

Н.А. Исакова

Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии Уро РАН,
г. Миасс, isakova_70@mail.ru

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРИФИТОННЫХ ГРУППИРОВОК BACILLARIOPHYTA НА ПОГРУЖЕННЫХ ГИДРОФИТАХ ОЗЕРА БОЛЬШОЕ МИАССОВО

Диатомовые водоросли повсеместно распространены, имеют высокое таксономическое и экологическое разнообразие, тесно связаны с факторами среды и чувствительны к их изменениям. Тем не менее, на ценотическом уровне они, особенно бентосные, изучены недостаточно [Оксиюк, Давыдов, 2006]. При этом особый интерес вызывает вопрос о влиянии факторов среды на организацию альгоценозов, например, растительного субстрата (растения-хозяина) на структуру перифитонных (эпифитных) группировок водорослей.

Дискуссия о существовании специфического воздействия растения-хозяина на эпифитное сообщество началась в середине XX в. [Prowse, 1959]. В настоящее время этот вопрос остается спорным преимущественно из-за методологических расхождений и обуславливает существование различных точек зрения [Mutinova, 2015]. Сторонники «положительного» влияния растительного субстрата делают акцент на важности его как источника питательных веществ и развитии между макрофитами и эпифитными водорослями взаимопольного сожительства – мутуализма [Hutchinson, 1975; Burkholder et al., 1990; Kahlert, Pettersson, 2002; Sultana et al., 2004; Zhang et al., 2013; Tunca et al., 2014]. Сторонники «отрицательного» влияния считают, что между ними формируются конкурентные отношения за питательные вещества и свет [Fitzgerald, 1969; Phillips et al., 1978; Sand-Jensen, 1990; Roberts et al., 2003; Köhler et al., 2010]. В основе гипотезы «нейтрального» влияния лежит мнение о том, что сходство между эпифитными сообществами на различных растительных субстратах в пределах одного водоема обусловлено отсутствием непосредственного биологического и химического взаимодействия растения-хозяина на эпифитные водоросли, а единственно возможным остается его косвенное влияние посредством морфологических особенностей строения (архитектуры), плотности популяции макрофитов, их положения и перемещения в толще воды [Siver, 1977; Cattaneo, Kalff, 1979; 1980; Cattaneo et al., 1995; Cejudo-Figueiras et al., 2010; Mohamad S. Abd El-Karim et al., 2016].

В связи с этим в 2016 г. были проведены гидробиологические работы на озере Большое Миассово, которое имеет большое количество заливов и разнообразные типы берегов. Было установлено, что в данном водоеме морфология береговой линии один из латентных факторов, играющих роль в организации перифитонного сообщества Bacillariophyta, развивающегося на погруженных гидрофитах. В зависимости от условий биотопа в локальных перифитонных группировках диатомей наблюдаются изменения лишь в количественном преобладании доминирующих видов [Исакова, Вейсберг, 2019]. Влияние погруженных гидрофитов на организацию данного перифитонного сообщества Bacillariophyta ранее не рассматривалось. Если предположить, что такое влияние существует, то виды погруженных гидрофитов, как различные типы растительного субстрата, будут способствовать возникновению мозаичности фитоперифитона и, соответственно, обеспечивать существование в нем разнообразных группировок диатомовых водорослей. Задача данной работы – оценить видовое разнообразие перифитонных группировок Bacillariophyta, развивающихся на различных погруженных гидрофитах оз. Б. Миассово, и измерить сходство между ними.

В литоральной зоне оз. Б. Миассово на 8 станциях (кордон, научно-производственная база, в заливах: Зимник, Латочка, Штанная курья, Няшевская курья, Узкая курья, Липовая курья) с глубины 1.0–1.5 м в 5-кратной повторности случайным образом отбирались *Myriophyllum sibirica* Kom., *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L. и *Stratiotes aloides* L., относящиеся к погруженным укореняющимся гидрофитам [Папченков, 2001]. По сравнению с

другими экологическими группами высшей водной растительности, они имеют наиболее тесную связь с водной средой, менее других испытывают на себе приливно-отливные и сезонные течения и, кроме того, имеют повсеместное распространение.

Перифитон отделялся от растительного субстрата (РС) методом встряхивания [Gross et al., 2003] и фильтровался через полиамидное сито с размером ячеек 14 мкм. Подготовка к микроскопированию полученных 27 проб проводилась по стандартной методике диатомового анализа [Диатомовые водоросли ..., 1992]. Подсчет вели при окуляре $\times 10$ и объективе $\times 100$ до 100 клеток в препарате [Комулайнен, 2003]. При идентификации диатомовых водорослей использовались определители [Krammer, Lange-Bertalot, 1986; 1988; 1991a; 1991b; Round et al., 1990; Lange-Bertalot, 2001].

Исходная матрица данных, содержащая списки диатомовых водорослей, обитающих в том или ином биотопе, была трансформирована: получены четыре естественные группировки перифитонных диатомовых водорослей в зависимости от типа РС. Сходство данных группировок оценивали по показателям общности – индексу Чекановского-Сьеренсена (I_{cs}), учитывающим качественные данные: $I_{cs} = 2a/(b+c)$, где a – число общих видов в сравниваемых группировках, b и c – число видов в каждой из группировок, и количественные данные: $I_{cs} = \sum \min(p_{ij}, p_{ik}) = 1 - 0.5 \sum |p_{ij} - p_{ik}|$, где p_i – доля особей i -го вида в j -й и k -й группировке [Песенко, 1982]. При измерении сходства между группировками бентосных диатомей, планктонные и планктонно-бентосные Bacillariophyta исключались из описаний как «случайные»; учитывались массовые и часто встречающиеся таксоны; показателем обилия выбрана медиана Me_i .

Для оценки разнообразия перифитонных группировок Bacillariophyta использовали показатели, характеризующие его компоненты – видовое богатство и выровненность (неоднородность): общее число видов (S), индекс видового богатства Маргалефа (D_{Mg}): $D_{Mg} = (S-1)/\ln N_s$, где S – число выявленных видов, N_s – общее число особей всех видов, а также индекс Пиелу (E), рассчитываемый на основе индекса Шеннона (H'): $H' = -\sum p_i \log p_i$, $E = H'/\log S$, где S – число видов, p_i – доля особей i -го вида, оцениваемая как удельная численность Me_i/N_s . Величина индекса Шеннона обычно укладывается в интервале 1.5–3.5, редко превышая 4.5 [Мэгарран, 1992], а индекс Пиелу меняется в интервале 0–1 (при равном обилии всех видов $E = 1$).

Положение вида в структуре доминирования устанавливали сравнением форм кривых доминирования-разнообразия с применением индекса доминирования (D_i) Ф.Д. Мордухай-Болтовского [Методика изучения..., 1975]: $D_i = p_i \cdot (Me_i/N_s)^{1/2}$, где $p_i = m_i/M$ – встречаемость i -го вида, m_i – число проб, в которых найден вид, M – общее число проб, Me_i/N_s – удельная численность, принятая мерой обилия вместо удельной биомассы B_i/B_s , т.к. в сообществах гидробионтов под влиянием тех или иных факторов устоявшееся соотношение биомассы отдельных таксонов варьирует в большей степени, чем соотношение их численности [Шитиков и др., 2003].

Степень доминирования (структурированность группировок) оценивали с помощью константы «а», полученной из экспоненциальных уравнений $y = ae^{-bx}$, которыми описываются (коэффициент детерминации $R^2 = 0.92-0.95$) полученные кривые доминирования-разнообразия: по оси абсцисс – последовательность видов, ранжированная по убыванию индекса D_i , по оси ординат – значения индекса D_i . Доминирование тем отчетливее выражено, чем круче наклон кривой и больше значение константы «а». Характеризуя доминирующий комплекс, указывали медиану, минимальные и максимальные значения численности ведущих видов, нахождение непараметрического доверительного интервала для малой выборки смысла не имеет [Глотов и др., 1982].

В перифитонных группировках выявлено 65 видов диатомей, относящихся к 33 родам и 20 семействам, организованным по системе Раунда [Round et al., 1990]. В группировке на *M. sibirica* (PC1) отмечено наибольшее число таксонов диатомей – 56, наименьшее – 33 на *S. aloides* (PC4), на *P. lucens* (PC2) и *P. perfoliatus* (PC3) – 51 и 48 соответственно, общих видов – 20.

Сравниваемые группировки обладают сходством видового состава (табл. 1). Значения показателя видовой общности – индекса I_{cs} , вычисленные по качественным данным (по диагонали справа), выше и менее вариабельны, чем величины I_{cs} , рассчитанные с учетом удельной численности видов (по диагонали слева). Вероятно, что исследуемые группировки могут отличаться структурой.

Таблица 1

Видовое сходство перифитонных группировок Bacillariophyta (I_{cs}) на различных типах растительного субстрата

Растительный субстрат	Перифитонные группировки Bacillariophyta			
	1	2	3	4
PC1	–	0.84	0.75	0.81
PC2	0.66	–	0.82	0.83
PC3	0.74	0.73	–	0.84
PC4	0.76	0.53	0.69	–

Описание структуры исследованных группировок представлено в виде спектров видового разнообразия (табл. 2). Значения показателя видового богатства – индекса Маргалефа, на субстратах PC1, PC2 и PC3 слабо варьируют, а наибольшие его отличия наблюдаются между субстратами PC1 и PC4, т.к. данный показатель зависит от числа видов в исследуемых группировках.

Таблица 2

Спектры видового разнообразия перифитонных группировок Bacillariophyta на различных типах растительного субстрата

Показатели видового разнообразия	Тип растительного субстрата			
	PC1	PC2	PC3	PC4
Видовое богатство				
Число видов, S	56	51	48	33
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	2.85	2.61	2.37	1.67
Выровненность				
Индекс Шеннона, H'	2.52	1.98	2.16	2.20
Индекс Пиелу, E	0.63	0.50	0.56	0.63
Степень доминирования				
Константа «а»	0.49	0.44	0.49	0.54

Показатели обилия вида и его значимость в структуре доминирования лежат в основе характеристики второго компонента видового разнообразия – выровненности: слабая вариабельность значений индекса Пиелу E (см. табл. 2) свидетельствует о значительном сходстве распределения особей по видам на растительных субстратах PC1–PC4, при этом информационный показатель – индекс Шеннона H' демонстрирует более заметную структурированность группировки на PC1.

Основываясь на значениях индекса доминирования D_i , для каждой группировки были построены кривые доминирования видов (рис.), позволяющие судить о значимости вида или группы видов в ее структуре. Величины показателя доминирования – константы «а» (см. табл. 2), получены из экспоненциальных уравнений, которыми описываются кривые доминирования: чем больше значение константы «а» и чем резче кривая, тем отчетливее выражено доминирование.

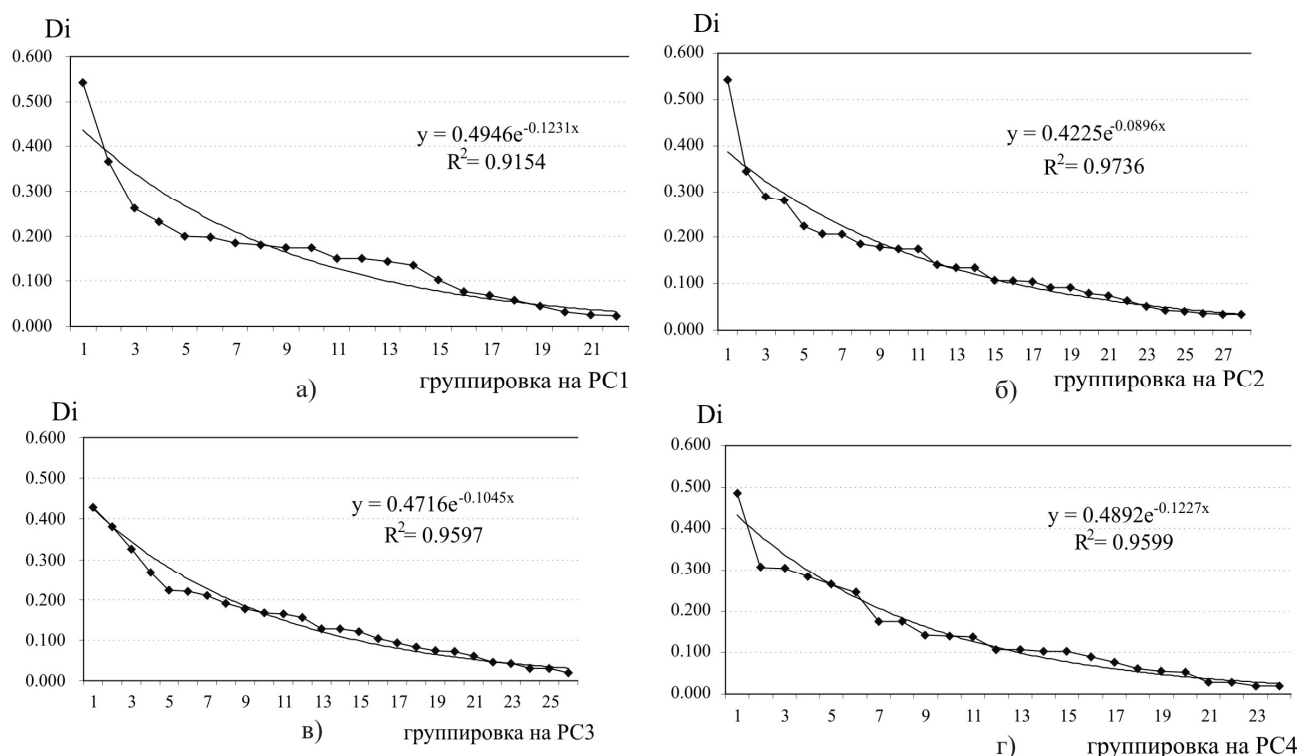


Рис. Кривые значимости видов в перифитонных группировках Bacillariophyta (без учета планктонных видов) на погруженных гидрофитах: а) *Myriophyllum sibirica*, б) *Potamogeton lucens*, в) *P. perfoliatus*, г) *Stratiotes aloides*. Виды Bacillariophyta условно обозначены цифрами.

Структура доминирования в сравниваемых группировках в целом однотипная (табл. 3): руководящим (доминирующим) видом является *C. placentula*, субдоминантом 1-го порядка – *A. minutissimum*, в группировке на PC2 их позиции противоположны. Незначительные отличия в структуре доминирования заметны на PC4 на уровне субдоминантов.

Таблица 3

Структура доминирования перифитонных группировок Bacillariophyta на различных типах растительного субстрата

Растительный субстрат	Структура доминирования в перифитонных группировках		
	Доминант ($D_{i\max}$)	Субдоминант 1 ($D_{i\max} > D_i \geq 0.3$)	Субдоминант 2 ($0.3 > D_i \geq 0.2$)
PC1	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg (0.54)*, 71,7/(34.1–265.2)**	<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson, <i>Amphora pediculus</i> (Kützing) Grunow
PC2	<i>A. minutissimum</i> (0.54), 75.1/(17.2–218.2)	<i>C. placentula</i>	<i>Encyonopsis microcephala</i> (Grunow) Krammer, <i>A. pediculus</i> , <i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch) D.G. Mann
PC3	<i>C. placentula</i> (0.49), 94.7/(39.8–358.6)	<i>A. minutissimum</i>	<i>Epithemia sorex</i> Kützing, <i>Navicula tenelloides</i> Hustedt, <i>Staurosira construens</i> Ehrenberg, <i>S. venter</i> (Ehrenberg) Cleve et Möller
PC4	<i>C. placentula</i> (0.49), 57.5/(87.7–108.7)	<i>E. adnata</i> , <i>S. construens</i>	<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams et Round, <i>A. minutissimum</i> , <i>S. venter</i>

Примечание. * – в круглых скобках приводится значение индекса D_i доминирующего вида, ** – численность доминирующего вида $Me_i \times 10^6 / (N_{i\min} \times 10^6 - N_{i\max} \times 10^6)$.

Таким образом, сравниваемые перифитонные группировки Bacillariophyta на исследованных видах погруженных гидрофитов оз. Б. Миассово схожи спектрами видового разнообразия и, следовательно, относятся к одному сообществу.

Монодоминирование в структуре выражено слабо, а монополизация ресурсов среды одним видом мало эффективна: часто лидирующее положение доминанта *Cocconeis placentula* переходит к субдоминанту 1-го порядка *Achnanthydium minutissimum*, и наоборот. Различия в структуре доминирования выявляются на низком уровне иерархии – среди субдоминантов 2-го порядка.

В группировке, формирующейся на *M. sibirica*, можно отметить незначительную, но все же заметную тенденцию к росту видового разнообразия (более высокие значения, показателей D_{Mg} и H') по сравнению с остальными группировками. Такая направленность, вероятно, может быть связана с тем, что в этой группировке роль отдельных видов становится все более сходной [Константинов, 1986], или с пространственной гетерогенностью [Песенко, 1982], в частности, вызванной рассеченностью листовых пластинок. Эти предположения требуют дополнительных исследований.

Исследованные виды погруженных гидрофитов в данном водоеме служат, по-видимому, нейтральным субстратом для колонизации их диатомовыми водорослями.

Работа выполнена в рамках госзадания № АААА-А19-119101490003-1.

Литература

- Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 264 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука, 1974. Т. 1. 403 с.; 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.; 1992. Т. 2. Вып. 2. 125 с.
- Исакова Н.А., Вейсберг Е.И. Факторы, определяющие организацию перифитонного сообщества Bacillariophyta // Биология внутренних вод. 2019. № 2 (Вып. 2). С. 42–50.
- Комулайнен С.Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. 43 с.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: «Высшая школа», 1986. 472 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Оксиюк О.П., Давыдов О.А. Методологические принципы оценки состояния водных объектов по микрофитобентосу // Гидробиол. журн. 2006. Т. 42, № 2. С. 98–112.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Burkholder J.M., Wetzel R.G., Klomparens K.L. Direct comparison of phosphate uptake by adnate and loosely attached microalgae within an intact biofilm matrix // Applied and Environmental Microbiology. 1990. Vol. 56(9). P. 2882–2890.
- Cattaneo A., Kalff J. Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate // Limnology and Oceanography. 1979. Vol. 24(6). P. 1031–1037.
- Cattaneo A., Kalff J. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds // Limnology and Oceanography. 1980. Vol. 25(2). P. 280–289.
- Cattaneo A., Méthot G., Pinel-Alloul B., Niyonsenga T., Lapierre L. Epiphyte size and taxonomy as biological indicators of ecological and toxicological factors in lake Saint-François (Québec) // Environmental Pollution. 1995. Vol. 87(3). P. 357–372.
- Cejudo-Figueiras C., Álvarez-Blanco I., Bécares E., Blanco S. Epiphytic diatoms and water quality in shallow lakes: the neutral substrate hypothesis revisited // Marine and Freshwater Research. 2010. Vol. 61(12). P. 1457–1467.

- Fitzgerald G.P.* Some factors in the competition or antagonism among bacteria, algae and aquatic weeds // *Journal of Paleolimnology*. 1969. Vol. 5. P. 351–359.
- Gross E.M., Feldbaum C., Graf A.* Epiphyte biomass and elemental composition on submersed macrophytes in shallow eutrophic lakes // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506–509 (1–3). P. 559–565.
- Hutchinson G.E.* A treatise on limnology, Vol. 3: Limnological botany. New York, London, Sydney and Toronto: John Wiley et Sons, 1975. 660 pp.
- Kahlert M., Pettersson K.* The impact of substrate and lake trophy on the biomass and nutrient status of benthic algae // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 489. P. 161–169.
- Köhler J., Hachol J., Hilt S.* Regulation of submersed macrophyte biomass in a temperate lowland river: Interactions between shading by bank vegetation, epiphyton and water turbidity // *Aquatic Botany*. 2010. Vol. 92. P. 129–136.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1986. Bd 2. 876 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart; N.Y.: Gustav Fischer Verlag, 1988. Bd 2. 596 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart; Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991a. Bd 2. 576 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 4: Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) and Gomphonema // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart; Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991b. Bd 2. 436 p.
- Lange-Bertalot H.* Diatoms of Europe. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato Frustulia. Rugell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2001. Vol. 2. 526 p.
- Mohamad S. Abd El-Karim, Om Mohamed A. Khafagi, Dalia M. Belal.* Effect of substrate type on the response of diatoms to environmental gradients: Implication for bioassessment and biomonitoring programs // *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*. 2016. Vol. 4(2). P. 361–369.
- Mutinova Bc.P.* Substrate specificity of epiphytic communities of diatoms (Bacillariophyceae) and desmids (Desmidiaceae). Master's thesis. Supervisor: doc. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D. Prague, 2015. 86 p.
- Phillips G.L., Eminson D., Moss B.* A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters // *Aquatic Botany*. 1978. Vol. 4(2). P. 103–126.
- Prowse G.A.* Relationship between epiphytic algal species and their macrophytic hosts // *Nature*. 1959. Vol. 183(4669). P. 1204–1205.
- Roberts E., Kroker J., Körner S., Nicklisch A.* The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506(1). P. 525–530.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* The Diatoms. Biology et Morphology of the Genera. Cambridge University Press, 1990. 747 p.
- Sand-Jensen K.* Epiphyte shading: its role in resulting depth distribution of submerged aquatic macrophytes // *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1990. Vol. 25. P. 315–320.
- Siver P.A.* Comparison of attached diatom communities on natural and artificial substrates // *Journal of Phycology*. 1977. Vol. 13(4). P. 402–406.
- Sultana M., Asaeda T., Manatunge J., Ablimit A.* Colonisation and growth of epiphytic algal communities on Potamogeton perfoliatus under two different light regimes // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2004. Vol. 38. P. 585–594.
- Tunca H., Ongun Sevindik T., Bal D.N., Arabaci S.* Community structure of epiphytic algae on three different macrophytes at Acarlar floodplain forest (northern Turkey) // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2014. Vol. 32(4). P. 845–857.
- Zhang N., Hongjing L., Jeppesen E., Wei L.* Influence of substrate type on periphyton biomass and nutrient state at contrasting high nutrient levels in a subtropical shallow lake // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 710. P. 129–141.