

Фитофильные зооценозы Телецкого озера

Л. В. ЯНЫГИНА

*Институт водных и экологических проблем СО РАН
656038, Барнаул, ул. Молодежная, 1
E-mail: zoo@iwer.ru*

АННОТАЦИЯ

Проанализированы состав, структура и пространственное распределение зообентоса и зооперифитона на заросших участках литорали Телецкого озера. Обнаружена зависимость таксономического состава, численности и биомассы зообентоса от типа растительности. Выявлен ярусный характер распределения беспозвоночных в зарослях макрофитов. В результате анализа трофической структуры сообществ макробеспозвоночных выявлено преобладание в зооперифитоне альгодетритофагов. Отмечена роль зарослей как “концентраторов жизни” олиготрофного озера.

Ключевые слова: фитофильные макробеспозвоночные, разнообразие, пространственное распределение, Телецкое озеро.

Важнейшим фактором, регулирующим видовое разнообразие и пространственное распределение беспозвоночных литорали, являются заросли высших водных растений. Известно, что заросли макрофитов создают особую среду обитания для беспозвоночных, изменяя такие важные условия, как освещенность, pH, содержание кислорода, температура воды [1–3]. Макрофиты также защищают мирных беспозвоночных от хищников, концентрируют на себе пищу для альгофагов, снижают воздействие движущихся водных масс [4, 5]. Высшие водные растения аккумулируют вещества, поступающие с поверхностным стоком, осаждая их и вовлекая в круговорот веществ в озере, и служат барьером, смягчающим воздействие водосборного бассейна на пелагиаль. В крупных глубоких озерах, несмотря на относительно небольшую площадь литорали, заросли макрофитов – наиболее богатый беспозвоночными биоценоз [6, 7]. Это связано

с тем, что развитию животных в глубоководной зоне препятствуют низкая температура воды и недостаток пищи, каменистая незаросшая литораль малоприспособлена для жизни из-за активной прибойно-волновой деятельности и низкой стабильности субстратов. Все это делает особенно актуальным исследование зарослей макрофитов глубоких олиготрофных озер как места концентрации жизни.

Задача данной работы – изучение особенностей пространственно-временной организации литоральных фитофильных зооценозов глубокого олиготрофного оз. Телецкого, расположенного в северо-восточной части Горного Алтая (бассейн верхней Оби, юг Западной Сибири). Озеро занимает 39-е место среди самых глубоких озер мира и включено ЮНЕСКО в список объектов мирового наследия. Значительная часть побережья Телецкого озера входит в состав Алтайского государственного заповедника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Телецкое озеро – водоем тектонического происхождения, расположенный на высоте 434 м над уровнем моря. Длина озера 77,8 км, средняя ширина – 2,9 км, максимальная глубина – 323,3 м; характеризуется низкими температурой и минерализацией воды [8]. Площадь литорали озера невелика, участки с глубинами до 10 м составляют около 7,8 % площади дна [9]. Несмотря на это, основная часть первичной продукции создается литоральными альгоценозами, чему способствует уникальное сочетание природных факторов (отсутствие полного ледового покрова, высокая прозрачность воды, сезонные и суточные колебания уровня) [10]. Ведущую роль в зарастании литорали озера играют четыре вида сосудистых растений – *Potamogeton perfoliatus* L., *Potamogeton gramineus* L. (морфологически сложные растения с мягкими тканями), *Equisetum fluviatile* L. и *Carex acuta* L. (морфологически простые с жесткими тканями). Общая площадь зарослей – около 30 % площади литорали озера (из них рдесты 10, хвощи 5, осоки 5 %) [11].

Исследования зооценозов проводили в мае (при низком уровне зарастания литорали) и августе (в период максимального развития высшей водной растительности) 2004 г. на разнотипных участках литорали озера: в северной части (напротив пос. Артыбаш, в заливах рек Самыш, Тевенек, Ойер, Колдор), на стыке северной и южной частей (залив р. Камга) и южном мелководье (в Кыгинском заливе, пойменном водоеме у мыса Кырсай). К фитофильным зооценозам относили макрозообентос (беспозвоночных, обитающих в донных отложениях под зарослями) и зооперифитон (макробеспозвоночных, обитающих на растениях). Для исследований фитофильных зооценозов в каждой точке проводили трансекты от открытой воды перпендикулярно к берегу через заросли наиболее характерных для этого участка макрофитов. Длина трансект на разных участках составляла от 25 до 80 м, глубина отбора проб – от 0,2 до 4,5 м. Зооперифитон собирали модифицированным зарослечерпателем Бута (высотой 0,5 м и площадью захвата 0,096 м²), зообентос – штанговым дночерпателем ГР-91 (с площадью захвата 0,007 м²). При высоте растений более

1,5 м пробы зооперифитона отбирали с поверхностного и придонного горизонтов. Всего проанализировано 32 количественные пробы зооперифитона и 28 проб зообентоса.

Разделение макробеспозвоночных на трофические группы по характеру пищи и способу ее добывания проведено по А. В. Монакову [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 2004 г. в зарослях макрофитов отмечено 172 вида макробеспозвоночных, большую часть которых составили насекомые (59 %, из них 35 % хирономид), среди других классов беспозвоночных наиболее разнообразны моллюски, олигохеты, паукообразные (гидракарини) (рис. 1). Впервые для озера отмечено 35 видов беспозвоночных (15 видов хирономид, 6 – гидракарин, 4 – нематод, 3 – мокрецов, 3 – пиявок, по одному – ручейников, стрекоз, жуков, клопов). Наибольшая частота встречаемости отмечена у *Crucotopus gr. sylvestris* (36 % проб), *Corynoneura scutellata* Winnertz (28 %), *Polypedilum gr. convictum* (22 %), (Diptera, Chironomidae), *Spirosperma ferox* (Eisen) (46 %), *Lumbriculus varie-*

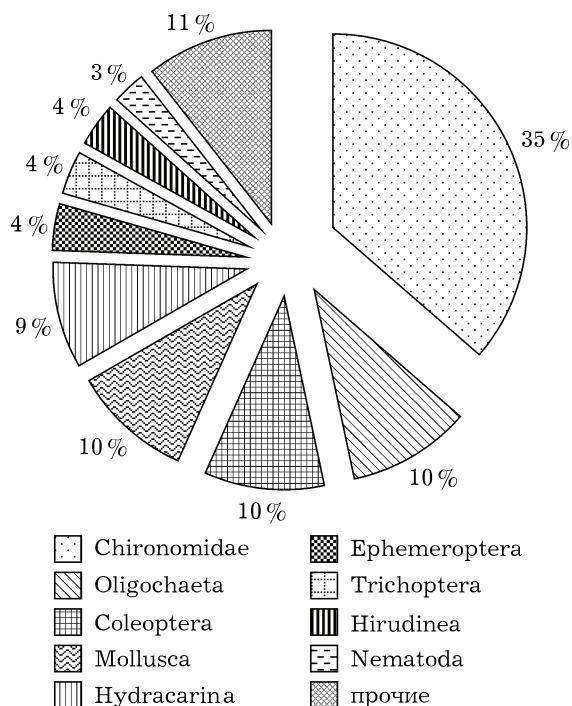


Рис. 1. Таксономическая структура фитофильных зооценозов Телецкого озера

gatus (Müller) (28 %) (Oligochaeta) [11]. Макрофауна зооперифитона разнообразнее и оригинальнее фауны зообентоса зарослей (в зооперифитоне отмечено 157 таксонов беспозвоночных, из них 87 оригинальных, в зообентосе встречалось 85 таксонов, из них только 15 не обнаруженных в зооперифитоне).

По трофической структуре в зооперифитоне наибольшее число видов (47) относилось к фитодетритофагам; также отмечено 37 видов-зоофагов, 19 – эврифагов и 8 – пелодетритофагов. Наименее представлены фитофаги, питающиеся тканями макрофитов (8 таксонов, преимущественно жесткокрылые). Наибольшее таксономическое разнообразие беспозвоночных отмечено в зарослях рдестов (102 вида). Среднее число видов в пробе было максимальным в смешанных зарослях жестких и мягких растений ($15,1 \pm 3,5$), несколько ниже – на мягких растениях ($12,5 \pm 1,3$), минимально – на жестких ($9,2 \pm 1,9$).

Максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона (по численности) отмечены среди зарослей высшей водной растительности на глубоководном участке в Камгинском заливе (в мае 2,4 и в августе 2,6). В мае средние индексы видового разнообразия зооперифитона (1,58) и зообентоса (1,30) в целом были ниже, чем в августе (2,06 и 2,08 соответственно).

Численность и биомасса зообентоса под зарослями превышала аналогичные показатели зооперифитона, причем наиболее значимые различия наблюдали в мае, когда средняя биомасса зообентоса ($10,1 \pm 3,2$ г/м²) в 4, а численность ($4,1 \pm 1,2$ тыс. экз./м²) почти в 9 раз превышала аналогичные количественные показатели зооперифитона ($2,6 \pm 0,6$ г/м² и $0,47 \pm 0,05$ тыс. экз./м²). В августе средняя биомасса ($12,8 \pm 4,9$ г/м²) и численность ($3,1 \pm 0,7$ тыс. экз./м²) зообентоса достоверно не отличались от аналогичных показателей зооперифитона ($8,1 \pm 1,7$ г/м² и $3,2 \pm 0,9$ тыс. экз./м² соответственно). В мае отмечена тенденция увеличения численности и биомассы зооперифитона в прибрежных участках по сравнению с более глубоководными. В августе, наоборот, в прибрежье количественное развитие зооперифитона было ниже, чем на удаленных от берега участках.

Распределение беспозвоночных в зарослях высшей водной растительности имело ярус-

ный характер. Биомасса зооперифитона у дна в 2,5–3, а численность – в 2,5–6 раз превышали аналогичные показатели поверхностного горизонта. Основную часть биомассы зооперифитона нижнего горизонта составляли хирономиды и олигохеты, на поверхности доминировали амфиподы и хирономиды. Отмечены различия и в трофической структуре зооперифитона разных горизонтов. В верхнем ярусе по биомассе преобладают эврифаги (55 ± 18 %) биомассы) и фитодетритофаги (38 ± 13 %), доля зоофагов очень низка (0–1 % биомассы), пелодетритофаги не отмечены. В нижнем ярусе преобладают фитодетритофаги (52 ± 15 %), значительной остается биомасса эврифагов (25 ± 12 %), хотя их доля и сокращается в 2 раза по сравнению с верхним ярусом, увеличивается вклад в общую биомассу зоофагов (11 ± 5 %) и пелодетритофагов (9 ± 5 %) (рис. 2).

Влияние зарослей на таксономическую структуру и обилие зооценозов. В зарослях макрофитов отмечено высокое видовое богатство беспозвоночных животных. Наибольшее видовое богатство отмечено в зарослях рдеста – мягкого растения со сложной морфологической структурой. Возможно, отмеченное повышение богатства беспозвоночных в зарослях рдеста (растения с наибольшей площадью зарастания в озере) – результат комплексного воздействия обоих факторов (архитектуры растения и его распространенности). На повышение видового богатства беспозвоночных в растениях со сложной морфо-

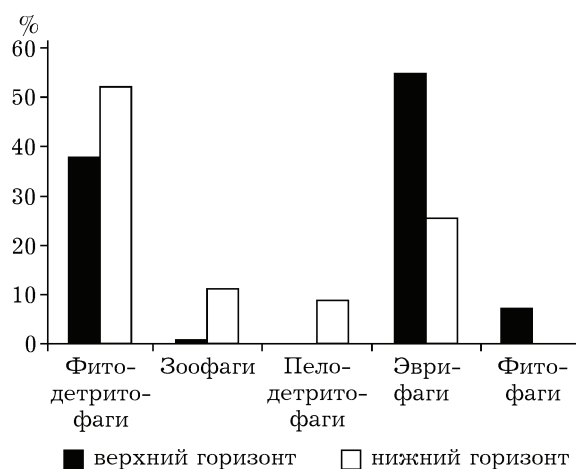


Рис. 2. Относительная биомасса (%) беспозвоночных различного типа питания в зооперифитоне Телецкого озера в августе 2004 г.

логией указывали многие авторы [5, 13, 14]. Имеются также сведения и о прямой зависимости видового богатства беспозвоночных от площади зарослей [15]. Вероятно, повышение видового богатства в зарослях растений со сложной морфологией отражает общебиологическую тенденцию увеличения разнообразия в более сложных местообитаниях. Так, в наших исследованиях видовое богатство (пересчитанное как среднее количество видов на пробу, чтобы исключить влияние площади зарастания) в смешанных зарослях морфологически простых и сложных растений было выше, чем в морфологически сложных растениях. Жесткие растения с простой морфологией (прошлогодня разлагающаяся осока) были наиболее заселены только в мае. Возможно, это связано с особой привлекательностью для беспозвоночных разлагающейся растительности, содержащей большое количество легкодоступных питательных веществ. Кроме того, жесткие неразложившиеся стебли таких растений – единственная опора для гидробионтов весной: заросли мягких растений представлены в мае преимущественно проростками и не могут служить для макробеспозвоночных ни укрытием, ни источником пищи. В зооперифитоне преобладали активно плавающие виды. Следует отметить, что видовое богатство – более стабильный показатель, чем численность и биомасса, он менее подвержен сезонным и многолетним изменениям (если условия обитания не изменяются катастрофически), поэтому указанные тенденции верны в большей степени для видового состава. В наших исследованиях при увеличении численности и биомассы зооперифитона в 4–5 раз в течение сезона его видовое богатство увеличилось в 1,5 раза.

Несмотря на незначительное увеличение численности и биомассы зообентоса на заросших участках литорали по сравнению с открытыми участками, видовое богатство зообентоса увеличивается почти в 2 раза (рис. 3) [11]. Кроме того, в пересчете на единицу площади водоема общая биомасса макробеспозвоночных зарослей макрофитов (зообентоса и зооперифитона) в 1,5–2,0 раза больше, чем на не заросших участках с аналогичными грунтами. Это свидетельствует о роли зарослей как “концентраторов жизни”, не только ускоряющих трансформацию органического

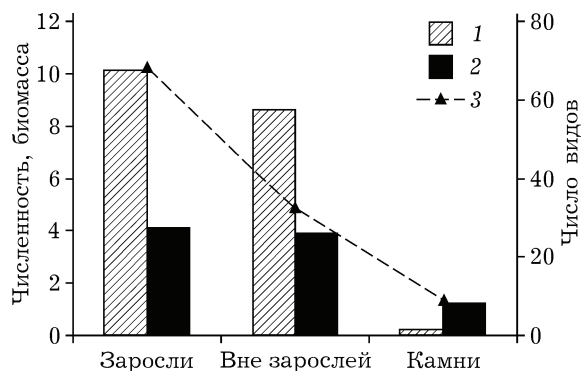


Рис. 3. Численность, биомасса и видовое богатство зообентоса различных биотопов Телецкого озера в мае 2004 г. (по: [11]): 1 – численность (тыс. экз./м²), 2 – биомасса (г/м²), 3 – число видов

вещества, но и способствующих поддержанию устойчивости экосистемы озера.

Трофическая структура зооперифитона.

В отличие от наземных экосистем, где чрезвычайно ярко выражена приспособленность беспозвоночных к высшим растениям как к кормовым объектам, в водной среде фитофагия, носящая характер стенофагии, очень незначительна [16]. В нижнем горизонте зарослей макрофитов по биомассе преобладали фитодетритофаги – собиратели водорослей, в верхнем горизонте – эврифаги. Преобладание эврифагов в верхнем горизонте, возможно, связано с большим разнообразием и меньшим обилием трофических ресурсов на поверхности зарослей, что дает преимущество видам с широким спектром питания. Основной трофический ресурс нижнего горизонта – падающий сверху детрит, что и приводит к увеличению доли детритофагов. Большинство видов беспозвоночных, обитающих в зарослях макрофитов, использовали их не в качестве источника пищи, а как субстрат, аккумулирующий на себе водоросли и детрит, что ранее отмечено в работах [16, 17]. Известно, что водоросли-обрастатели поверхности макрофитов конкурируют с макрофитами за свет и биогены [18], поэтому биомассы эпифитона и макрофитов находятся в обратной зависимости [19, 20]. Преобладание альгофагов-соскребывателей в зооперифитоне ведет к очищению поверхности растения от налета и повышению функциональной активности макрофитов. Таким образом, взаимоотношения макрофитов и зооперифитона носят взаимовыгодный характер.

Пространственное распределение зооперифитона. В мае отмечена тенденция увеличения численности и биомассы зооперифитона в прибрежных участках по сравнению с глубоководными. Возможно, это связано с увеличением уровня воды весной, вызывающим миграции беспозвоночных в прибрежные участки с более благоприятным уровнем и температурным режимом. В августе, наоборот, в прибрежье численность и биомасса зооперифитона были ниже, чем на удаленных от берега участках, что обусловлено меньшей фитомассой и плотностью макрофитов вблизи берегов.

В августе биомасса и численность зооперифитона у дна превышали аналогичные показатели в поверхностном горизонте. Такое вертикальное распределение, вероятно, связано с большей плотностью растений в придонном горизонте. Кроме того, придонная часть фитоценозов имеет более длительный период существования, что приводит к увеличению количества водорослей и детрита в нижней части растений по сравнению с верхней и способствует привлечению беспозвоночных. Увеличение численности и биомассы беспозвоночных у дна и внутри зарослей часто связывают с увеличением пресса хищников на поверхности зарослей и у их края [4, 21].

Таким образом, в результате проведенных в 2004 г. исследований в литорали Телецкого озера обнаружено 172 таксона макробеспозвоночных, 35 из которых впервые указаны для этого водоема. Максимальные численность, биомасса и видовое разнообразие гидробионтов отмечены на заросших участках литорали. Весной (при слабом развитии мягкой растительности) максимальное обилие гидробионтов наблюдали среди разлагающихся остатков жестких растений, в августе (в период максимального развития гидрофильных фитоценозов) – на мягких растениях со сложной морфологией (рдест). Распределение беспозвоночных в зарослях высшей водной растительности имеет ярусный характер с максимальными показателями численности и биомассы в придонном горизонте. Большинство беспозвоночных, обитающих в зарослях макрофитов, используют их не в качестве источника пищи, а как субстрат, аккумулирующий на себе водоросли и детрит.

Автор признателен канд. биол. наук Р. Е. Романову за критические замечания, высказанные при обсуждении рукописи, М. И. Ковешникову за помощь при сборе проб и Е. Н. Крыловой за определение олигохет, нематод и пиявок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Sand-Jensen K. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams // *Freshwater Biology*. 1998. Vol. 39. P. 663–679.
2. Raspopov I. M., Adams L., Husák Š. Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the Lake Ladoga, NW Russia // *Preslia*. 2002. Vol. 74. P. 315–321.
3. Titus J. E., Pogano A. Decomposition of litter from submersed macrophytes: the indirect effect of high [CO₂] // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47. P. 1367–1375.
4. Marklund O., Blindow I., Hargeby A. Distribution and diel migration of macroinvertebrates within dense submerged vegetation // *Ibid*. 2001. Vol. 46. P. 913–924.
5. Jones J. I., Young J. O., Eaton J. W., Moss B. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton // *J. of Ecology*. 2002. Vol. 90. P. 12–24.
6. Modenutti B. E., Balseiro E. G., Queimaliños C. P. Añón Suárez D. A., Diéguez M. C., Albariño R. J. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes // *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. 1998. Vol. 3. P. 179–186.
7. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее / под ред. В. А. Румянцева, В. Г. Драбковой. СПб.: Наука, 2002. 327 с.
8. Селегей В. В., Селегей Т. С. Телецкое озеро. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 142 с.
9. Яныгина Л. В., Ковешников М. И., Крылова Е. Н., Марусин К. В. Пространственное распределение зообентоса Телецкого озера // *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды*. Минск: Издательский центр БГУ, 2007. С. 274.
10. Kirillov V. V., Selegei V. V., Kim G. V., Kirillova T. V., Mitrofanova E. Yu., Pakhomov A. G., Zarubina E. Yu. The outbreaks of life in the littoral cenoses of the deepest lake in western Siberia, Lake Teletskoye // *Proceedings of the 8th Conference on the Conservation and Management of Lakes*. Copenhagen, 1999. P. 316–319.
11. Зарубина Е. Ю., Митрофанова Е. Ю., Яныгина Л. В., Бурмистрова О. С., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Крылова Е. Н., Соколова М. И. Состав, структура и особенности функционирования литоральных биоценозов Телецкого озера // *Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири*. Томск: Литопринт, 2007. С. 145–155.

12. Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 1998. 322 с.
13. Duggan I. C., Green J. D., Thompson K., Shiel R. J. The influence of macrophytes on the spatial distribution of littoral rotifers // *Freshwater Biology*. 2001. Vol. 46. P. 777–786.
14. Taniguchi H., Nakano S., Tokeshi M. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants // *Ibid.* 2003. Vol. 48. P. 718–728.
15. Attrill M. J., Strong J. A., Rowden A. A. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? // *Ecography*. 2000. Vol. 23. P. 114–121.
16. Зимбалеvская Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 216 с.
17. Hann B. J. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland // *UFS (Delta Marsh) Annual Report*. 1995. Vol. 30. P. 78–84.
18. James M. R., Hawes I., Weatherhead M. Removal of settled sediments and periphyton from macrophytes by grazing invertebrates in the littoral zone of a large oligotrophic lake // *Freshwater Biology*. 2000. Vol. 44. P. 311–326.
19. Cattaneo A., Galanti G., Gentinetta S., Ramo S. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in a Italian lake // *Ibid.* 1998. Vol. 39. P. 725–740.
20. Duffy J. E., Richardson J. P., Canuel E. A. Grazer diversity effect on ecosystem functioning in seagrass beds // *Ecology Letters*. 2003. Vol. 6. P. 637–645.
21. Harrison S. S. C., Bradley D. C., Harris I. T. Uncoupling strong predator-prey interactions in streams: the role of marginal macrophytes // *Oikos*. 2005. Vol. 108. P. 433–448.

Phytophilic Zoocoenoses of Lake Teletskoe

L. V. YANYGINA

*Institute for Water and Environmental Problems SB RAS
656038, Barnaul, Molodezhnaya str., 1
E-mail: zoo@iwep.ru*

Composition, structure and spatial distribution of zoobenthos and zooperiphyton at plant-filled regions of the littoral of Lake Teletskoe were analyzed. A dependence of the taxonomic composition, number and biomass of zoobenthos on vegetation type was discovered. A multilevel character of the distribution of invertebrates in macrophyte overgrowth was showed. Analysis of the trophic structure of the communities of macro-invertebrates revealed predominance of algodetritophagous animals in zooperiphyton. The role of plant overgrowth as a «life concentrator» in oligotrophic lake was revealed.

Key words: phytophilic macroinvertebrates, diversity, spatial distribution, Lake Teletskoe.