

УДК 574.586(28)

ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ МАЛОЙ РЕКИ

И. А. Скальская

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

Поступила в редакцию 19.11.12 г.

Особенности сукцессий зооперифитона в бобровых прудах малой реки. – Скальская И. А. – В верховьях малой р. Латка (приток Рыбинского водохранилища) в первый год после появления бобровой плотины при увеличении глубин и снижении скоростей течения наблюдалось расширение видового разнообразия зооперифитона и усиление развития сукцессионных процессов за счет возрастания обилия личинок хирономид возраста I. В бобровом пруду, зараставшем кубышкой жёлтой, сукцессии зооценозов в сильной мере зависели от обилия вегетирующих и отмирающих растений. В вегетационный период с обильным развитием кубышки богатство формирующихся сообществ снижалось и возрастало на следующий год при ее слабом развитии и интенсивном разложении старых растений. Непосредственно ниже одной из бобровых плотин при нестабильном уровне воды и режиме течений на итоги сезонных сукцессий зооценозов негативное влияние оказывали моллюски, которые могли почти полностью очищать субстраты от обрастаний.

Ключевые слова: малая река, бобровые пруды, зооперифитон, сукцессия.

Zooperyphyton succession features in beaver ponds of a small river. – Skal'skaya I. A. – This zooperiphyton study, conducted in the upper reaches of a small river (the Latka River, a tributary of the Rybinsk Reservoir) during the first year after construction of a beaver dam, shows that, as depth increases and current decreases, the specific zooperiphyton diversity increases and the succession processes are intensified due to the increasing abundance of chironomid larva of age I. In a candock-overgrown beaver pond, the zoocenosis successions depended to a large extent on the abundance of vegetating and dying plants. During the vegetation period, with the abundant growth of candock, the richness of the developing communities decreased but increased in the following year as the candock development declined and old plants intensively decomposed. Right below one of the beaver dams, at an unstable water level and flow regime, the results of the seasonal zoocenosis successions were negatively affected by mollusks which could almost completely have cleaned the substrates out of periphyton.

Key words: small river, beaver ponds, zooperiphyton, succession.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения сукцессионных процессов в различных экосистемах весьма сложна и недостаточно разработана. В водной биогеоценологии она усугубляется большим разнообразием и многокомпанентностью биотопических группировок гидробионтов, ограниченностью визуальных наблюдений, трудностями в организации синхронных наблюдений на водоёме с привлечением необходимого числа профильных специалистов.

В масштабе десятилетий, столетий и более структурные изменения в различных биотопических группировках организмов, связанные с развитием всей биоты,

ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ

реализуются в ходе сезонных и годовых сукцессий, т.е. природа пребывает в состоянии эволюционной и экологической адаптации (Бигон и др., 1989). В связи с этим, для установления общих закономерностей формирования структуры сообществ в качестве единицы сравнительной биогеоценологии целесообразно использовать элементарную, возобновляющуюся ежегодно, сезонную (или годовую) сукцессию в единстве со средой обитания (Скальская и др., 2003).

Наименее исследованы сукцессионные процессы различных группировок беспозвоночных в малых реках, в частности крайне мало данных о процессах формирования структуры зооценозов перифитона в бобровых прудах.

Цель работы – изучить особенности сезонных сукцессий зооперифитона в бобровых прудах малой р. Латка (приток Рыбинского водохранилища), выявить основные факторы, оказывающие влияние на формирование структуры зооценозов в разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы зооперифитона собирали в 2003 – 2005 гг. на пяти станциях р. Латка с помощью метода искусственных субстратов (деревянных брусьев), а также с естественных биотопов (затопленной древесины и камней). Применение метода искусственных субстратов в данном случае позволило рассматривать его как полуксperimentalное исследование непосредственно в новых, появившихся в водотоке, зоогенных прудах. Для анализа сукцессионных процессов использовали материалы, полученные с искусственных субстратов на трех станциях – в верхнем течении реки (ст. 3), в бобровом пруду, расположенном выше стоков сыроваренного завода (ст. 4), и на станции, находившейся ниже самой высокой бобровой плотины (ст. 6). Карта-схема водотока, а также подробная методика установки субстратов и последующего сбора и обработки полученных материалов для водохранилищ, озер и малых рек стандартизированы и опубликованы ранее (Скальская, 2002; Экосистема малой реки..., 2007). Всего собрано 96 количественных проб.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования, проведенные на малой р. Латка, которая в течение многих лет загрязнялась стоками сыроваренного завода, а с 2000-х гг. заселялась бобрами, показали сложную картину сезонных изменений структуры зооперифитона на различных участках реки.

Верховье реки (ст. 3). До появления бобровой плотины основные экологические факторы на этой станции относились к числу ингибирующих сукцессионные процессы, среди которых – небольшие глубины, ограничивающие жизненное пространство для беспозвоночных, сравнительно низкий прогрев воды, слабое развитие фитообрастаний и недостаток пищевых ресурсов. В 2003 г. величины численности и биомассы были низкими и в течение сезона не превышали соответственно 5000 экз./м² и 0.8 г/м² (рис. 1) без явных лидеров, кроме расселительных стадий личинок хирономид возраста I, которые иногда составляли до 79% общей численности зооперифитона. Молодь личинок ручейников, подёнок и веснянок не играла заметной роли в зооценозах. В сентябре в категории субдоминантов по численно-

сти отмечены личинки хирономид *Diamesa* sp. (17.6%), в октябре – *Paratanytarsus confusus* Palmen, 1960 (9.2%). По биомассе эпизодически доминировали немногочисленные крупные личинки ручейников, моллюски и личинки подёнок. В начале

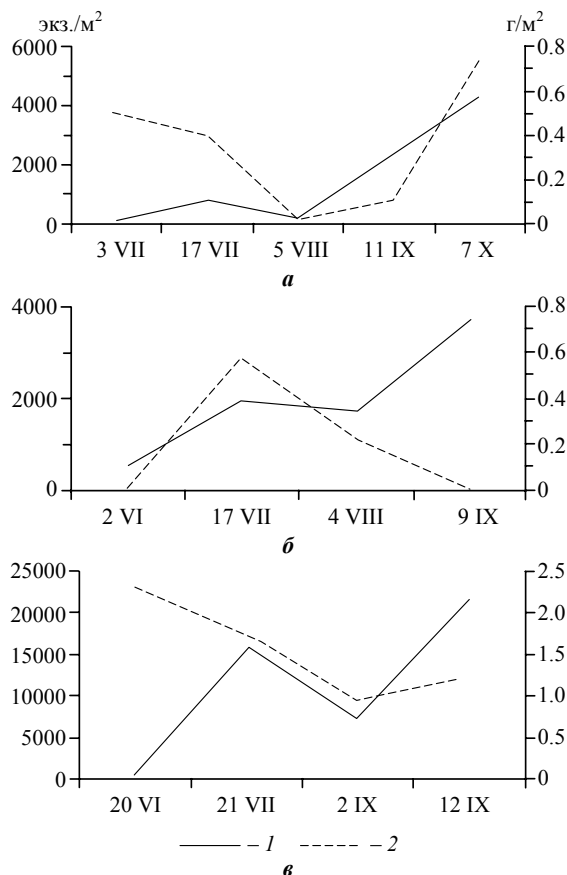


Рис. 1. Численность и биомасса зооперифитона на ст. 3 р. Латка в 2003 г. (а), 2004 г. (б), 2005 г. (в): 1 – численность, 2 – биомасса

сти зооперифитона (21700 экз./м²). Эти показатели значительно превосходили аналогичные результаты за предыдущие годы. По-прежнему сохранялось доминирование за личинками хирономид возраста I, за счет которых в основном и произошло увеличение общей численности, причем их доля возросла до максимальных величин – 93.3%. Подобные изменения не привели к существенному повышению величин биомассы. В середине октября основную ее долю составляли личинки хирономид *Polypedilum exsectum* (Kieffer, 1916) (46.8%), личинки хирономид возраста I (17.8%), *Tanytarsus verralli* Goetghebuer, 1928 (13.8%) и личинки ручейни-

октября зарегистрировано максимальное число видов – 14.

В 2004 г. эпизодическое увеличение глубин и скоростей течения за счет дождевых паводков не изменило общего хода сукцессионных процессов. Число видов и величины общей численности зооценозов оставались сходными с таковыми в прошлом вегетационном сезоне с лидирующими позициями личинок хирономид возраста I (до 71%). Наблюдалось существенное увеличение показателей биомассы сообщества, связанное с появлением в июле многочисленных крупных личинок ручейников *Chaetopteryx* gr. *villosa* Fabricius, 1798, в августе – *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834), которые составили соответственно 97.2 и 58.7% от общих показателей.

В 2005 г. радикальное изменение гидрологической ситуации на этой станции за счет появления новых бобровых плотин и, как результат, устойчивого увеличения водности способствовало расширению в осенний период видового богатства (19 таксонов) и численно-

ков *Lype phaeopa* (Stephens, 1836) (10.6%). Следовательно, увеличение водности на данном этапе изменения гидрологического режима способствовало расширению видового богатства зооценоза и обилия расселительных личинок хирономид, но еще не привело к значительному улучшению трофических условий для беспозвоночных. В дальнейшем при сохранении высокого уровня воды экологическая ситуация может измениться и привести к усложнению сукцессионных процессов.

Бобровый пруд, располагавшийся выше стоков сыроваренного завода (ст. 4). В течение 2003 – 2004 гг. глубина станции оставалась довольно стабильной и колебалась от 90 до 120 см. Грунт представлен двумя слоями: сверху серый ил с многочисленными отмирающими и вегетирующими растениями, а под ним – черный. Течение фактически отсутствовало. Пруд хорошо прогревался. В 2003 г. температура воды здесь на 3 – 4°C была выше, чем на фоновой станции. В 2004 г. разница в прогреве между ними сократилась, в основном из-за менее благоприятных погодных условий. Осенью станция была затоплена вследствие подпора, созданного новой бобровой плотиной. В 2005 г. местоположение точки отбора проб перенесли примерно на 15 – 20 м ниже по течению реки, и она оказалась в зоне, ранее загрязнявшейся стоками завода.

Отличительная особенность данного участка водотока заключалась в обильном зарастании кубышкой желтой. Водные растения, как в течение жизни, так и после отмирания, участвуют в трофическом цикле всех звеньев пищевой цепи. С растениями в той или иной степени связаны многие группы беспозвоночных. Наличие водных растений, слабая проточность в значительной мере определили видовой состав основных групп обитателей, в составе которых личинки хирономид, моллюски, водяной ослик и др. В 2003 г. плотные заросли кубышки не способствовали развитию обитателей (рис. 2), а, скорее всего,

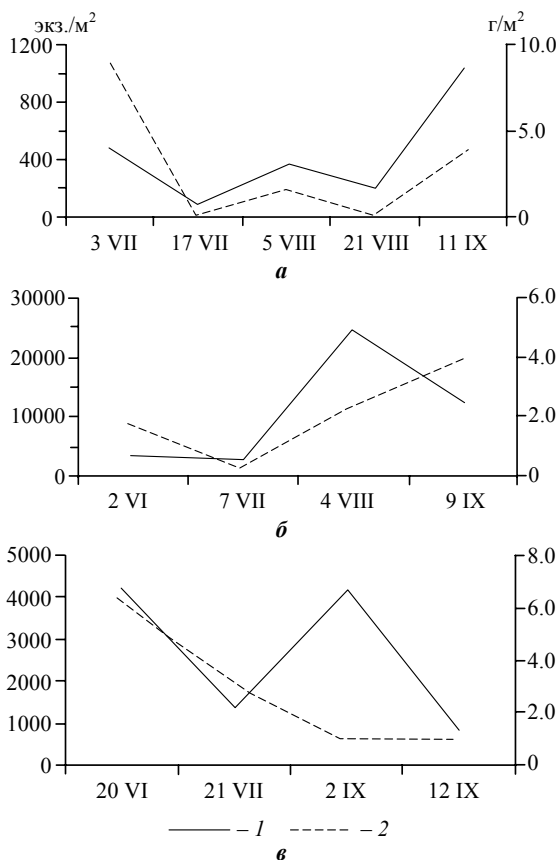


Рис. 2. Численность и биомасса зооперифитона на ст. 4 р. Латка в 2003 г. (а), 2004 г. (б) и 2005 г. (в): 1 – численность, 2 – биомасса

подавляли этот процесс, возможно, за счет прижизненных выделений фитонцидов, ингибирующих беспозвоночных, а также и неблагоприятного кислородного режима в придонных слоях. Личинки хирономид возраста I имели крайне низкую численность, которая не превышала 360 экз./м² (26.5%). В течение сезона постоянно доминирующей группы беспозвоночных не зарегистрировано. Летом в бедных зооценозах на всех горизонтах могли доминировать моллюски – молодь планорбид, *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758), *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758), на долю которых приходилось до 58.8% численности и 90.3% биомассы (соответственно 540 экз./м² и 1.1 г/м²). Эпизодически заметную роль в зооценозе занимали водяные ослики, пиявки *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758), *Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758) и крупные личинки ручейников *Phryganea bipunctata* Retzius, 1783. В течение сезона в зооценозах насчитывалось до 6 – 8 видов в пробах и лишь в сентябре их количество увеличилось до 14.

В начале июня 2004 г. разлагавшиеся листья и стебли кубышки жёлтой прошлого вегетационного сезона оказались в придонных слоях. Свежие вегетирующие растения развивались медленно и слабо, а в начале сентября отмирали. Изменение экологической ситуации существенно отразилось на обогащении видового состава сообществ на всех горизонтах, число видов в процессе формирования сообществ возрастало от 8 до 38. Интенсифицировались процессы размножения обростателей, и в итоге численность зооценозов по сравнению с предыдущим сезоном возросла на порядок и более (см. рис. 2). Среди многочисленных групп беспозвоночных доминировали личинки хирономид. Их доля по численности с начала лета к осени снижалась с 87.9 до 54.9%, причем основной вклад в общую численность вносили личинки возраста I. Состав преобладающих видов личинок старших возрастных групп по численности в начале каждого месяца изменялся следующим образом: в июне доминанты не зарегистрированы; в июле преобладали *Chironomus* gr. *plumosus* (15.0%), *Cricotopus* gr. *sylvestris* (5.0%); в августе – *Tanytarsus verralli* (9.2%), *Paratanytarsus confusus* (4.8), в сентябре – *Ablabesmyia* gr. *monilis* (Linnaeus, 1758) (11.1%), *Chironomus* f.l. *plumosus* (10.3%). Осенью в состав лидирующих групп по численности входили олигохеты, главным образом *Dero obtusa* d'Udekem, 1855 (32.5%). Крупные беспозвоночные – моллюски, личинки ручейников, пиявки, хотя и присутствовали в зооценозе, но играли второстепенную роль, поэтому увеличения биомассы по сравнению с прошлым сезоном не наблюдалось.

В 2005 г. изменение расположения этой станции отразилось на структуре формирующихся зооценозов. Иные условия обитания привели к соответствующей перегруппировке состава зооценоза, подтверждающей ранее высказанное положение о высокой мозаичности структуры формирующихся сообществ по всей длине реки (Скальская, 2007). В этой зоне, несмотря на прекращение сброса сточных вод сыроваренного завода, донные накопления органических веществ продолжали оказывать влияние на гидробионтов. В течение всего сезона доминировали личинки хирономид с высоким разнообразием р. *Chironomus*, среди которых в июне по численности преобладали *Chironomus pseudothummi* Strenzke (27.4%), *Ch. melanotus* Keyl (11.8%) и *Ch. piger* Strenzke (10.4%), в июле – *Ch. parathummi* Keyl (22.2%), в начале сентября – *Ch. pseudothummi* (23.8%), в середине октября –

Ch. pseudothummi (44.1%) и *Ch. parathummi* (23.5%). Несмотря на присутствие этих личинок хирономид, которые служат показателями сапробиотических условий, невысокие количественные уровни их обилия позволяют сделать вывод о наличии «следов» прошлых перегрузок органическими веществами этого участка реки.

Бобровый пруд, располагавшийся ниже стоков сыроваренного завода (ст. 6). Станция находилась примерно в 1.0 км от места выпуска стоков завода и ниже самой высокой бобровой плотины, которая иногда разрушалась дорожными рабочими. Для этого участка свойствен переменный режим течения от 0 до 20 – 30 см/с, который зависел от состояния вышерасположенной бобровой плотины и появления новой нижерасположенной. В соответствии с этим глубина станции изменялась в пределах от 22 до 70 см. Растительность отсутствовала, грунт – песчаный ил.

Этот участок реки находился под воздействием в значительной степени разбавленных стоков и подвергшихся очищению за счет жизнедеятельности сапробиотических беспозвоночных, развивавшихся в вышерасположенной сильно загрязненной зоне. В начале июня 2004 г. сформировался богатый и разнообразный зооценоз с высокой численностью (18800 экз./м²) и биомассой (3.3 г/м²), включавший личинок хирономид, олигохет, нематод, личинок ручейников и личинок подёнок, из которых на долю первых двух групп приходилось 96.9% численности и 11.9% биомассы (рис. 3). Личинки хирономид возраста I составляли 69.3% численности и в последующий период их роль снизилась. Крупные, но немногочисленные личинки ручейников *Limnephilus decipiens* (Kolenati, 1848) и личинки подёнок *Cloen dipterum* (Linnaeus, 1758) составляли 87.9% биомассы. Через месяц происходило резкое снижение численности зооперифитона, которая при некотором увеличении в августе в осенний период оказалась минимальной. Динамика биомассы имела противоположную тенденцию. С появлением в начале июля единичных экземпляров *Anisus contortus* (Linnaeus, 1758) и *A. acronicus* (Ferussac, 1807) начинался период доминирования моллюсков по биомассе.

В августе отмечено наибольшее видовое богатство зооперифитона, включавшее 26 видов. Лидером среди моллюсков были *Planorbis planorbis* (Linnaeus,

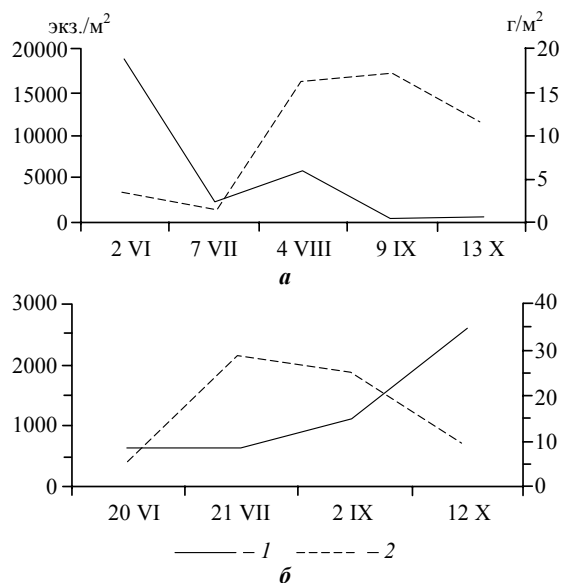


Рис. 3. Численность и биомасса зооперифитона на ст. 6 р. Латка в 2004 г. (а) и 2005 г. (б): 1 – численность, 2 – биомасса

1758), а в целом на долю этой группы беспозвоночных приходилось 5.2% численности и 76.5% биомассы. Одновременно высоким разнообразием отличались личинки хирономид. Среди представителей р. *Chironomus* доминировали *Chironomus parathummi*, *Ch. piger* и младшие возрастные группы, вместе составлявшие 61.2% численности и 19.8% биомассы. Среди других представителей личинок хирономид замечен вклад в общую численность *Cricotopus* gr. *sylvestris* (13.4%), остальные малочисленны.

К началу сентября крупные моллюски *Limnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Planorbis planorbis* почти полностью очистили субстраты от мелких беспозвоночных. Число видов, с учетом моллюсков, снизилось до 5. В октябре отмечено увеличение числа видов до 9 и появление на субстратах личинок хирономид и олигохет.

В 2005 г. загрязнение реки стоками сыроваренного завода прекратилось, что способствовало улучшению экологической ситуации в водотоке и выпадению из состава зооперифитона личинок р. *Chironomus*. Лидирующей группой по биомассе оставались моллюски. Эпизодически они доминировали и по численности. К числу лидеров относились *Planorbis planorbis*, *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758), *Limnaea lagotis* (Schrank, 1803). В летне-осенний период по мере снижения прессы на мелких беспозвоночных со стороны крупных моллюсков происходило постепенное увеличение видового богатства зооперифитона с 8 видов в конце июня до 22 в середине октября. К этому времени доминирующей по численности группой беспозвоночных стали личинки хирономид (74.3%), с максимальной долей личинок возраста I (51.3%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В малой р. Латка структурные изменения в зооценозах тесно связаны с гидрологическими и гидрохимическими особенностями водотока, важнейшие из которых – глубина (объем жизненного пространства для гидробионтов), скорость течения, наличие мелких прибрежных рефугиальных участков, зарастаемость, антропогенное и зоогенное загрязнение, а также обеспеченность пищей гидробионтов. При наличии на ее протяжении бобровых прудов даже при нестабильном уровненом режиме идут мелкомасштабные (или локальные) сукцессии. Сукцессионные процессы в реке могут прерываться дождевыми паводками и в это время происходит частичное разрушение сформированных сообществ и обновление, промывка биотопов, на которых будут возникать новые структуры. Ограниченный объем жизненного пространства для беспозвоночных, высокая динамичность среды в р. Латка сопровождались формированием эфемерных сообществ, включавших короткоциклового вида с высоким потенциалом возобновления новых структур за счет отрождения молоди, поэтому относительной стабилизации в сообществах не наблюдалось.

В верховьях реки в естественных условиях водотока к числу факторов, сдерживавших развитие зооценозов перифитона, относились маловодность, недостаточная обеспеченность пищей гидробионтов. На первых этапах увеличения объемов воды в результате появления бобровых плотин происходило расширение ви-

ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ

догового богатства беспозвоночных и возрастание численности личинок хирономид возраста I, но величины биомассы оставались низкими.

В бобровом пруду (ст. 4), зарастающем кубышкой жёлтой, ход сезонной динамики и структура формирующихся сообществ были тесно связаны с обилием вегетирующих и отмирающих растений. В годы, благоприятные для их активной вегетации, процессы формирования зооперифитона подавлялись и, наоборот, при снижении плотности зарослей и отмирании массы растений предыдущего вегетационного сезона формировались разнообразные и богатые зооценозы.

На участке реки, расположенном ниже бобровой плотины (ст. 6) с нестабильным уровнем воды, режимом течений и антропогенной нагрузкой формировались разнотипные структуры зооценозов, соответствовавшие уровню загрязнения. Ход сукцессий могли нарушать брюхоногие моллюски, способные к почти полному уничтожению развивавшихся на субстратах обрастаний. Снижение пресса всеядных беспозвоночных в осенний период приводило к увеличению видового богатства и доминированию в зооперифитоне личинок хирономид.

Автор благодарен заведующему лабораторией экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод РАН, доктору биологических наук А. В. Крылову – организатору и руководителю гидробиологических исследований на р. Латка. Без его поддержки и конкретной помощи в проведении методически трудоемких работ, требующих больших физических усилий по установлению искусственных субстратов и последующих сборов проб, выполнение намеченной программы стало бы невозможным. Автор признателен всем сотрудникам, принимавшим участие в исследовании экологии реки, в том числе, ныне покойному, высокопрофессиональному специалисту по бентосу, кандидату биологических наук А. И. Баканову, радость общения с которым помогала в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М. : Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
- Скальская И. А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Рыбинск, 2002. 256 с.
- Скальская И. А. Зооперифитон реки в 1996, 2003 – 2004 гг. Сравнение таксономического состава зооперифитона и зообентоса // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 216 – 239.
- Скальская И. А., Баканов А. И., Флеров Б. А. Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса // Биология внутренних вод. 2003. № 4. С. 3 – 9.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 368 с.