительно была пропущена через газ №76, для того чтобы избежать попадания крупных планктонных организмов. В каждую емкость были опущены предметные стекла на пенопластовых поплавках. Температуру воды увеличили до $17 - 19^{\circ}\text{C}$, освещенность приблизили к естественной (макс. – 4000 люкс). Каждый вариант с одним видом растений наблюдали в 3-х повторностях (3 емкости с одинаковым видом растений). Таксономический состав и численность организмов на предметных стеклах определяли с помощью микроскопа БИМАН Р-13 методом прямого счета организмов. Для этого отбирали по стеклу из каждой емкости и просматривали 10 полей при увеличении 15×25 . Так же отбирали пробы воды для установления содержания катионов Ca^{++} , K^+ , Na^+ с использованием пламенного фотометра Флапро-4. Измерение содержания основных катионов в воде позволило проследить процессы выделения в воду и поглощения из нее минеральных веществ и таким образом ориентировочно определить функциональное состояние растений (Виноградов и др., 2000). На про-

тяжении эксперимента пробы отбирали 5 раз – на 10-, 20-, 34-, 49-, 76-е сутки. Полученные результаты подвергали статистической обработке.

В задачи исследования входило: наблюдение за изменением минерального состава воды (K^+ , Na^+ , Ca^{++}), определение организмов и установление их численности. Определение организмов проводили с помощью определителей (Определитель..., 1951, 1953; Фауна..., 1984; Водоросли..., 1989; Генкал, 1992; Жуков, 1993).

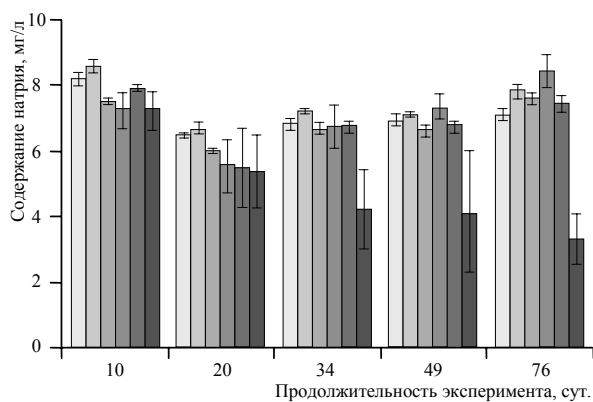
Для более полной характеристики сообществ использовали: индекс разнообразия сообществ Шеннона (1949): $H = -\sum (n_i / N) \log (n_i / N)$ и индекс сравнения сообществ Серенсена (1948): $S = 2C / A + B$, где n_i – показатель численности организмов каждого вида, N – суммарный показатель численности организмов всех видов, C – число видов, общее для обеих проб, A – число видов в пробе A , B – число видов в пробе B (Одум, 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

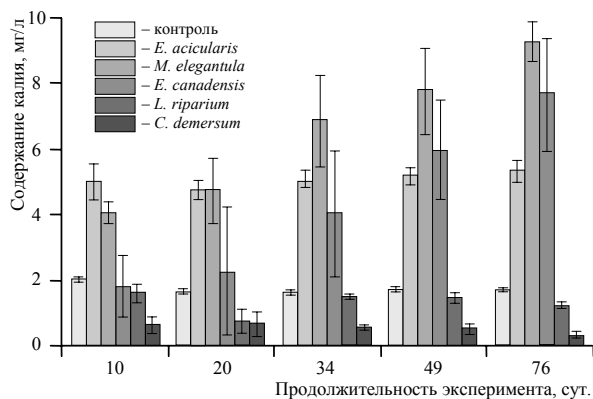
В процессе эксперимента состояние растений изменялось, о чем свидетельствовали вес растений и динамика содержания ионов в воде (рис. 1). Сопоставление данных параметров показало, что минеральный состав косвенно отражает состояние растений. При росте растений концентрация ионов в воде снижается, при гибели – увеличивается. Так, вес *E. acicularis* за время опыта снизился с 12.5 до 2.05 г, т.е. в 6 раз. В начале эксперимента отмечено более высокое, относительно контроля, содержание калия, натрия и кальция в воде этого варианта (см. рис. 1). При дальнейших измерениях концентрация калия не менялась, натрия и кальция – незначительно снизилась. Визуальные наблюдения за состоянием растений показали, что в начале эксперимента произошло резкое отмирание листьев в базальной части, во второй половине эксперимента был зарегистрирован рост побегов. Состояние растений отразилось на формировании микроперифитонных сообществ. В данном варианте не удалось проследить «классическую схему» сукцессии, по которой заселение субстрата организмами происходит в определенной последовательности: бактерии, жгутиконосцы, инфузории, диатомовые, зеленые, синезеленые водоросли и т.д. (Раилкин, 1998). Не отметили также и переход от гетеротрофного типа сукцессии к автотрофному. Сообщество изначально формировалось с преобладанием синезеленых водорослей, особенно *Aphanizomenon flosaquae* L. Ralfs (рис. 2, б).

На основании данных по динамике количества ионов в воде этого варианта в первые 10 сут. можно предположить, что в результате гибели растений повысилось содержание не только ионов калия, натрия и кальция, но и таких биогенов, как азот и фосфор, вызвавших развитие синезеленых водорослей в микроперифитонном сообществе (Строганов, 1964; Smith, 1983). Ввиду этого, общая численность организмов была наибольшей в данном варианте (табл. 1). На 34-е и 49-е сут. в сообществе возросло количество зеленых водорослей *Coleochaete scutata* Brebisson., *Stigeoclonium* Kütz. Увеличение значений индекса разнообразия сообществ (по Шеннону) во второй половине исследования объясняется усложнением структуры сообществ. В этот же период отметили увеличение сходства микроперифитонных сообществ с контролем по видовому составу.

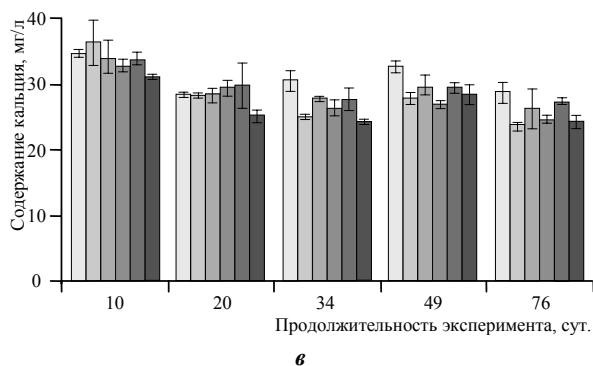
В перифитоне повысилась доля диатомовых водорослей *Cocconeis placentula* Ehr., *Achnanthes exigua* Grun., *A. lanceolata* (Breb.) Grun. *Fragillaria capucina* var.



а



б



в

Рис. 1. Динамика содержания некоторых компонентов ми-нерального состава воды в эксперименте: а – натрия, б – калия, в – кальция

vaucheriae Kütz., *F. construens* f. *venter* (Ehr.) Hust. Доля зеленых и синезеленых водорослей снизилась. На протяжении исследования численность гетеротрофных организмов не превышала 10% (рис. 2). Известно, что выделения синезеленых водорослей оказывают негативное влияние на водных животных (Prescott, 1948). Вероятно, находясь в сообществе в большом количестве (98%), они вполне могли оказать отрицательное влияние на развитие многих гетеротрофных организмов. Всего в сообществах микроперифитона данного варианта был зафиксирован 51 вид растительных и животных организмов. Наибольшее количество видов было среди жгутиконосцев (табл. 2).

Для сравнения механизмов формирования микроперифитонных сообществ была взята зеленая нитчатая водоросль *M. elegantula*, вес которой так же, как и *E. acicularis*, снизился к концу исследования до 2 г. В присутствии этой водоросли содержание калия в воде увеличилось почти в два раза (см. рис. 1, б). Концентрация натрия, изменяясь в течение эксперимента, в итоге стала равной начальной величине (см. рис. 1, а). Содержание кальция в течение эксперимента незначительно снизилось (см. рис. 1, в).

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ

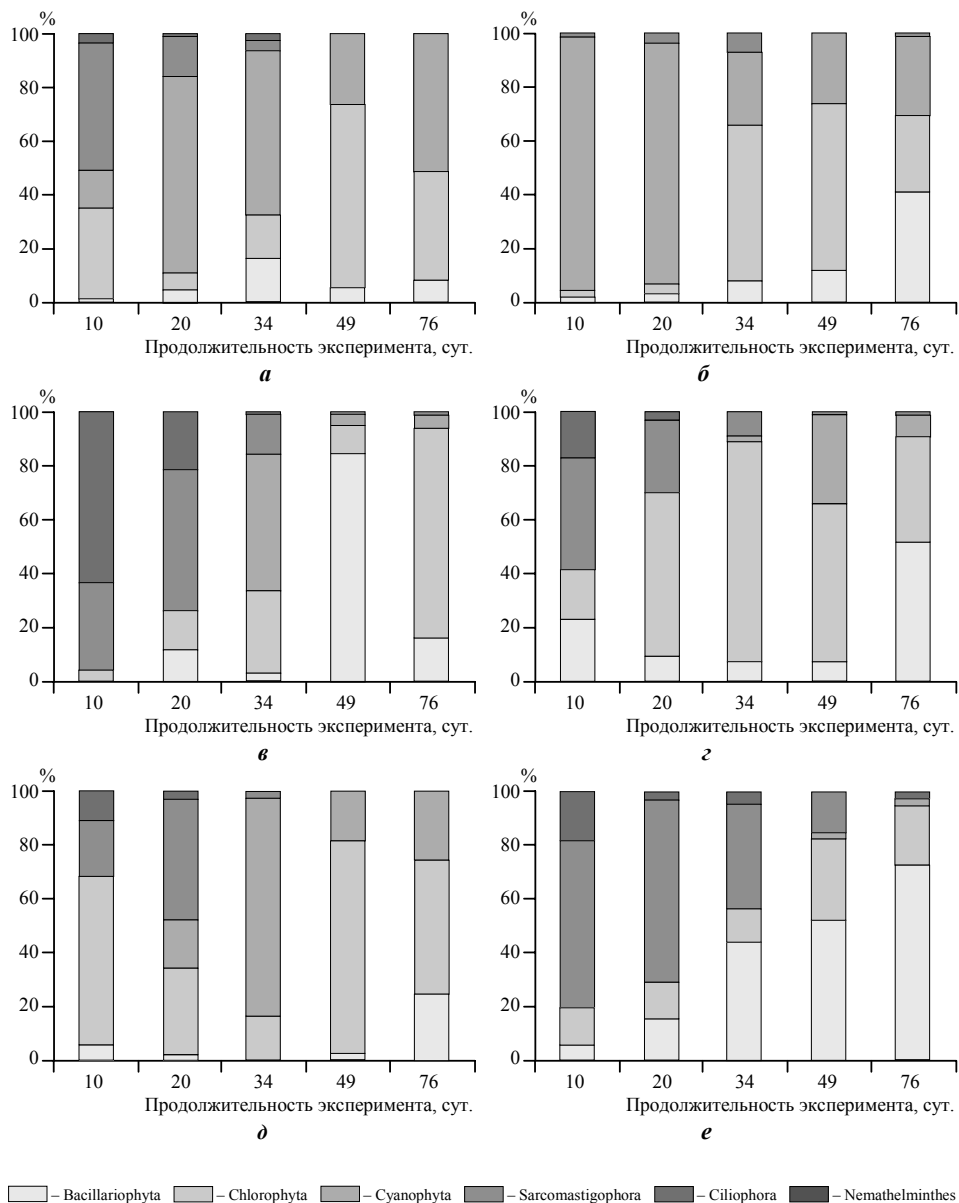


Рис. 2. Динамика соотношения основных групп микроперифитонных организмов по численности: *a* – контроль, *б* – *E. acicularis*, *в* – *M. elegantula*, *г* – *E. canadensis*, *д* – *L. riparium*, *е* – *C. demersum*

Таблица 1

Изменение структурных характеристик микроперифитонных сообществ

Вариант	Продолжительность эксперимента, сут.				
	10	20	34	49	76
Индекс Шеннона, H_N					
Контроль	0.53±0.09	0.57±0.09	0.61±0.04	0.51±0.13	0.34±0.80
<i>M. elegantula</i>	0.43±0.08	0.67±0.16	0.51±0.14	0.52±0.13	0.43±0.17
<i>E. acicularis</i>	0.38±0.13	0.38±0.14	0.52±0.02	0.52±0.06	0.73±0.04
<i>E. canadensis</i>	0.72±0.11	0.74±0.06	0.49±0.07	0.52±0.06	0.49±0.02
<i>L. riparium</i>	0.59±0.10	0.68±0.07	0.48±0.13	0.48±0.04	0.65±0.16
<i>C. demersum</i>	0.54±0.05	0.71±0.17	0.78±0.06	0.65±0.08	0.51±0.08
Индекс сходства Серенсена, S					
<i>M. elegantula</i> и контроль	0.43±0.06	0.41±0.06	0.57±0.07	0.49±0.05	0.45±0.12
<i>E. acicularis</i> и контроль	0.61±0.10	0.42±0.05	0.52±0.10	0.56±0.09	0.53±0.08
<i>E. canadensis</i> и контроль	0.55±0.04	0.68±0.09	0.58±0.04	0.59±0.05	0.61±0.06
<i>L. riparium</i> и контроль	0.67±0.03	0.71±0.12	0.59±0.05	0.61±0.06	0.62±0.11
<i>C. demersum</i> и контроль	0.54±0.08	0.59±0.03	0.58±0.06	0.63±0.05	0.57±0.05
Численность, тыс. экз./см ²					
Контроль	0.10±0.01	0.68±0.30	5.67±2.61	6.32±2.89	13.7±3.1
<i>M. elegantula</i>	1.67±0.14	5.83±0.62	4.19±1.1	2.20±0.86	24.9±2.9
<i>E. acicularis</i>	3.57±1.56	148.4±15.8	131.6±4.7	63.8±26.9	12.2±2.2
<i>E. canadensis</i>	0.15±0.03	1.15±0.31	6.59±1.27	9.75±3.39	11.6±0.9
<i>L. riparium</i>	0.29±0.04	1.86±0.30	48.8±16.3	28.51±6.2	15.6±0.9
<i>C. demersum</i>	0.57±0.07	1.41±0.37	37.4±11.4	2.30±1.33	32.5±1.9

Анализируя данные по изменению минерального состава, у *M. elegantula* не отметили периодов роста в ходе исследования. Характер формирования микроперифитонных сообществ в присутствии этой водоросли отличался от предыдущего варианта. В начале исследования в сообществе преобладали инфузории рода *Vorticella* sp. Ehrenberg, 1838 и прикрепленные жгутиконосцы *Codonosiga botrytis* (Ehrenberg) Kent, 1880, что говорит о наличии хорошей питательной базы для них: бактерий, мелких жгутиконосцев (Фауна..., 1984) (см. рис. 2, в). При следующих двух измерениях количество инфузорий снизилось, среди жгутиконосцев вид *C. botrytis* продолжал доминировать. Период, во время которого происходило снижение количества доминирующих организмов, являлся периодом повышения разнообразия сообществ. На 20-е сут. значения индекса Шеннона были наиболее высокими (см. табл. 1). К середине исследования в сообществе преобладали жгутиконосцы – *C. botrytis*, зеленые водоросли – *Stigeoclonium* sp. Kütz., синезеленые – *Oscillatoria* sp. Vauch. К 49-м сут. основную часть сообщества составляли диатомовые водоросли *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grun., в конце исследования – зеленые водоросли *M. elegantula*. Увеличение количества *M. elegantula* в обрастаниях произошло в результате заселения из воды. Не исключено, что конкурентные отношения за субстрат привели к сокращению других организмов. На протяжении эксперимента выраженной тенденции роста численности, как в контроле, не было (см. табл. 1). Количество автотрофных организмов находилось в обратной зависимости от количества гетеротрофов: при снижении численности животных происходило увеличение количества водорослей. Общее обилие организмов значительно увеличилось в конце исследования

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ

(24.9±2.9 тыс. экз. / см²). В сообществе было отмечено 49 видов организмов, большинство из них – жгутиконосцы. В процессе формирования микроперифитонных сообществ, в присутствии *M. elegantula*, степень сходства таксономического состава с контролем на разных этапах исследования была низкой (см. табл. 1).

Таблица 2

Видовой состав микроперифитона в контроле и в вариантах с макрофитами

Вариант	Контроль					<i>Leptodictium riparium</i>					<i>Ceratophyllum demersum</i>					<i>Eleocharis acicularis</i>					<i>Elodea canadensis</i>					<i>Mougeotia elegantula</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>Achnanthes exigua</i> Grun		+	+	+	+						+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+				+	+
<i>A. lanceolata</i> (Breb.) Grun			+		+						+		+				+	+				+		+					+	+
<i>Asterionella formosa</i> Hass											+																			
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg				+	+	+		+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cymbella silesiaca</i> Bleisch																													+	
<i>Fragillaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> Kütz.		+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+		+	+	+					+	+	+
<i>F. construens</i> f. <i>venter</i> (Ehr.) Hust				+			+	+				+	+	+			+	+			+								+	
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Horn.) Breb. var. <i>olivaceum</i>										+																			+	+
<i>Navicula pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+				+	+			+	+	+	+	+
<i>N. viridula</i> (Kütz.) Ehr. var. <i>viridula</i>	+		+	+			+	+			+		+						+						+				+	+
<i>N. tripunctata</i> (O.F. Müll.) Bory	+		+				+	+				+	+	+					+	+			+					+	+	
<i>Nitzschia acula</i> Hantzsch									+						+															
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>		+	+			+		+				+		+																
<i>S. acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>			+	+															+											
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.																			+											
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs			+											+																
<i>Closterium moniliferum</i> (Bory) Ehr. var. <i>moniliferum</i>				+												+									+					
<i>Coleochaete scutata</i> Brebisson	+	+		+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hormidium</i> sp. Klebs				+				+																	+				+	
<i>Mougeotia</i> sp. Agardh												+															+	+	+	+
<i>Oedogonium</i> sp. Link										+				+					+											
<i>Oocystis marssonii</i> Lemm.				+					+				+			+	+											+		
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quadricauda</i> f. <i>quadricauda</i>	+	+	+	+								+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	+	+	+										+				+			+		+								
<i>Stigeoclonium</i> sp. Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anabaena planctonica</i> Brunnin		+	+	+		+		+		+			+						+											+
<i>A. spiroides</i> Kleb. f. <i>spiroides</i>				+																										
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> L. Ralfs	+	+	+	+			+	+	+			+		+	+	+	+	+	+	+		+	+					+		

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz Emend. Elenk.				+	+		+	+				+	+					+				+								
<i>M. wesenbergii</i> Kom.		+	+	+			+	+				+					+						+							
<i>Oscillatoria</i> sp. Vauch	+	+	+	+	+			+	+	+									+					+	+			+	+	+
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pest et Naum.					+					+					+			+	+				+	+					+	+
<i>Amoeba</i> sp. Bory de St. Vincent		+	+								+	+										+	+							
<i>Anisonema acinus</i> Dujardin				+	+	+	+	+	+	+		+	+	+				+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. ovate</i> Klebs, 1893		+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arcella</i> sp. Ehrenberg													+						+	+			+						+	
<i>Astasia curvata</i> Klebs																					+			+				+		
<i>Bodo saltans</i> Ehrenberg	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. repens</i> Klebs		+	+				+	+	+	+			+		+					+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. minimus</i> Klebs	+	+				+							+	+		+			+					+	+			+	+	+
<i>Bodomorpha reniformis</i> Zhukov												+	+				+													
<i>Cercomonas acutus</i> Skuja	+	+					+	+	+		+	+	+			+	+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. ovatus</i> (Klebs) Lemm.	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ciliophrys</i> Cienkowski	+	+	+	+		+						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyatomonas fruncata</i> (Fres.) Fisch	+	+					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Codonosiga botrytis</i> (Ehrenberg) Kent	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. furcata</i> Kent		+	+									+	+	+							+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chilomonas acuta</i> Schiller	+		+				+	+	+						+			+		+		+	+	+	+			+	+	+
<i>Desmarella irregularis</i> Stokes							+	+	+				+	+			+	+										+	+	+
<i>Kentrosiga thienemanni</i> Schiller									+	+															+				+	+
<i>Monas</i> sp. (Muller) Stein						+							+																	
<i>Monosiga ovata</i> Kent		+																											+	
<i>Petalomonas pusilla</i> Skuja	+	+	+				+	+							+		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>P. angusta</i> (Klebs) Lemm.	+	+	+				+										+				+	+		+				+	+	+
<i>Salpingoeca</i> sp. Clark			+	+				+	+					+				+					+	+				+		
<i>Stentor polymorphus</i> Müller																+														
<i>Tetramitus</i> sp. Perty																												+		
<i>Aspidiska sulcata</i> Kahl								+	+											+	+	+							+	
<i>A. lynceus</i> Ehrenberg							+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chilodonella uncinata</i> Ehrenberg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+		+	+	+	+	+	+	+				
<i>Claucoma</i> Ehrenberg		+				+										+										+				
<i>Colpidium</i> sp. Stein						+						+										+								
<i>Colpoda cucullus</i> Muller					+																									
<i>Euplotes aediculatus</i> Pierson			+	+	+			+		+			+	+		+			+	+			+	+					+	
<i>Hemiphrys procera</i> Penard											+	+	+				+				+		+							
<i>Litonotus lamella</i> Schewiakoff			+				+						+	+			+						+							
<i>Oxitricha fallax</i> Stein			+					+								+	+									+				
<i>Stylonichya pustulata</i> Ehrenberg							+																			+				
<i>Tachysoma pellationella</i> Müller et Stein	+	+	+				+	+	+				+				+						+		+					
<i>Vorticella</i> sp. Ehrenberg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Philodina acuticornis</i> Murray			+									+														+				
<i>P. citrine</i> Ehrenberg			+	+				+				+	+			+	+	+								+	+			

Примечание. Измерения 1, 2, 3, 4, 5 равны соответственно 10, 20, 34, 49, 76 суткам.

Существенные изменения в формировании микроперифитонных сообществ в вариантах с *M. elegantula* и *E. acicularis*, вероятно, связаны с изменением химического состава воды. По-видимому, выделяемые *M. elegantula* и *E. acicularis* вещества в процессе разложения отличались по своему составу. Поступая в воду, они или образуемые ими в результате химических реакций новые соединения вызвали изменения в построении связей между организмами внутри сообщества. Выделения *E. acicularis* активизировали развитие синезеленых водорослей, что привело к снижению гетеротрофных организмов. Выделения *M. elegantula* менее специфичны: его влияние отразилось в усилении гетеротрофного звена на начальном этапе сукцессии с последующим переходом сообщества к автотрофному типу.

E. acicularis и *M. elegantula* относятся к разным систематическим группам и имеют различную структуру. *M. elegantula* представляет собой нити, состоящие из одного слоя клеток, *E. acicularis* – сосудистое растение, состоящее из стеблей, собранных в пучок. Возможно, процесс разложения отмерших частей происходил гораздо быстрее у *M. elegantula*, что способствовало развитию в перифитонном сообществе микроорганизмов, являющихся пищей для простейших на начальном этапе исследования (Абакумов, Тальских, 1985; Быкова, 2007). Ранее В.М. Кудрявцевым с соавторами (1980) было показана зависимость численности и разнообразия бактерий от скорости разложения различных компонентов растительных тканей.

E. canadensis и *L. riparium* в исследовании представляли другую категорию растений, вес которых снизился с 12,5 до 6 г. К середине опыта прекратилось отмирание листьев в базальной части *E. canadensis*. При исследовании минерального состава воды отметили четко выраженную тенденцию увеличения содержания калия (см. рис. 1, б). Содержание натрия увеличилось к концу исследования (см. рис. 1, а). Содержание кальция в ходе опыта плавно снижалось (см. рис. 1, в). Для *E. canadensis* характерно свойство карбонатообразования на листьях и других частях растения, ввиду чего, возможно, и происходило понижение кальция в воде (Любимова, 1977). В варианте с *E. canadensis* в начале эксперимента численность гетеротрофов составляла более 50% микроперифитонного сообщества (см. рис. 2, з). Особенно преобладали *Codonosiga botrytis*, *Codonosiga furcata* Kent, 1880, *Cyatomonas fruncata* (Fres.) Fisch, 1874. При последующих измерениях значительно увеличилось количество зеленых водорослей. Доминирующими среди них оказались *Coleochaete scutata* Brebisson, *Stigeoclonium* sp. Средняя численность гетеротрофов снижалась, несмотря на большое количество видов в сообществе (см. табл. 1, 2). К концу эксперимента образовалась доминирующая группа водорослей, состоящая из зеленых – *Stigeoclonium* sp., диатомовых – *Cocconeis placentula*, *Achnanthes exigua* Grun., *Navicula pupula* Kütz, синезеленых – *Oscillatoria* sp., *Phormidium mucicola* Hub.-Pest et Naum. С образованием доминирующего комплекса показатели индекса Шеннона снизились (см. табл. 1). Постепенное увеличение количества водорослей в сообществе отразилось на увеличении общей численности клеток организмов. Оценив сходство микроперифитонных сообществ этого варианта с контролем по значениям индекса Серенсена, отметили наибольшее сходство на 20-е сут. и в конце исследования (см. табл. 1). Отличительной чертой обрастаний варианта с

E. canadensis было низкое количество синезеленых водорослей по отношению к другим группам организмов на протяжении 34-х сут. исследования (менее 3%). Растение *E. canadensis* в природе играет ведущую роль в процессах очищения водоемов от биогенов и взвесей, выделяясь по своим свойствам от других прибрежных макрофитов (Мережко, 1978). Можно предположить, что, несмотря на отмирание базальных частей растений, поглощение биогенов *E. canadensis* продолжалось, в результате чего развитие синезеленых водорослей, чувствительных к биогенному содержанию, снизилось.

В варианте с *L. riparium* содержание калия и натрия, как и в контроле, было примерно одинаково и изменилось незначительно (см. рис. 1, а, б). Содержание кальция к концу исследования снизилось (см. рис. 1, в). К концу исследования отметили слабый верхушечный рост макрофитов. В варианте с *L. riparium* сообщества микроперифитона в начале исследования развивались с преобладанием зеленых водорослей – *Coleochaete scutata*, *Stigeoclonium* sp., небольшую часть (30%) составляли гетеротрофы – *Codonosiga botrytis*. К 20-м сут. количество клеток *C. botrytis* увеличилось, стала заметной доля синезеленых водорослей – *Anabaena scheremetievi* Elenk. f. *scheremetievi*. С 34-х сут. в сообществе доминировали синезеленые водоросли рода *Aphanizomenon* и *Oscillatoria*. Именно в этот период отмечено наивысшее число организмов в сообществе (см. табл. 1). К концу эксперимента стали преобладать зеленые водоросли – *Coleochaete scutata*, *Stigeoclonium* sp. и увеличилась доля диатомовых водорослей, особенно численность *Navicula pupula* (см. рис. 2, д). Показатели индекса разнообразия были максимальными на 20-е и 72-е сут. (см. табл. 1). Количество видов в сообществах микроперифитона не превышало 50 (см. табл. 2). Богаче всего была фауна жгутиконосцев. К сожалению, отсутствуют литературные данные относительно влияния выделений этого растения на какие-либо организмы. Однако исследование показало, что в сообществе количество синезеленых водорослей снижалось в период поглощения питательных веществ растениями. Характер формирования микроперифитонных сообществ в варианте с *L. riparium* имеет большое сходство с контролем по таксономическому составу (см. табл. 1).

При сравнении влияний *E. canadensis* и *L. riparium* (растений, одинаково снизивших свою массу) на формирование микроперифитона активность развития зеленых водорослей в опыте с *E. canadensis* намного выше. Между контролем и вариантами с *L. riparium* и *E. canadensis* отметили наибольшее сходство состава микроперифитонных сообществ (см. табл. 1).

К третьей группе растений в исследовании отнесли *C. demersum*. Масса макрофитов этого вида увеличилась с 12.5 до 19.0 г. Присутствие *C. demersum* вызвало снижение натрия и калия в воде (см. рис. 1, а, б). Концентрация этих ионов в воде была минимальной по сравнению с другими вариантами. Содержание кальция уменьшилось к 34-м сут., затем незначительно увеличилось и во второй половине эксперимента снизилось (см. рис. 1, в). В микроперифитонных сообществах до середины эксперимента в сообществе преобладали жгутиконосцы (см. рис. 2, е). Наиболее активно развивались *Codonosiga botrytis*, *Cercomonas ovatus* (Klebs) Lemmermann, 1910, *Anisonema acinus* Dujardin, 1841. На фоне постепенного уменьше-

ния гетеротрофного звена происходило увеличение автотрофов с преобладанием диатомовых водорослей – *Achnanthes lanceolata*, *Fragillaria capucina* var. *vaucheriae* Kütz., *F. construens* f. *venter* (Ehr.) Hust – на 34-е сут., *Navicula viridula* (Kütz.) Ehr. var. *viridula* – на 49-е сут., *Achnanthes lanceolata* – на 72-е сут. В период перехода от гетеротрофного типа сукцессии к автотрофному на 34-е сут. значения индекса разнообразия Шеннона и численности организмов были максимальными (см. табл. 1). Индекс сходства сообществ микроперифитона между контролем и вариантом с *C. demersum* на протяжении эксперимента незначительно возрос. В сообществах отметили 52 вида организмов (см. табл. 2).

В присутствии *C. demersum* формирование микроперифитонных сообществ, так же, как и в предыдущих вариантах, было сопряжено с изменением состояния растений. Низкие концентрации калия, натрия в воде косвенно свидетельствуют о пониженном содержании и биогенных элементов, т.е. об олиготрофности условий. Подтверждением этого служит доминирование жгутиконосцев в сообществах, что в природных водоемах является признаком олиготрофии (Золотарев, 2003). В то же время слабое развитие синезеленых водорослей в этом варианте могло быть вызвано как пониженным содержанием биогенных элементов, так и ингибирующим действием *C. demersum* в отношении этой группы водорослей, что было показано ранее (Коган, Крайнюкова, 1977).

В отношении присутствия синезеленых водорослей в воде исследователи считают, что на их развитие ингибирующее действие оказывают фенольные соединения, которые выделяют все высшие водные растения при жизни и определенное время после смерти (Сакевич, Усенко, 2003; Романенко и др., 2005; Усенко, Сакевич, 2005). Разница заключается в количестве данных соединений. Используя эту гипотезу для проведенного исследования, можно предположить, что количество выделяемых фенольных соединений снижается по направлению – *C. demersum*, *E. canadensis*, *M. elegantula*, *L. riparium*, *E. acicularis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало большое значение макрофитов как важного фактора, регулирующего сукцессию микроперифитонных сообществ. Сообщества микроперифитона четко реагируют на изменение условий среды и отвечают изменением структуры. Увеличение разнообразия происходит в нескольких случаях: 1) в период перехода от гетеротрофного типа сукцессии к автотрофному (особенно вариант с *C. demersum*); 2) в период закончившегося разложения и начала роста растений (вариант с *E. acicularis*, *M. elegantula*) или, наоборот, в период постепенного отмирания частей растений (вариант с *E. canadensis*, *L. riparium*). Максимальная численность организмов достигается чаще всего в период образования доминирующих групп, и особенно при развитии зеленых и синезеленых водорослей. Количество видов в присутствии различных растений сопоставимо, при этом фауна жгутиконосцев в сообществах наиболее богата по сравнению с водорослями.

Анализ механизмов сукцессии микроперифитонных сообществ позволяет прогнозировать возможный ход формирования сообществ микроперифитона в присутствии изученных прибрежных растений.

Данное исследование может представлять интерес в области изучения богатства пищевых ресурсов для высших звеньев трофической цепи в отдельные моменты вегетационного периода *Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis acicularis*, *Elo-dea canadensis*, *Leptodictium riparium* и *Mougeotia elegantula*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов В.А., Тальских В.Н. Закономерности изменения перифитонных сообществ в условиях загрязнения природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1985. Т. 8. С. 44 – 59.

Быкова С.Н. Микроперифитон бобровых прудов // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 240 – 248.

Виноградов Г.А., Борисовская Е.В., Лапиров А.Г. Особенности обмена ионов кальция и магния у некоторых водных растений различных систематических групп // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, №2. С. 163 – 172.

Водоросли: Справочник. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.

Воскабович Н.Н. Видовой состав коловраток, ассоциированных с макрофитами // Биол. внутр. вод. 2006. № 4. С. 47 – 52.

Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометео-издат, 1992. 128 с.

Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов водных и прибрежных растений во внутренних водоемах // Биологические исследования в вузах Красноярского края. Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1977. С. 50 – 51.

Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов во внутренних водоемах // Водные ресурсы. 1978. № 2. С. 133 – 142.

Гуревич Ф.А., Ястребова О.Л. Фитонцидные свойства высших водных и прибрежных растений // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1977. С. 109 – 111.

Жгарева Н.Н. Биоразнообразие фауны макробеспозвоночных зарослей макрофитов и оценка качества среды // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2001. С. 82.

Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика) / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Рыбинск, 1993. 160 с.

Золотарев В.А. Сукцессии микроперифитона, связанные с изменением трофических условий в водоемах // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы Междунар. конф. / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2003. С. 43 – 44.

Коган Ш.И., Крайнюкова А.Н. Роголистник – ингибитор синезеленых водорослей в водоемах // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1977. С. 113 – 115.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1972. 472 с.

Кудрявцев В.М., Еришов Ю.В. Динамика численности микроорганизмов при разложении макрофитов // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 4. С. 20 – 25.

Любимова С.А. О роли макрофитов в миграции некоторых микроэлементов в водоеме // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1977. С. 121 – 122.

Мережко А.И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 4. С. 118 – 126.

Мережко А.И. Высшие водные растения и их значение для формирования качества воды // Проблемы экологии и альгологии. Киев: Наук. думка, 1978. С. 213 – 224.

- Метейко Т.Я.* Метаболиты высших водных растений и их роль в биоценозах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 4. С. 3 – 14.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Определитель низших растений. Водоросли: В 2 т. М.: Сов. наука, 1953. Т. 1. 396 с.; Т. 2. 312 с.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1951. Вып. 4. 619 с.
- Протасов А.А.* О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 1. С. 97 – 103.
- Раилкин А.И.* Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во С.-Петерб. гос. ун-та, 1998. 267 с.
- Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М.* Метаболические механизмы взаимодействия высших водных растений и синезеленых водорослей – возбудителей «цветения» воды // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, № 3. С. 45 – 57.
- Рыбакова И.В.* Микрофлора перифитона макрофитов Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2006. № 2. С. 13 – 18.
- Сакевич А.И., Усенко О.М.* Экзометаболиты водных макрофитов фенольной природы и их влияние на жизнедеятельность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39, № 3. С. 36 – 44.
- Семенченко В.П.* Роль макрофитов в изменчивости структуры сообщества зоопланктона в литоральной зоне мелководных озер // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 89 – 96.
- Строганов Н.С.* Взаимоотношения синезеленых водорослей с другими водными организмами // Биология синезеленых водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1964. С. 80 – 98.
- Усенко О.М., Сакевич А.И.* Аллелопатическое влияние высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, № 1. С. 55 – 67.
- Фауна аэротенков. Атлас / Под ред. Л.А. Кутиковой. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 264 с.
- Prescott G.W.* Objectionable algae with special reference to the killing of fish and other animals // Hydrobiologia. 1948. № 1. P. 1 – 13.
- Smith V.H.* Low nitrogen to phosphorus favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton // Science. 1983. Vol. 225. P. 669 – 671.