

УДК 58
П 78

Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы VII Международной научно-практической конференции (21–24 октября 2008 г., Барнаул). – Барнаул, 2008. – 414 с.

Сборник статей включает результаты исследований по флоре, систематике, растительности и растительным ресурсам, морфологии, биологии и экологии некоторых видов, а также охране растений.

Для специалистов в области ботаники, экологии, охраны природы и всех интересующихся вопросами изучения, охраны и рационального использования растительного мира.

Редакционная коллегия:

А.И. Шмаков, Р.В. Камелин, Т.А. Терёхина
С.А. Дьяченко, С.В. Смирнов, М.Г. Куцев, Д.А. Герман

ISBN

© Коллектив авторов, 2008
© Алтайский госуниверситет (оформление), 2008

УДК 574.5

Г.В. Ким

G. Kim

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЛИТОФИЛЬНЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ В ГОРНЫХ ВОДОТОКАХ (ОБЗОР)

PARTICULARITIES OF LITHOPHILIOUS ALGAL COMMUNITIES SPATIAL-TEMPORARY ORGANIZATION IN MOUNTAIN STREAMS (REVIEW)

Выполнен литературный обзор данных по составу, структуре, особенностям формирования и функционирования сообществ водорослей, развивающихся на каменистом субстрате в горных водотоках разных регионов мира. Отмечены общие черты, характерные для альгоценозов в водотоках подобного типа. Сходство связано со значительной степенью гидродинамической нагрузки на сообщества водорослей.

Альгоценозы горных водотоков представлены в основном вегетирующими на каменистом субстрате водорослями. Для характеристики данных сообществ применимы понятия фитообрастания каменисто-го субстрата, эпилитический фитоперифитон, фитоэпилитон, литофильный фитоперифитон.

В обзоре использованы данные по структуре альгоценозов горных водотоков (или участков водотоков, имеющих горный характер) с каменистым грунтом, скоростью течения 0,3-5 м/с, максимальной температурой воды 20°C, минерализацией до 200 мг/дм³, невысоким содержанием биогенов (общий фосфор – до 0,03 мгР/дм³). В горных реках преобладающим по воздействию на все элементы речной экосистемы является гидродинамический фактор (турбулентное движение воды с большими скоростями) (Чалов, 1997; Харитонов, 2001).

Доминантный комплекс (по численности) горных водотоков состоит из широко распространенных пионерных видов, устойчивых к динамической нагрузке воды. Состав доминантного комплекса практически постоянен в течение вегетационного сезона и на протяжении десятков лет. Такие виды, как *Ceratoneis arcus*, *Diatoma hiemale* var. *mesodon*, *Achnanthes minutissima*, *Cymbella ventricosa*, *Gomphonema olivaceum* характеризуются наибольшей частотой встречаемости и доминирования в горных водотоках. Различия в структуре альгоценозов определены, главным образом, видами, встречающимися эпизодически и/или в небольшом количестве. Так, в р. Катунь специфичность состава водорослей, сезонные изменения определялись единичными находками отдельных видов диатомовых (Сафонова, 1996, 1997 а, б). Практически идентичен состав горных водотоков Алтае-Саянской горной провинции. Причем состав фитоэпилитона был схож в разные годы (Сафонова, 1997 б). В р. Фроловка (бассейн Японского моря) в качестве доминантов или субдоминантов в течение всего вегетационного сезона на протяжении всей реки выступали *C. arcus*, *C. ventricosa*, *Meridion circulare*, *Gomphonema* sp. и синезеленые водоросли (Медведева, Никулина, 1989). В р. Кедровая (бассейн Японского моря) доминанты и субдоминанты представлены *C. arcus*, *Synedra ulna*, *C. ventricosa*, *C. silesiaca*, *C. turgidula*, *Amphora ovalis*, *G. olivaceum*; *G. angustatum*, *Cocconeis placentula*, *A. minutissima*, *Homoeothrix simplex*, *Ulothrix zonata* (Кухаренко, 1964; Медведева, 2001). В других горных реках бассейна Японского моря в перифитоне доминируют один, редко два-три вида (Медведева, 2002). Состав видов в эпилитическом фитоперифитоне водотоков бассейна р. Зева аналогичен на протяжении 100 км (Медведева, 1999). Альгоценозы рек бассейна Верхней Колымы обладают высокой флористической общностью. Лишь 5–6 видов из 390 достигают массового развития. Большинство же видов являются редко встречающимися и малообильными (Харитонов, 2001). Достаточно постоянна структура доминирующего комплекса в перифитоне 40 рек Карелии. Из 327 видов доминируют по биомассе только 10 (Комулайнен, 2004). Сходен состав ведущих видов водорослей в водотоках бассейнов рек Шугор (Северный Урал) и Печора (Шубина, 1983, 1986; Стенина, 2004). В составе альгоценозов на камнях в р. Пинанг в Малайзии отмечены многие виды диатомовых водорослей, в меньшей степени зеленых и синезеленых, развивающиеся в водоемах умеренных широт, Субарктики и Арктики из родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Synedra*, *Navicula* (Мазнах, Мансор, 2004).

Сходные черты в горных водотоках разных регионов мира имеет также процесс формирования альгоценозов. Существуют две гипотезы формирования видовой структуры сообществ – интерактивная и

неинтерактивная (Лукин, 2003). Согласно неинтерактивной гипотезе, большинство сообществ не достигает насыщения. Их видовая структура зависит исключительно от внешних факторов, отбирающих из регионального пула только те виды, которые имеют реальную возможность для существования при данных условиях. Формирование фитоперифитона горных водотоков, сообщества которых испытывают постоянную динамическую нагрузку воды, подтверждает эту гипотезу. Диатомовые водоросли *A. minutissima*, *A. microcephala*, *C. ventricosa*, *C. microcephala*, *G. olivaceum* являются доминантами в часто нарушаемых сообществах водных объектов и в первую очередь колонизируют субстрат. Эти виды плотно прикрепляются к субстрату и обладают высокой скоростью роста – характеристики, дающие преимущества при заселении нового субстрата или обитанию в нестабильных условиях (Antoine, Benson-Evans, 1986; Burkholder, Wetzel, 1989; Barbiero, 2000). Отмечено, на камнях после паводка сначала идет увеличение численности мелкоклеточных форм водорослей, а затем появляются более крупные диатомеи (Медведева, 2001). Сходным образом формируется структура альгоценозов в водотоках бассейна р. Колымы и Охотского моря (Потапова, 1993).

Изменение гидрологического режима горной реки является основной причиной изменения структуры альгоценозов. Так, в августе в р. Катунь во время паводка, несмотря на то, что температура воды достигала 14,8° С, видовое разнообразие составило 55 видов. В сентябре при температуре до 9° С число видов достигало 85 при значительном падении уровня воды. А в октябре при 4,5° С число видов составило 180 в связи с заилинием субстрата при падении скорости течения (Сафонова, 1997 а). Так как водоросли в горных реках в течение всего вегетационного периода находятся под определяющим воздействием гидродинамического фактора, то, возможно, следствием является отсутствие четко выраженной сезонной и межгодовой динамики. Практически идентичны обрастания камней в устье р. Бия в июле-августе 1949 (Якубова, 1961) и 1963 гг. (Левадная, 1970), а также по нашим данным и в ее истоке в марте 2006 г. Не четко выражена смена состава и в эпилитических альгоценозах Верхнего Енисея. Отмечено, что после ливневых дождей обильно развиваются представители рода *Achnanthes* (Левадная, 1986). Смена видов в р. Кедровая связана исключительно с изменением гидрологического режима (Кухаренко, 1964). Спустя 30 лет видовой состав водорослей эпилитона в этой реке оставался прежним и не изменялся с апреля по сентябрь (Медведева, 2001). Как таковая сезонная сукцессия не выявлена и в горных водотоках бассейнов р. Колыма и Охотского моря. Отмечены только изменения структуры, происходящие в результате смыва в период половодья или стабилизации гидрологического режима в период межени (Потапова, 1993). Определяющее влияние гидрологического режима на структуру фитоперифитона горных рек бассейна р. Колыма отмечено В.Г. Харитоновым (2001). После паводка на субстрате формировались те же формы, которые развивались в стабильный период. Однако может меняться соотношение доминантов. Практически не выражена смена сообществ между сезонами в водных объектах р. Хилок (Восточное Забайкалье) (Куклин, 2002). Минимальные сезонные изменения структуры альгофлоры на протяжении почти 90 км отмечены на р. Атна в Норвегии в течение 11 лет (1986–1997 гг.) (Lindstrom et al., 2004). Слабые сезонные вариации видовой структуры выявлены в водотоках штата Иллинойс (Vaultonburg, Pederson, 1994). Не выявлено четких различий в формировании фитоэпилитона и в ряде других водотоков Северной Америки в течение вегетационного периода, несмотря на происходящие изменения температуры, концентрации биогенов, световой интенсивности (Barbiero, 2000).

Длительность формирования фитоэпилитона в горных водотоках разных регионов одинакова. Так, время оборачиваемости биомассы фитоэпилитона в водотоках бассейна р. Ангара составило в среднем 25 суток (Вотякова, 1992). Сообщества водорослей на перекатах рек Колымского нагорья полностью восстанавливаются через 15–20 дней, причем на перекатах восстановление сообществ идет более быстрыми темпами, чем на плесах. Сходный процесс отмечен на одном из водотоков в бассейне оз. Мичиган (Харитонов, 2001). В Северной Америке возраст сформированных эпилитических диатомовых сообществ составляет 2–3 недели (Lay, Ward, 1987; Wunsan et al., 2002).

Таким образом, говоря о сезонной или межгодовой динамике структуры эпилитических альгоценозов, следует иметь в виду приуроченность состояния сообществ только к гидрологической фазе реки. Привязка к календарным датам имеет ориентировочный характер.

Сукцессия в аспекте половодья (паводок) – межень проявляется, главным образом, в изменении численности и биомассы водорослей. Количественные параметры увеличиваются в период низких и стабильных уровней воды независимо от календарного срока. В реках и озерах бассейна р. Ангара биомасса обрастаний увеличивается от весны к осени до 1000 г/м². В большей степени выражены сезонные изменения биомассы, нежели межгодовые (Вотякова, 1992). В р. Ингода (Забайкалье) масса *Spirogyra* sp. до-

стигает 870 г/м² (Качаева, 1974). В Верхнем Енисее биомасса в альгоценозах с доминированием *Ulothrix zonata* достигает 1500 г/м² (Левадная, 1986). В горных водотоках бассейна р. Колыма биомасса водорослей в меженный период составляла 0,2–2 г/м² и снижалась после дождевых паводков до 0,005–0,01 г/м². На скалах с макроскопическими разрастаниями зеленых водорослей биомасса водорослей достигала 300 г/м² (Потапова, 1993; Харитонов, 2001). Биомасса водорослей реофильного перифитона в р. Шугор менялась в пределах 2,2–247,8 мг/м², достигая максимальных значений в конце июля-августе в период наступления межени (Шубина, 1986). Биомасса водорослей в водотоках Антарктики достигает 2 г/м² (Izaguirre, Pizagno, 1998).

В целом, масса фитообрастаний горных водотоков разных регионов с доминированием нитчатых зеленых или синезеленых водорослей достигает в меженный период 1,5–2 кг/м². В альгоценозах с доминированием диатомовых водорослей, биомасса близка к 200 г/м². Для сравнения в равнинных водоемах европейской части бывшего СССР вес водорослей с доминированием зеленых нитчаток достигал 4,7 кг/м², с доминированием синезеленых – 3 кг/м² (Кожова, Загоренко, 1968; Оксийук, 1973; Калиниченко, 1991; Шевченко, 1993).

Можно предположить, что если биомасса обрастаний в горных водотоках превышает 200 г/м² (в случае доминирования диатомовых водорослей) или 2000 г/м² (при доминировании нитчатых зеленых и синезеленых водорослей), то, возможно, происходит дополнительное поступление биогенных элементов. Например, в водотоках Дальнего Востока, вытекающих из хвостохранилищ золоторудных производств, обогащенных органическим веществом и биогенными элементами, отмечено увеличение биомассы водорослей до 4,9 кг/м², в то время как на условно чистых фоновых местообитаниях биомасса водорослей составила 1,35 кг/м² (Ивашев, Сиротский, 1996; Ивашев и др., 1997).

Таким образом, преобладающее влияние гидродинамического фактора в горных водотоках в сочетании с однородностью других абиотических факторов способствует тому, что пространственно-временная организация эпилитического фитоперифитона разных регионов мира имеет следующие общие черты: сходство состава, особенно доминирующих видов, близкие значения биомассы, зависимость состояния сообществ в основном только от гидрологических характеристик водотока. Видовое разнообразие и биомасса уменьшаются при увеличении гидрологической нагрузки (в половодье и паводок) независимо от температуры и минерализации воды. Сезонная сукцессия и сукцессия восстановления после разрушений для фитоэпилитона являются практически идентичными явлениями. Пространственные вариации структуры фитоэпилитона связаны с эпизодически и/или редко встречающимися видами. Для сообществ характерна высокая скорость восстановления.

ЛИТЕРАТУРА

- Вотьякова Н.Е.** Фитобентос водоемов дельты Верхней Ангары // Растительность речных экосистем Северного Прибайкалья. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 115–157.
- Ивашев П.В., Сиротский С.Е.** Гидробионты – биогеохимические индикаторы тяжелых металлов в водных экосистемах Нижнего Амура // Биогеохимические и экологические исследования природных и техногенных экосистем Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – С. 36–49.
- Ивашев П.В., Сиротский С.Е., Пан Л.Н.** Диатомовые водоросли – биогеохимические индикаторы качества воды бассейна Амура // Биологические и гидрологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – Вып. 7. – С. 5–49.
- Калиниченко Р.А.** Первичная продукция фитоперифитона // Гидробиология водоемов – охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. – Киев: Наукова думка, 1991. – С. 122–126.
- Качаева М.И.** Фитопланктон и фитобентос реки Ингоды (Забайкалье): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск, 1974. – 21 с.
- Кожова О.М., Загоренко Г.Ф.** Растительный перифитон Братского водохранилища // Научные доклады Высшей школы. Биол. науки, 1968. – № 8. – С. 50–53.
- Комулайнен С.Ф.** Фитоперифитон рек республики Карелия // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 3. – С. 354–370.
- Куклин А.П.** Экология макрофитных водорослей Восточного Забайкалья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Улан-Удэ, 2002. – 19 с.
- Кухаренко Л.А.** К альгофлоре заповедника «Кедровая падь» // Сообщения ДВ Филиала Сибирского отделения АН СССР, 1964. – Вып. 23. – С. 47–49.
- Левадная Г.Д.** Водорослевые обрастания в Верхней Оби // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1970. – Ч. 1, № 3. – С. 58–61.
- Левадная Г.Д.** Микрофитобентос реки Енисей. – Новосибирск: Наука, 1986. – 286 с.
- Лукин В.Б.** Механизмы, формирующие видовую структуру перифитона в ходе сезонной сукцессии: роль меж-

видовой конкуренции и оседания планктонных форм // Журн. общ. биол., 2003. – Т. 64, № 3. – С. 263–272.

Мизнах В., Мансор М. Фитоперифитон бассейна реки Пинанг (Малайзия) // Альгология, 2004. – Т. 14, № 2. – С. 143–156.

Медведева Л.А., Никулина Т.В. Продольное распределение водорослей перифитона р. Фроловка // Систематика и экология речных организмов. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 142–158.

Медведева Л.А. Обзор альгологических исследований в заповедниках Приморского края // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 1. – С. 136–144.

Медведева Л.А. Некоторые данные о динамике численности и биомассы эпилитонных водорослей реки Кедровая // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – Вып. 1. – С. 31–37.

Медведева Л.А. Сообщества диатомовых водорослей речных бассейнов Японского моря // Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей: Тез. докл. VIII школы диатомологов России и стран СНГ. – Борок, 2002. – С. 22–23.

Оксиюк О.П. Водоросли каналов мира. – Киев: Наук. думка, 1973. – 207 с.

Пономарев В.И., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Юркин О.М. Гидробионты Пономаревского озера (Приполярный Урал) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. – Петрозаводск: Изд-во Петрозав. ун-та, 1995. – С. 107–108.

Потапова М.Г. Экология водорослей рек Охотско-Колымского нагорья // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – СПб., 1993. – 26 с.

Сафонова Т.А. Водоросли р. Катунь (Горный Алтай, Россия). Разнообразие, таксономическая структура // Альгология, 1996. – Т. 6, № 1. – С. 42–51.

Сафонова Т.А. Водоросли р. Катунь (Горный Алтай, Россия). Эколого-ценотические особенности // Альгология, 1997 а. – Т. 7, № 1. – С. 10–17.

Сафонова Т.А. Водоросли горных водотоков юга Западной Сибири. Разнообразие и таксономическая структура // Сибирский экологический журнал, 1997 б. – № 1. – С. 91–95.

Стенина А.С. Диатомовые водоросли в двух уральских притоках реки Печоры // СЭЖ, 2004. – № 6. – С. 849–858.

Харитонов В.Г. Диатомовые (Bacillariophyta) техногенных водотоков Колымского нагорья // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 10. – С. 34–41.

Чалов Р.С. Предмет исследования, основные положения и проблемы теории русловых процессов как географического научного направления // Геогр. и природ. ресурсы, 1997. – № 3. – С. 39–48.

Шевченко Т.Ф. Накопление ¹³⁷Cs сообществами перифитонных водорослей днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн., 1993. – Т. 29, № 6. – С. 74–80.

Шубина В.Н. Итоги гидробиологических исследований горных притоков Печоры: (Пижмы, Илыча, Сосьвы, Шугора) // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды: Тр. АН СССР, Коми фил., 1983. – № 57. – С. 21–30.

Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. – Л.: Наука, 1986. – 158 с.

Якубова А.И. Основные черты водорослевой растительности р. Оби в ее верхнем течении // Тр. БИН СО АН СССР, 1961. – В. 7. – С. 65–79.

Antoine S.E., Benson-Evans K. Phycoperiphyton development on an artificial substrate in the river Wye System, Wales, U.K. Part 2: population dynamics // Acta hydrochim. hydrobiol., 1986. – V. 14, № 4. – P. 347–363.

Barbiero R.P. A multi-lake comparison of epilithic diatom communities on natural and artificial substrates // Hydrobiol., 2000. – № 438. – P. 157–170.

Burkholder J.M., Wetzel R.G. Epiphytic microalgae on natural substrata in a hardwater lake: seasonal dynamics of community structure, biomass and ATP content // Arch. Hydrobiol. Suppl., 1989. – № 83. – P. 1–56.

Izaguirre I., Pizarro H. Epilithic algae in a glacial stream at Hope Bay (Antarctica) // Polar Biol., 1998. – Т. 19. – P. 24–31.

Lay J.A., Ward A.K. Algal dynamics in two streams associated with different geological regions in the southeastern United States // Arch. Hydrobiol., 1987. – V. 108, № 3. – P. 305–324.

Lindstrom E.A., Johansen S.W., Saloranta T. Periphyton in running waters – long-term studies of natural variation // Hydrobiol., 2004. – Т. 521. – P. 63–86.

Vaultonburg D.L., Pederson C.L. Spatial and temporal variation of diatom community structure in two Est-Central Illions streams // Transactions of the Illion State Academy of Science, 1994. – V. 87, № 1–2. – P. 9–27.

Wunsan S, Cattaneo A., Bourassa N. Comparing diatom species, genera and size in biomonitoring: a case study from streams in the Laurentians (Quebec, Canada) // Freshwater Biology, 2002. – Т. 47. – P. 325–340.

SUMMARY

The review of the data on composition, structure, features of formation and functioning of alga communities developing on rocky substrate in mountain streams in different regions of the world is executed. The common features, specific for algal communities in streams of a similar type resulting from a significant degree of hydrodynamical loading on alga communities are revealed.