

На правах рукописи

Астахов Максим Владимирович

**ДРИФТ ФИТО- И ЗООБЕНТОСА В МОДЕЛЬНОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКЕ
КЕДРОВОЙ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)**

03.00.18 – гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток

2009

Работа выполнена в Лаборатории пресноводных сообществ
Биолого-почвенного института ДВО РАН

Научный руководитель

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Богатов Виктор Всеволодович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
доцент
Фадеева Наталия Петровна

доктор биологических наук
Тиунова Татьяна Михайловна

Ведущая организация

Зоологический институт РАН

Защита состоится 25 декабря 2009 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17. Факс: (4232) 310900. Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан « » ноября 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы: Знание механизмов устойчивости природных комплексов разного типа необходимо для реалистических прогнозов влияния глобального изменения климата на биосферу (Collins, 2008), сохранения биоразнообразия планеты и неистощительного использования биологических ресурсов (Долговременная..., 1994). Считается, что проточные экосистемы небольшой протяженности по сравнению с другими природными комплексами наиболее удобны для натурных наблюдений и экспериментов, поскольку их части хорошо разграничены; при этом такие экосистемы чрезвычайно динамичны, что позволяет исследовать эффекты краткосрочных воздействий (Dodds et al., 2008). Несмотря на то, что каждая из речных систем неоднородна на своем протяжении и характеризуется продольной зональностью факторов среды и биоты, все разнообразие таких систем (или их зон) может быть сведено к ограниченному числу детально изученных моделей (Леванидова и др., 1989).

Большинство малых рек юга Дальнего Востока России (ДВР) относится к категории лососевых, поскольку служат местами воспроизводства тихоокеанских лососей. Муссонный климат этого региона обуславливает повышенный уровень динамичности речной биоты, а также высокую степень её зависимости от экстремальных природных событий (паводки, засуха, промерзание русла, биогенная нагрузка). В то же время, определенное чередование паводковых и меженных периодов служит необходимым условием поддержания высокого уровня биоразнообразия дальневосточных водотоков (Богатов, 1995, 2008).

Особую роль в поддержании целостности подобных реобиомов играет дрейф фито- и зообентоса (перемещение донных водорослей и беспозвоночных вниз по течению), обеспечивающий связь между сетью разобщенных в пространстве локальных сообществ.

Несмотря на полувековую историю специальных исследований дрейфа речного бентоса многие вопросы, касающиеся данной тематики, и по сей день остаются нерешенными. До сих пор нет четкого представления о суточной и сезонной динамике этого процесса. Практически отсутствует информация о дрейфе в период ледостава. Недостаточно сведений о колонизационной активности фитобентоса, взаимосвязи показателей обилия зообентоса на грунте и в дрейфе, характере вертикального распределения сиртона в речном потоке и т.п.

Цель и задачи исследования: Цель работы – изучить динамику дрейфа бентосного сообщества на примере модельной лососевой реки юга ДВР во все сезоны года. Основные задачи исследования:

1. Изучить сезонную и суточную колонизационную активность фитобентоса.
2. Исследовать сезонную и суточную динамику дрейфа зообентоса.

3. Оценить зависимость дрефта зообентоса от его численности и биомассы на грунте.

4. Исследовать вертикальное распределение дрейфующих беспозвоночных.

Научная новизна: Впервые для речных систем юга ДВР выявлена суточная периодичность колонизации субстратов бентосными водорослями. Экспериментально доказано, что в разные сезоны года колонизационная активность донных водорослей неодинакова. Установлено, что активный дрефт водных беспозвоночных наблюдается не только в период открытой воды, но и в условиях ледостава. Впервые показано, что в холодное время года в отличие от теплого сезона преобладает дневной тип дрефта. Обнаружена синхронность массовых подъемов в толщу потока у беспозвоночных отдельных таксономических групп.

Благодаря использованию пробоотборника собственной конструкции, впервые для малой лососевой реки выявлена вертикальная стратификация сиртона.

Теоретическая и практическая значимость: Данные о дрефте фито- и зообентоса могут быть использованы при разработке теории функционирования речных экосистем и применимы для прогноза развития реобиомов в условиях глобального изменения климата. Таксономический состав, количественные и структурные характеристики дрефта важны при оценке качества воды и кормовой базы рыб, а также расчета продукции сообществ малых водотоков юга ДВР.

Выявленные закономерности могут найти применение при подготовке учебных курсов по гидробиологии и экологии текучих вод.

Личное участие в получении научных результатов: В работе использованы материалы, собранные лично автором (36 проб зообентоса, 651 проба дрефта и 20 проб фитобентоса). Собранные автором качественные и количественные пробы фитобентоса обработаны Т.В. Никулиной (БПИ ДВО РАН). Пробы зообентоса и дрефта обработаны автором (идентифицировано и взвешено свыше 60 тыс. особей). Планирование работ, выполнение экспериментов и математический анализ проведены самостоятельно. Автор лично сконструировал прибор, позволяющий дифференцированно облавливать разные горизонты водотока. Интерпретация полученных результатов проведена совместно с научным руководителем В.В. Богатовым. Все литературные данные, использованные в работе, имеют ссылки на источники.

Апробация работы: Результаты работы были представлены на Международной конференции «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (Ростов-на-Дону, 2007), на II Всероссийской школе-семинаре с международным участием «Биоразнообразие беспозвоночных животных» (Томск, 2007), на III Всероссийской конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пушино, 2008), на IV чтениях памяти В.Я. Леванидова (Владивосток, 2008), на конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008), на II Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы

изучения краевых структур биоценозов» (Саратов, 2008), на Всероссийской школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2008), на III Международном экологическом форуме «Природа без границ» (Владивосток, 2008) и на X съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009).

Публикации: По теме диссертации опубликовано 12 работ, в том числе одна в журнале из списка, рекомендованного ВАК РФ.

Структура и объем диссертации: Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и 24 приложений. Работа изложена на 130 страницах, содержит 12 таблиц и 33 рисунка. Список литературы включает 210 источников, из них 109 на иностранных языках.

Благодарности: Автор глубоко признателен научному руководителю д.б.н. В.В. Богатову за помощь в интерпретации материала, выборе приоритетов и плодотворную критику, а так же к.б.н. Т.В. Никулиной за обработку проб фитобентоса. Автор благодарен д.б.н. В.А. Тесленко, М.А. Макаренко, К.А. Семенченко, Т.С. Вшивковой, д.б.н. М.Г. Пономаренко, к.б.н. Л.А. Прозоровой, к.б.н. С.Л. Кочариной, к.б.н. В.С. Сидоренко, д.б.н. А.С. Лелею, Г.Ш. Лаферу, к.б.н. Е.А. Беляеву (БПИ ДВО РАН), а также д.б.н. С.Э. Спиридонову (ИПЭЭ РАН) за обучающие консультации по определению беспозвоночных; д.б.н. Е.А. Макаренко, к.б.н. Л.А. Медведевой (БПИ ДВО РАН), к.б.н. В.В. Мордуховичу (ДВГУ), к.б.н. В.А. Надточему (ТИНРО-центр), к.б.н. А.Ю. Семенченко (АНО "СЛИ"), А.Б. Крашенинникову (ПермГУ), д.б.н. А.В.Чернышеву и к.б.н. Г.М. Каменеву (ИБМ ДВО РАН) за поддержку и полезные рекомендации. Считаю приятным долгом выразить благодарность всем сотрудникам Государственного природного биосферного заповедника «Кедровая Падь», особенно В.В. Бобровскому, Н.А. Ворониной, В.В. Воронину, к.б.н. Е.И. Коркишко, Д.Н. Кочеткову, к.б.н. И.В. Масловой и к.б.н. Ю.А. Мельниковой за доброжелательное отношение и содействие. Благодарю также своих родных А.А. Астахову и М.А. Кравченко за понимание и реальную помощь в работе.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Дрифт реофильных организмов (литературный обзор)

В главе изложена информация о современном состоянии изученности суточной и сезонной динамики дрифта фито- и зообентоса, рассматривается вопрос о связи между обилием беспозвоночных в сиртоне и на грунте, а так же некоторые аспекты исследований вертикальной стратификации сиртона.

Глава 2. Материал и методики

2.1. Материал исследования. Для проведения данной работы в качестве модельного объекта была выбрана лососевая р. Кедровая (Амурский залив Японского моря). Такому выбору способствовало два обстоятельства: с одной стороны, участок реки, на котором планировалось проведение работ, не испытывает антропогенного влияния, так как находится в пределах Государственного природного биосферного заповедника «Кедровая Падь», а с другой – флора и фауна этой реки хорошо изучены (Кухаренко, 1972; Леванидов, 1977; другие).

Материал собран автором на полугорном участке среднего течения реки (рис. 1) с июня 2006 по ноябрь 2007 года. Ширина потока в районе наблюдений составляет около 7–12 м, максимальная глубина – 0,5–0,6 м; грунт преимущественно разнородный, с преобладанием гравийно-галечной фракции. За время работы изучено 20 проб фитобентоса, 36 проб зообентоса и 651 проба дрефта.

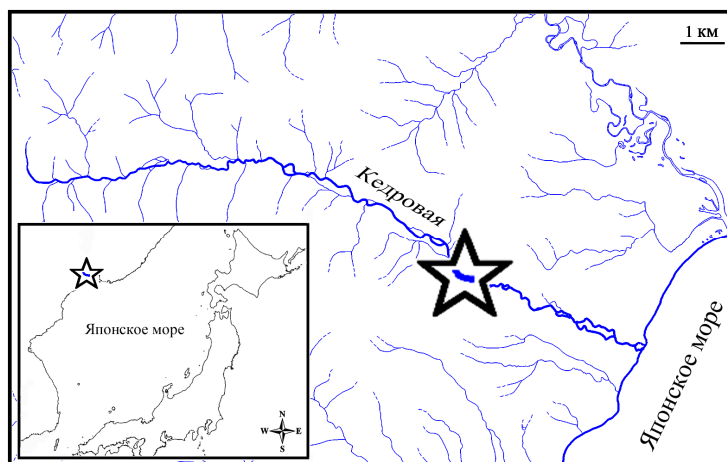


Рис. 1. Бассейн р. Кедровая. Звездочкой отмечен участок работ

2.2. Физико-географическая характеристика бассейна р. Кедровая. По литературным данным приведены физико-географическое описание бассейна р. Кедровая и её гидрологические характеристики.

2.3. Методики сбора материала

2.3.1. Сбор фитобентоса. Оценку дрефта водорослей проводили посредством изучения их колонизационной активности с использованием искусственных субстратов (Peterson, 1996), в качестве которых применяли керамическую неглазурованную плитку, площадью 231 см². Всего было выполнено 4 суточные серии по экспериментальному заселению плитки водорослями: 16–17 II, 15–16 V, 13–14 VIII и 11–12 XI 2007 г. Учетные сутки разбивали на 4 шестичасовых периода экспозиции искусственного субстрата: с 13:00 до 19:00, с 19:00 до 01:00, с 01:00 до 07:00 и с 07:00 до 13:00. В начале и конце каждого периода определяли температуру воды и воздуха, отмечали метеорологические условия момента. Скорость течения измеряли гидрометрической вертушкой ГР-55. При работе плитку укладывали в водоток на

глубину 0,2–0,3 м. По истечении периода экспозиции плитку вынимали из реки, а на ее место устанавливали новую. Затем, посредством жесткой капроновой щетки и небольшого количества фиксатора, водоросли с экспонированного субстрата смывали в кювету. Полученную пробу сливали в чистый сухой флакон. Добавлением фиксатора объем пробы доводили до объема флакона и герметично закрывали. В качестве фиксатора использовали 4 %-ый водный раствор формальдегида. Параллельно отбирали пробы фитобентоса с камней – естественных донных субстратов. Площадь проекции камней, с которых были смыты водоросли определяли весовым методом (Жадин, 1940).

2.3.2. Сбор зообентоса и беспозвоночных, участвовавших в дрефте. За период наблюдений было выполнено 12 количественных сборов зообентоса и столько же суточных серий сборов дрефта беспозвоночных. Во избежание воздействия лунного света на суточную активность дрейфовавших гидробионтов, материал отбирали в условиях новолуний: 25–26 VI, 25–26 VII, 23–24 VIII, 22–23 IX, 21–22 X, 20–21 XI и 19–20 XII 2006 г., а также 19–20 I, 16–17 II, 19–20 III, 17–18 IV и 15–16 V 2007 г. На разнородном грунте отбор зообентоса проводили посредством складного бентометра (Богатов, 1994; Методические..., 2003), площадью захвата $\frac{1}{16}$ м² (ячейка сетного мешка 220 мкм), в 2-х повторностях. Кроме того, в каждую дату с отдельных 8 валунов получали интегрированную пробу путем смыва беспозвоночных и последующим определением площади проекции камней весовым методом (Жадин, 1940). Для предотвращения потери организмов при извлечении из реки валуна, под него подводили сачок-промывалку (ячейка 220 мкм). В сачке камень переносили в ведро, на $\frac{2}{3}$ наполненное водой и тщательно обмывали (Богатов, 1994; Методические..., 2003). Затем камень откладывали, а оставшуюся в ведре фракцию методом отмучивания (Жадин, 1940) процеживали через сачок-промывалку. Аналогичным способом промывали грунт из сетного мешка бентометра. Пробы фиксировали 4 % водным раствором формальдегида.

Для сбора дрефта использовали пробоотборник собственной конструкции, позволяющий дифференцировано облавливать разные горизонты потока (рис. 2). Пробоотборник состоит из стойки и закрепляемых на ней друг над другом сетных конусов. Размер ячейки каждого конуса – 220 мкм, высота

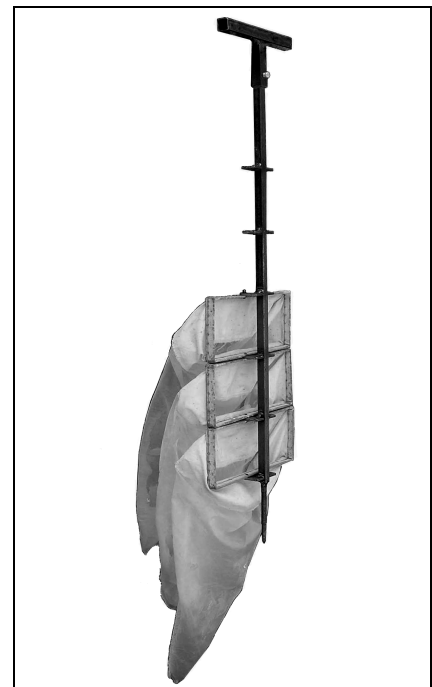


Рис. 2. Внешний вид пробоотборника для сбора дрефта на разных горизонтах потока

входной рамки – 0,1 м, ширина – 0,25 м. В работе использовали только 3 конуса. При экспозиции пробоотборник устанавливали так, чтобы суммарная высота его сетных конусов была равна глубине потока. Таким образом, все пробы дрефта были отобраны с 0,3 м глубины. Время экспозиции при каждом отборе проб составляло 300 с. Скорость течения воды измеряли на 3-х горизонтах, соответствующих положению в реке конусов пробоотборника: у дна, в срединном горизонте и у поверхности.

Отбор проб дрефта с июня по ноябрь начинали и заканчивали в 20:00, а с декабря по май в 12:00. В темное время суток отбор проб проводили каждый час, днем – каждые два часа. Исключение составила июньская серия, когда ночные ловы проводились каждые полчаса (самая короткая ночь), а также октябрьская и ноябрьская серии, когда дневные двухчасовые интервалы перемежались с четырехчасовыми. Пробы дрефта фиксировали 4%-ым водным раствором формальдегида.

2.4. Камеральная и статистическая обработка материала.

2.4.1. Обработка проб фитобентоса. Идентификация и количественный учет водорослей проведены Т.В. Никулиной (БПИ ДВО РАН). Число (N_i , кл./м²) и биомасса (B_i , мг/м²) клеток каждого i -го таксона водорослей были определены согласно ранее описанным методам (Вассер и др., 1989). Для оценки общей численности (N , кл./м²) или биомассы (B , мг/м²) полученные для каждого таксона значения суммировали:

$$N = \sum_{i=1}^n N_i \quad \text{или} \quad B = \sum_{i=1}^n B_i$$

Скорости прироста числа клеток водорослей (кл./м²/ч) и их биомассы (мг/м²/ч) на искусственном субстрате оценивали соответственно делением численности (N) или биомассы (B) водорослей на время экспозиции плиток (6 ч). Полученные показатели условно приравнивали к скоростям колонизации. Показатель среднесуточной скорости колонизации рассчитывали как среднюю геометрическую скоростей каждого учётного периода (Плохинский, 1970).

2.4.2. Обработка проб зообентоса и дрефта. Пробы зообентоса и дрефта автор просматривал под микроскопом МБС-9, при этом проводился тотальный подсчет беспозвоночных, которые определялись по возможности до вида. Взвешивание осуществлялось на торсионных весах с точностью до 1,0 и 0,01 мг, в зависимости от размера особи. Пересчёт показателей обилия населения разнородного грунта и валунов на площадь 1 м² проводили общепринятыми методами (Жадин, 1940, 1956).

Интенсивность дрефта по численности, т.е. количество (Nt_i , экз./м²·час) организмов, снесённых за учётный интервал времени ($t_i = 3600$ с) через сечение потока шириной 1 м и высотой, равной высоте каждого горизонта потока (H), определяли следующим образом: $Nt_i = [\text{улов, экз.} / (\text{площадь входного отверстия конуса, м}^2 \times \text{скорость в конусе, м/с} \times \text{время экспозиции, с})] \times (\text{площадь сечения потока, м}^2 \times \text{скорость потока, м/с} \times \text{учетный интервал времени, с})$. Данное

выражение – обобщенный алгоритм схемы, рекомендованной к применению при исследовании дрейфа (Богатов, 1994, 2005). Аналогично рассчитывали и показатель интенсивности дрейфа биомассы (Bt_i , мг/м²·час). Интегральную величину дрейфа для учетного интервала времени получали, суммируя Nt_i или Bt_i каждого горизонта. Величину суточного дрейфа ($N_{\text{сут}}$, экз./м²/сут или $B_{\text{сут}}$, мг/м²/сут) определяли как сумму результатов каждого учетного интервала:

$$N_{\text{сут}} = \sum_{i=1}^n Nt_i \quad \text{или} \quad B_{\text{сут}} = \sum_{i=1}^n Bt_i$$

В некоторых случаях в качестве альтернативного показателя интенсивности дрейфа использовали первичные данные по уловам каждого из сетных конусов пробоотборника, выраженные в численности или биомассе организмов, пронесенных через сечение сетного конуса за 300 с (5 мин). Отметим, что применение первичных данных важно при статистической обработке материала.

Кроме того, при учете объема воды, профильтрованной сетным конусом за время экспозиции, нами были рассчитаны показатели обилия сиртона (экз./м³ и мг/м³).

Характеристики дрейфа разных дат сборов сопоставляли по показателю удельного дрейфа D_c (Богатов, 2005), т.е., с учетом численности или биомассы гидробионтов на гунте:

$$D_{cn} = D_n/N \quad \text{или} \quad D_{cb} = D_b/B,$$

где D_n и D_b – интенсивность дрейфа по численности и биомассе, а D_{cn} и D_{cb} – удельный дрейфт гидробионтов, учитывающий соответственно их численность (N) и биомассу (B) на площади дна, равной 1 м².

Статистическая обработка данных проведена по руководствам Н.А. Плохинского (1970), Г.Ф. Лакина (1980), О.Ю. Ребровой (2002), в среде прикладного пакета Microsoft Office Excel 2003 и программы Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. 1984–2007).

При определении структурной иерархии основных таксономических групп зообентоса и сиртона автор пользовался критериями Чельцова-Бебутова в модификации В.Я. Леванидова (Леванидов, 1977; Леванидов, Леванидова, 1979): 15 % и более от численности (биомассы) – доминанты; 5–14,9 % – субдоминанты; 1–4,9 % – второстепенные; менее 1 % – малозначащие. Причем таксономические группы, большую часть периода исследования составлявшие по отдельности менее 15 % суточного показателя численности, при изложении материала были объединены в категорию «прочие».

Глава 3. Колонизационная активность фитобентоса

3.1. Таксономический состав водорослей на естественном и искусственном субстратах. При анализе собранного автором материала Т.В. Никулина (БПИ ДВО РАН) установила, что фитобентос естественных субстратов на исследуемом участке был представлен 61 видом (67 внутривидовых таксонов) водорослей из 4 отделов: Cyanoprocarota – 2 (2), Cryptophyta – 1 (1), Bacillariophyta – 52 (58) и Chlorophyta – 6 (6). Состав иммигрантов, собранных с керамической плитки, оказался беднее: 45 видов (49 внутривидовых таксонов) из трех отделов: Cyanoprocarota – 2 (2), Bacillariophyta – 40 (44) и Chlorophyta – 3 (3) (Богатов, Никулина, Астахов, 2009).

Попарное сравнение видового состава флоры естественных и искусственных субстратов одной и той же серии, проведенное автором с использованием коэффициента Чекановского-Сьеренсена (Песенко, 1982), показало значительную степень сходства ($k \geq 0.75$). В то же время между фоновыми сообществами водорослей и сообществами, сформированными на искусственных субстратах, были установлены различия в составе доминантов. В сезонном аспекте, как для фоновых сообществ, так и для сообществ иммигрантов максимальные коэффициенты сходства оказались характерны для холодного периода года.

3.2. Сезонная динамика колонизационной активности водорослей. Наибольшую склонность к колонизации керамической плитки проявили диатомовые и синезеленые водоросли. Темпы заселения искусственных субстратов диатомовыми водорослями в первой половине года оказались более высокими, чем во второй. При этом максимальные показатели среднесуточной скорости колонизации для представителей этого отдела были отмечены в мае (10,1 млн кл./м²/ч и 10,6 мг/м²/ч), а минимальные – в августе (1,1 млн кл./м²/ч и 0,9 мг/м²/ч). Синезеленые водоросли, напротив, в первом полугодии демонстрировали самую низкую способность к расселению, а самую высокую – во втором полугодии. Максимальные среднесуточные показатели скорости колонизации плиток данной группой водорослей были отмечены в августе (34,1 млн кл./м²/ч и 0,7 мг/м²/ч), а минимальные – в мае (1,4 млн кл./м²/ч и 0,005 мг/м²/ч).

Выявленные в р. Кедровая сезонные изменения таксономического состава иммигрантов отчасти соответствуют общей схеме сезонной сукцессии фитобентосных сообществ, согласно которой до и после весеннего половодья в перифитоне проточных водоемов доминируют диатомовые водоросли, а начиная со второй половины лета – синезеленые и зеленые водоросли (Komulainen, 2007).

3.3. Суточная динамика колонизационной активности водорослей. Наибольшее число таксонов водорослей заселяло искусственные субстраты во второй половине дня. Причем такая закономерность прослеживалась в разные сезоны года. Кроме того, в периоды массового развития диатомовых (февраль, май)

и синезеленых (август, ноябрь) водорослей выявлялась четкая суточная ритмика заселения свободных субстратов представителями этих отделов.

Диатомовые водоросли наиболее высокую иммиграционную активность проявляли только в светлый период суток, а наименьшую – в вечерний или ночной периоды (рис. 3).

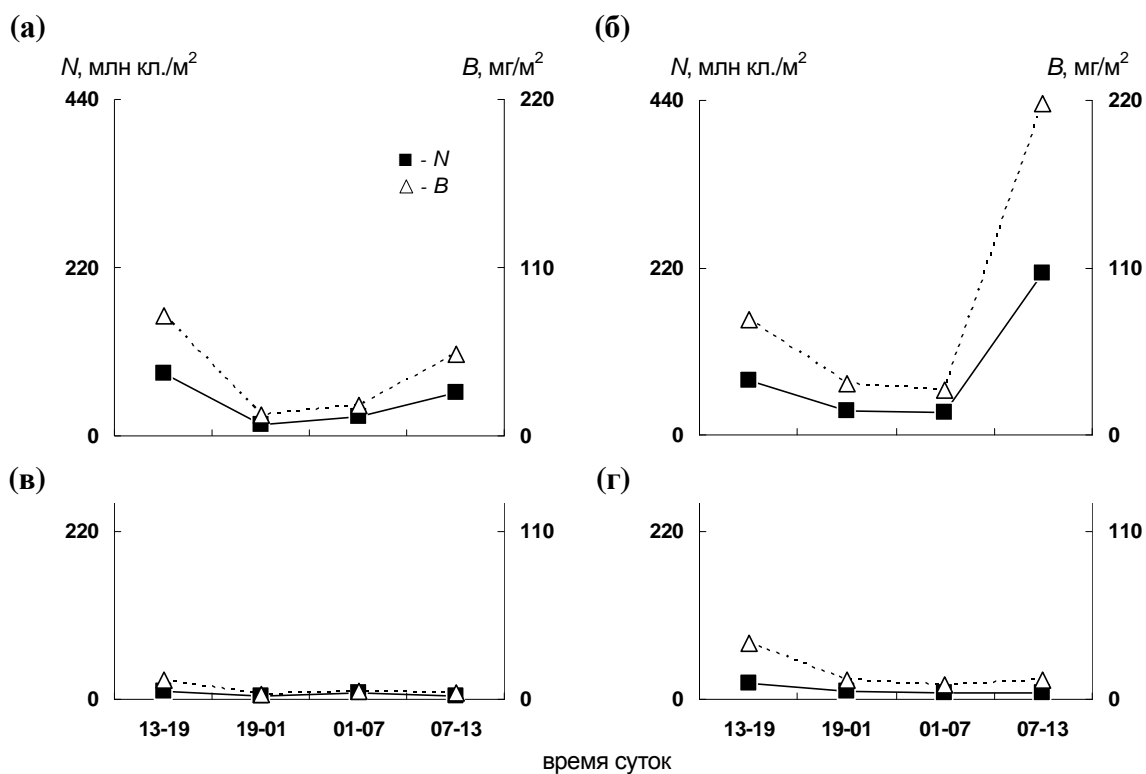


Рис. 3. Суточная динамика колонизации искусственных субстратов диатомовыми водорослями в разные сезоны 2007 г.: а) 16–17 февраля; б) 15–16 мая; в) 13–14 августа; г) 11–12 ноября; N – численность, B – биомасса

При этом в феврале максимальная и минимальная скорости колонизации субстратов диатомовыми водорослями различались в 5,5 раз по численности и в 5,8 раз по биомассе, а в мае – в 7 раз как по численности, так и по биомассе. В августе и ноябре (периоды сравнительно низкого количественного развития диатомей) показатели иммиграционной активности этих водорослей в разное время суток отличались не более чем в 2,5 раза (рис. 3). Полученные результаты согласуются с приводимыми в литературе данными о высокой колонизационной активности реофильных диатомовых водорослей в светлое время суток (Müller-Naeckel, 1970; Peterson, 1996).

У синезеленых водорослей в периоды их массовой вегетации (август, ноябрь) темпы колонизации и по численности, и по биомассе были наиболее высокими во второй половине светлого времени суток, а самыми низкими – в первой (рис. 4).

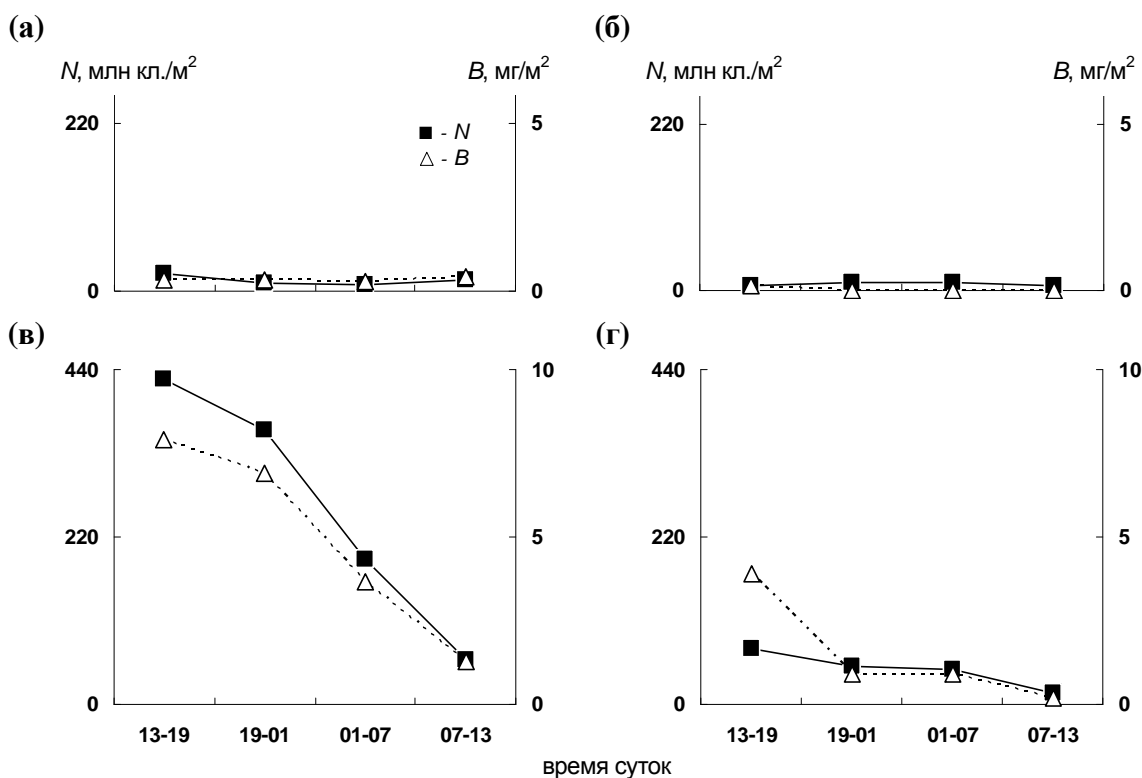


Рис. 4. Суточная динамика колонизации искусственных субстратов синезелеными водорослями в разные сезоны 2007 г.: а) 16–17 февраля; б) 15–16 мая; в) 13–14 августа; г) 11–12 ноября; N – численность; B – биомасса

В августе максимальная скорость заселения субстратов синезелеными водорослями превысила минимальную в 7 раз по численности и в 6 раз по биомассе, а в ноябре – примерно в 5 раз по численности и в 20 раз по биомассе (рис. 4). При проведении февральского эксперимента, во вторую половину дня численность закрепившихся на плитке представителей этого отдела в 3 раза превосходила аналогичный утренний показатель, причем показатели биомассы всех четырех периодов экспозиции варьировали незначительно (0,3–0,45 мг/м²). В мае различие экстремумов по численности составило всего 1,8 раза, зато после полудня темпы нарастания биомассы синезеленых водорослей в 15 раз превысили таковые для первой половины светлого времени суток. Сходная картина суточного ритма (с минимумом в утренние часы и максимумом во второй половине дня) была описана для дрефта метафитона – отделившегося от донного субстрата и всплывшего к водной поверхности конгломерата водорослей и бактерий (Макаревич и др., 2006).

Важно отметить высокую интенсивность заселения субстратов водорослями всех отделов на начальных этапах сукцессии. За 6 ч экспозиции на новом субстрате могла достигаться биомасса в 330 мг/м², что сопоставимо с минимальными фоновыми значениями, отмеченными для р. Кедровая ранее (0,1–0,5 г/м²; см: Медведева, 2001).

Глава 4. Дрифт зообентоса

4.1. Таксономический состав водных беспозвоночных в бентосе и дрифте.

Всего за период исследований в р. Кедровая было обнаружено 114 таксонов разного ранга из 20 групп водных беспозвоночных: Tricladida, Gordiacea, Nematoda, Oligochaeta, Hydracarina, Oribatida, Bivalvia, Cladocera, Copepoda, Ostracoda, Amphipoda, Collembola, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera (Nymphulinae), Megaloptera. Наибольшее разнообразие на уровне таксонов высшего ранга наблюдалось в дрифте – 18 групп. На разнородном грунте было выявлено 15, а на валунах – 13 групп водных беспозвоночных.

Сравнение таксономического разнообразия (Песенко, 1982) беспозвоночных бентоса и сиртона показало, что все коэффициенты Чекановского-Сьеренсена, рассчитанные отдельно для каждой серии сборов, превысили критическое значение ($k > 0.50$), что говорит об относительном сходстве состава бентоса и сиртона р. Кедровая. В сезонном аспекте как для бентоса, так и для сиртона самые высокие коэффициенты сходства ($k \geq 0.70$) оказались более характерными для холодного времени года. Возможно это обусловлено тем, что в теплый период, вследствие повышенных темпов развития, смена таксономического состава происходит сравнительно быстро.

4.2. Сезонная динамика зообентоса и его дрифта. Сезонная динамика реофильного зообентоса и его дрифта определяется гидрологическим режимом водотока, климатическими условиями конкретного года и фенологией доминирующих видов донных беспозвоночных (Паньков, 2004; Чебанова, 2008).

На протяжении всего периода исследований в бентосе р. Кедровая самыми многочисленными беспозвоночными были личинки двукрылых. При этом в сентябре, ноябре и декабре они были единственной группой, доминировавшей по показателю плотности на валунах. На разнородном грунте кроме двукрылых доминирующее положение по численности обычно занимали личинки поденок, однако в октябре и мае они оказывались в разряде субдоминантов. В октябре на разнородном грунте вместе с двукрылыми по плотности доминировали олигохеты и личинки ручейников, а в мае – олигохеты. В период открытой воды среди доминантов по биомассе на разнородном грунте чаще других оказывались двукрылые, ручейники, амфиподы и поденки, а на валунах – ручейники, двукрылые и поденки. В период ледостава на разнородном грунте преобладала биомасса ручейников и веснянок, а на валунах – поденок.

Самый низкий показатель численности (менее 4 тыс. экз./м²) на разнородном грунте был отмечен в октябре, а биомассы (6,8 г/м²) – в июле, в то время как самое высокое обилие (76 тыс. экз./м² и 56,1 г/м²) на данном типе субстрата наблюдалось в феврале (рис. 5). На валунах минимальная плотность (4 тыс. экз./м²) была

зарегистрирована в октябре, а биомасса ($1,5 \text{ г/м}^2$) – в ноябре, при этом в сентябре была зафиксирована наибольшая численность (25 тыс. экз./м^2), а в октябре – максимальная биомасса ($15,9 \text{ г/м}^2$). По-видимому, эти факты были связаны с циклами активного роста и вылета доминировавших групп насекомых (рис. 5).

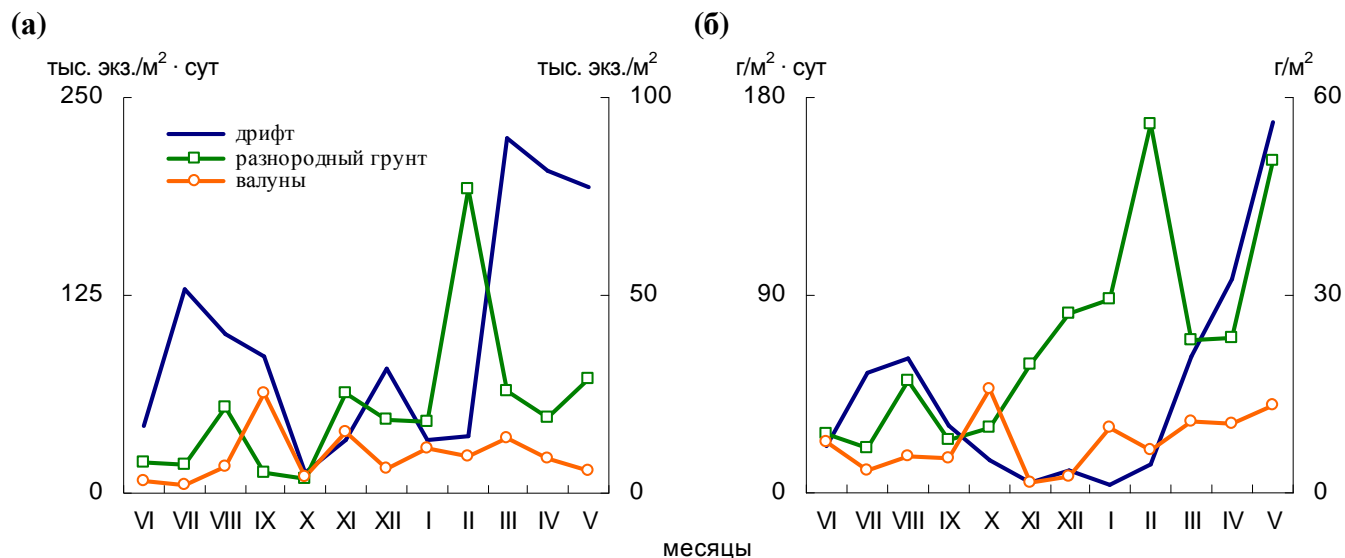


Рис. 5. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) беспозвоночных в дрифте (левые оси ординат) и в бентосе (правые оси ординат)

В дрифте наибольшую активность на протяжении всего периода исследований проявляли личинки двукрылых и поденок. Причем по показателю плотности двукрылые являлись лидирующей группой в июне–августе и в феврале–мае, а личинки поденок – с сентября по январь. Среди «прочих» беспозвоночных в отдельные периоды высокого количественного развития в сиртоне достигали водяные клещи, личинки ручейников, веснянок и амфиподы.

Важно подчеркнуть, что в конце вегетационного периода наблюдалось резкое снижение интенсивности дрифта у большинства гидробионтов р. Кедровая, связанное с вылетом летних генераций гетеротопных насекомых (рис. 5). Например, в октябрьских сборах общее количество дрейфовавших организмов оказалось почти в 7 раз ниже аналогичного показателя сентябрьской серии. Отметим, что октябрьское снижение показателей дрифта, выявленное на других реках (Леванидов, Леванидова, 1981; Шубина, 2006; Чебанова, 2008), стало причиной формирования представления о полном прекращении дрифта в конце теплого сезона (Леванидова, 1982).

Тем не менее, при анализе наших данных, стало очевидно, что снижение количественных показателей дрифта в октябре не является свидетельством прекращения миграционной активности реофильных беспозвоночных в холодный период года. С массовым отрождением зимующих генераций амфибиотических насекомых интенсивность дрифта снова возрастает. При этом в р. Кедровая суточный показатель дрифта по численности уже в ноябре превысил октябрьский минимум

в 2,5, а в декабре – в 6 раз. Сравнительно невысокая интенсивность сноса в самые экстремальные зимние месяцы (январь и февраль), скорее всего, была обусловлена температурным фактором. При проведении этих серий показатели среднесуточной температуры воды (0,2 и 0,3°C) оказались самыми низкими из зарегистрированных в даты сборов. Несмотря на то, что средняя скорость течения и уровень воды в марте оставались такими же как в феврале, с приходом весны произошло резкое увеличение интенсивности дрейфа (рис. 5), что, по-видимому, было связано с активизацией миграционных процессов. Аналогичное весеннее усиление дрейфа отмечалось также в незамерзающих водотоках Камчатки (Чебанова, 2008).

По нашим данным характерной особенностью теплого времени года было четко выраженное снижение в период с июля по октябрь относительной численности дрейфовавших двукрылых (рис. 6). На протяжении большей части холодного периода (декабрь–апрель) роль данной группы в общем сносе, напротив, возрастала.

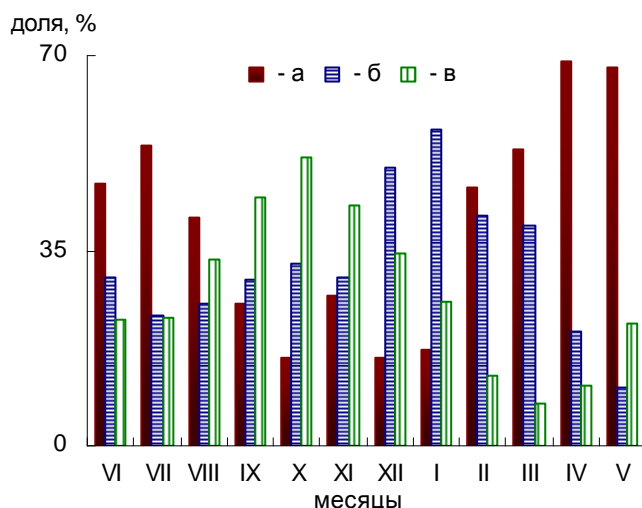


Рис. 6. Относительная численность двукрылых (а), поденок (б) и «прочих» организмов (в), дрейфовавших в разные сезоны 2006–2007 гг. По оси ординат указана доля от общего дрейфа, %

Личинки поденок также демонстрировали выраженную сезонную динамику относительного участия в дрейфе, их доля в составе сиртона плавно повышалась от июня к январю и затем плавно снижалась от января к маю (рис. 6). Сезонная динамика дрейфа беспозвоночных категории «прочие» заметно отличалась от таковой доминировавших групп (рис. 6). В частности, максимум относительной численности «прочих» наблюдался в октябре, когда интенсивность общего сноса была минимальной (рис. 5), а минимум – в марте, когда интенсивность общего сноса была максимальной. Годовые экстремумы относительного участия двукрылых, поденок и организмов категории «прочие» в дрейфе не совпадают, при этом интервалы расхождения составляют несколько месяцев (рис. 6).

По результатам наблюдений установлено, что наименьшие показатели интенсивности дрейфа (13 тыс. экз./м²·сут и 4,1 г/м²·сут) приходились на октябрь и

январь, соответственно, а наиболее высокие (224 тыс. экз./м²·сут и 168,6 г/м²·сут.) – на март и май. Общий годовой дрейфт беспозвоночных р. Кедровая составил 35,9 млн экз./м²·год и 16,7 кг/м²·год, причем соответствующие значения, полученные для периода открытой воды, составили 24,5 млн экз./м² и 14 кг/м², а для периода ледостава – 11,4 млн экз./м² и 2,7 кг/м². Следовательно, суммарный снос в период открытого русла (8 месяцев) по сравнению с дрейфтом в условиях ледостава (4 месяца) оказался всего в 2,1 раза выше по численности и примерно в 5 раз выше по биомассе. Полученные результаты указывают на высокую значимость зимнего дрейфта в функционировании речного донного сообщества.

4.3. Оценка взаимосвязи между обилием беспозвоночных в дрейфте и на грунте. При работе на р. Кедровая выяснилось, что на протяжении года характеристики обилия беспозвоночных в бентосе и дрейфте не имели четко выраженной взаимосвязи. Только в октябре одновременно наблюдались общие минимальные показатели численности беспозвоночных в бентосе и дрейфте (рис. 5), что было обусловлено массовым вылетом летних видов амфибиотических насекомых. Поскольку вопрос о зависимости между обилием организмов в дрейфте и на грунте является одним из центральных при изучении дрейфта зообентоса (Богатов, 1984, 2005; Elliot, 1967; Waters, 1972), автор оценил вероятность такой связи с помощью рангового корреляционного анализа по методу Спирмена (Лакин, 1980; Реброва, 2002). Полученные коэффициенты Спирмена (r_s) и оценка их достоверности приведены в таблице 1.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) между обилием беспозвоночных в сиртоне и бентосе р. Кедровая*

Группа	Пары связи	Коэффициент, r_s	Уровень значимости, p
Diptera	Dn Gn	0.39	0.21
	Dn Vn	0.09	0.77
	Db Gb	0.43	0.16
	Db Vb	0.54	0.07
Ephemeroptera	Dn Gn	0.10	0.75
	Dn Vn	0.07	0.81
	Db Gb	0.46	0.13
	Db Vb	0.24	0.45

*Примечание: D – дрейфт, G – разнородный грунт, V – валуны; n – численность, b – биомасса

Формально некоторые из рассчитанных коэффициентов показывают умеренную силу корреляции $0.3 < |r_s| < 0.7$, однако, ни один из них не является достоверным даже при самом низком пороге доверительной вероятности $P_{0.95}$ ($p < 0.05$). Таким образом, результаты настоящего исследования не согласуются с гипотезой, объясняющей дрейфт донных беспозвоночных внутри- и межвидовой конкуренцией за субстрат (Müller, 1954; Waters, 1972).

4.4. Суточная динамика дрефта зообентоса. Главными характеристиками суточной динамики дрефта донных беспозвоночных являются наличие пиков активности, часто приуроченных к определенному времени суток, а также преобладание ночного или дневного типа миграций (рис. 7).

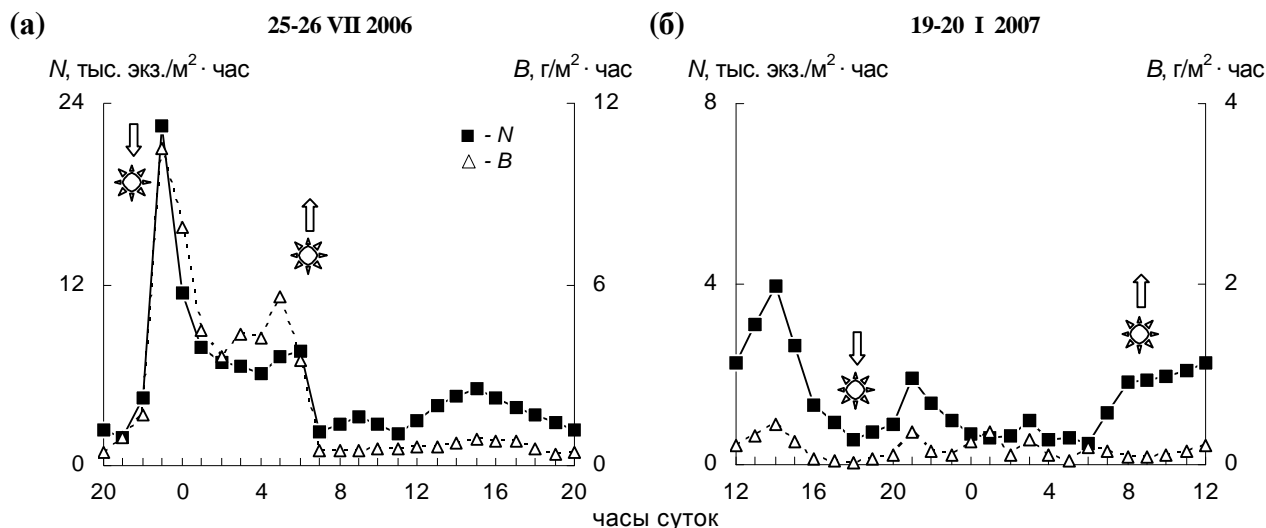


Рис. 7. Примеры преобладания ночного (а) и дневного (б) типов дрефта: N – численность, B – биомасса. Стрелками показаны заходы и восходы солнца

При анализе материала из р. Кедровая выяснилось, что в большинстве случаев массовые подъемы представителей отдельных таксономических групп в толщу воды оказывались синхронизированы во времени. Например, в теплый период года общие пики численности у дрейфовавших двукрылых, поденок и беспозвоночных категории «прочие» чаще всего наблюдались в 15:00 днем и в 22:00 ночью, а в холодный период – в 12:00 и в 21:00, соответственно.

На протяжении года у дрейфовавших представителей зообентоса происходила закономерная смена типов суточной активности. С июля по ноябрь у большинства донных беспозвоночных преобладал ночной тип миграций, а с декабря (после образования на реке ледового покрова) по июнь – дневной. Наблюдавшееся в течение длительного времени преобладание в р. Кедровая дневного типа миграций не вполне соответствует общепринятому мнению о том, что подавляющее количество донных организмов сносится в ночные часы (Богатов, 1994). Имеющихся данных недостаточно для корректной интерпретации такого перехода к положительному фототропизму, нехарактерному для зообентоса в теплый период. Вероятно, в условиях низких температур значительная дневная активность беспозвоночных могла быть связана не только с особой суточной ритмикой подледного дрефта, но и с малой пищевой активностью рыб.

Тем не менее, даже в даты численного превосходства дневных мигрантов общая биомасса (а также показатели средней массы) беспозвоночных, дрейфовавших ночью, была выше соответствующих дневных показателей. Это наблюдение

согласуется с указанием на то, что основная доля биомассы дрейфующих донных животных сносится в темное время суток (Леванидова, Леванидов, 1965; Шубина, Мартынов, 1990). Возможно, доминирование в ночном сиртоне более зрелых особей (индивидуальная масса – косвенный показатель стадии развития) является общим свойством реобионтов.

Следует также отметить, что во время февральского сбора материала из-за прошедшего сутками раньше снегопада уровень подледной освещенности в дневные часы примерно соответствовал сумеречному периоду. В сложившихся условиях интенсивность дневного сноса резко снизилась и уступала ночным показателям. Кроме того, в эти же сутки нарушилась синхронность массовых ночных подъемов в толщу потока. Данное обстоятельство подтверждает значимость светового фактора как одного из важнейших механизмов, регулирующих активное всплывание и дрейф донных беспозвоночных. Однако тот факт, что суточная ритмика подъемов гидробионтов в толщу воды сохранялась подо льдом при минимальных флуктуациях освещенности, может служить ещё одним подтверждением эндогенной природы дрейфа.

Глава 5. Вертикальное распределение дрейфующих беспозвоночных.

Применение при исследовании дрейфа пробоотборника, дифференцированно облавливающего разные горизонты потока, позволило доказать наличие вертикальной стратификации сиртона даже при глубине 0,3 м. Анализ материала, собранного с периодичностью в $\frac{1}{2}$ ч (июньская серия), показал, что в течение суток происходит постоянное перераспределение дрейфующих беспозвоночных между верхним и нижним горизонтами потока, приблизительно с интервалом в $\frac{1}{2}$ – $1\frac{1}{2}$ ч. После обработки данных за весь период работ, выяснилось, что интенсивность сноса на разных горизонтах потока и вертикальное распределение беспозвоночных в объеме воды (плотность и биомасса сиртона) сильно варьируют в светлый и темный периоды суток, при этом не наблюдается стойкой приуроченности дрейфа к определенному горизонту и в сезонном аспекте. Например, в октябре интенсивность сноса двукрылых и их обилие в сиртоне оказалась значительно выше в поверхностном слое, а у поденок, напротив – близ дна. Тем не менее, в наиболее теплом месяце года (август) повышенный снос двукрылых и поденок был отмечен через сечение поверхностного горизонта, а в самом холодном месяце года (январь) представители обоих отрядов отдавали явное предпочтение дрейфу в придонном слое. В целом, проведенное исследование указывает на наличие неких механизмов регуляции вертикальной стратификации сиртона. Хотя результаты сборов трудно интерпретировать для каждого отдельного случая, при интегрировании и осреднении данных за весь период исследований складывается вполне определенная, цельная картина (рис. 8).

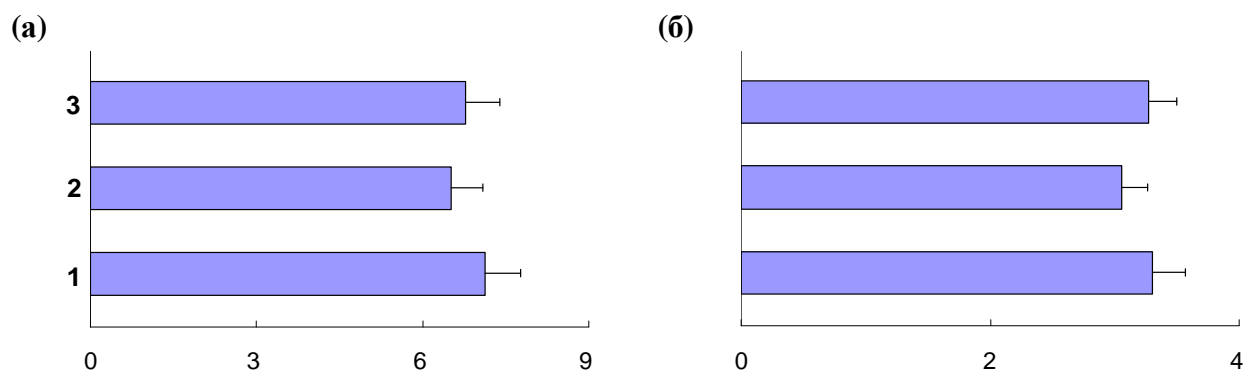


Рис. 8. Среднегодовая интенсивность дрефта двукрылых (а) и поденок (б) на разных горизонтах р. Кедровая. По оси абсцисс – среднегодовая интенсивность дрефта, экз./сачок · 5 мин. Планки погрешностей отражают ошибку среднего значения (+SE). По оси ординат: 1 – у дна; 2 – в среднем горизонте; 3 – у поверхности.

Сначала при анализе рисунка 8 создается впечатление, что снос двукрылых и поденок наименее выражен на горизонте полглубины. Однако среднее значение интенсивности дрефта на этом горизонте находится в пределах ошибок средних значений для поверхностного и придонного слоев (рис. 8). Следовательно, независимо от закономерного возрастания скорости течения по глубине (от дна к поверхности), в разных слоях водной толщи р. Кедровая наблюдалась практически одинаковая интенсивность сноса двукрылых и поденок.

В этом плане также были рассмотрены интегрированные данные по вертикальному распределению двукрылых и поденок в единице объема воды. В результате было установлено, что на фоне неизменной среднегодовой интенсивности дрефта беспозвоночных по вертикали (рис. 8), их среднегодовая плотность (плотность сиртона) последовательно снижалась в ряду: у дна – в срединном горизонте – у поверхности (рис. 9).

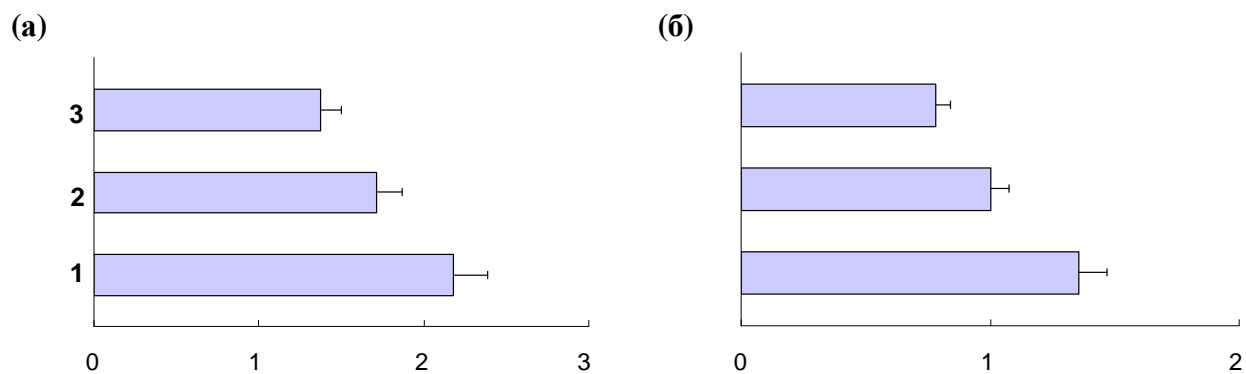


Рис. 9. Среднегодовая плотность двукрылых (а) и поденок (б) в сиртоне р. Кедровая. По оси абсцисс – среднегодовая плотность, экз./м³. Планки погрешностей отражают ошибку среднего значения (+SE). По оси ординат: 1 – у дна; 2 – в среднем горизонте; 3 – у поверхности.

Таким образом, при наблюдавшихся скоростях течения (от 0,1 до 0,9 м/с) вертикальное распределение беспозвоночных в единице объема воды соответствовало классической схеме вертикального распределения механической взвеси (Алексеевский, 2006), что указывает на определенную пассивность перемещений донных беспозвоночных в речном потоке. В то же время известно, что вертикальное распределение твердых частиц в речной струе связано со скоростью их оседания, поэтому вероятность попадания крупных фракций взвешенных частиц ($d > 0,15$ мм) в верхние слои потока относительно мала (Алексеевский, 2006). По данным же из р. Кедровая, среди двукрылых и поденок наиболее крупные и тяжелые особи часто дрейфовали близ поверхности, что свидетельствует об активном характере их всплывания.

Различие результатов, полученных при анализе материала по двум направлениям – расчет через сечение потока (интенсивность дрейфта) и расчет в единице объема (плотность сиртона), – подтвердило важность дифференцирования этих двух подходов при интерпретации данных по вертикальному распределению дрейфующих организмов.

ВЫВОДЫ

1. На примере модельной лососевой р. Кедровая экспериментально выявлена сезонная специфика заселения субстратов водорослями разных отделов. У диатомовых водорослей более высокие темпы колонизации были отмечены в первом полугодии, а более низкие – во втором. Синезеленые водоросли, наоборот, более высокую скорость заселения показали во втором полугодии, а более низкую – в первом. В течение всего года наибольшее число таксонов водорослей проявляло иммиграционную активность во второй половине дня.

2. Вопреки устоявшемуся мнению, что в замерзающих водотоках активный дрейфт зообентоса прекращается в конце вегетационного сезона, было доказано, что он наблюдается и зимой. Впервые установлено, что, в отличие от теплого сезона, в холодное время года преобладает дневной тип дрейфта. Суточная ритмика подъемов донных животных в толщу воды сохраняется подо льдом при минимальных флуктуациях освещенности, что может служить подтверждением эндогенной природы дрейфта.

3. В исследованной реке количественные характеристики зообентоса в дрейфте и на грунте не были взаимосвязаны, что не согласуется с гипотезой, объясняющей дрейфт донных беспозвоночных внутри- и межвидовой конкуренцией за субстрат. Только в октябре одновременно наблюдались минимумы численности

беспозвоночных в бентосе и сиртоне, что было обусловлено массовым вылетом летних видов амфибиотических насекомых.

4. Результаты исследования указывают на наличие особых механизмов регуляции вертикального распределения дрейфующих гидробионтов. Вертикальная стратификация сиртона, при которой более крупные и тяжелые особи дрейфуют у поверхности, доказывает активный характер дрефта.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статья, опубликованная в ведущем рецензируемом научном журнале:

1. Богатов В.В., Никулина Т.В., Астахов М.В. Колонизация керамической плитки бентосными водорослями в р. Кедровая (Приморский край, Россия) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2009. №. 1. С. 33-41.

Статьи, опубликованные в региональном периодическом издании:

2. Астахов М.В. Осенний дрефт в реке Кедровой (Приморский Край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2008. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 93-107.

3. Прозорова Л.А., Астахов М.В. Пресноводные моллюски заповедника «Кедровая Падь» // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2008. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 130-133.

4. Никулина Т.В., Богатов В.В., Астахов М.В. Заселение искусственных субстратов водорослями перифитона в реке Кедровой (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2008. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 46-55.

Работы, опубликованные в материалах международных и всероссийских конференций:

5. Астахов М.В. Биосток как путь к освоению новых станций // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: тезисы докладов международной научной конференции. Ростов-на-Дону, 5 – 8 июня 2007 г. Ростов-на-Дону. 2007. С. 35-36.

6. Астахов М.В. К таксономической характеристике фауны беспозвоночных реки Кедровой (бассейн Японского моря) // Биоразнообразии беспозвоночных животных: материалы II Всероссийской школы-семинара с международным участием. Томск, 24 – 26 октября 2007 г. Томск: Дельтаплан. 2007. С. 20-25.

7. Астахов М.В. Состояние диптероцена реки Кедровой (бассейн Японского моря) в преддверье // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции. Пущино, 28 января – 1 февраля 2008 г. Пущино; Йошкар-Ола: МарГУ. 2008. С. 108-109.

8. Астахов М.В. Материалы по кормовой базе ихтиоцены реки Кедровой (Южное Приморье) // Современное состояние водных биоресурсов: материалы научной конференции. Владивосток, 25 – 27 марта 2008 г. Владивосток: ТИНРО-центр. 2008. С. 22-25.

9. Астахов М.В. Краевой эффект лососевой речки // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием. Саратов, 7 – 9 октября 2008 г. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 2008. С. 14-19.

10. Астахов М.В. О влиянии нерестовой активности симы на бентос лососевой речки // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. Борок, 18 – 21 ноября 2008 г. Борок: Изд-во Принтхаус. 2008. С. 69-71.

11. Астахов М.В. Зимний дрейф водных беспозвоночных р. Кедровая (Южное Приморье) // Материалы III Международного экологического форума. Владивосток, 12 – 13 ноября 2008 г. Владивосток: ДВГУ. 2009. С. 186-187.

12. Астахов М.В. Динамика дрейфа беспозвоночных лососевой реки бассейна Японского моря в холодный период года // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г. Владивосток: Дальнаука. 2009. С. 21.

Астахов Максим Владимирович

**ДРИФТ ФИТО- И ЗООБЕНТОСА В МОДЕЛЬНОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКЕ
КЕДРОВОЙ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)**

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Уч. изд. л. 1,0

Формат 60 × 84/16

Тираж 100 экз.

Заказ №397

Отпечатано в типографии ИПК МГУ им. адм. Г.И. Невельского
690059 г. Владивосток, ул. Верхнепортовая, 50а