

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ
ЭКОСИСТЕМ ЛОСОСЕВЫХ РЕК ЮГА РОССИЙСКОГО
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

Т.М. Тиунова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Исследования водных экологических систем тесно связаны с проблемой комплексного изучения водотоков. Разное понимание этой проблемы формировало отдельные научные школы и направления. В настоящее время условно можно выделить несколько этапов комплексного изучения водотоков. Первый этап – это выяснение внешних черт водотоков, второй – изучение количественных связей между отдельными частями водных экологических систем, третий – вскрытие механизмов явлений, ответственных за индивидуальные свойства водотоков (Гутельмахер, 1987). Рассмотрим эти этапы и современное состояние этого вопроса на материалах, полученных на одной из модельных рек юга Дальнего Востока. Метод исследования модельных рек основан на положении о том, что всем горным и предгорным рекам присущ сходный физический и биотический облик (высокая скорость течения, каменистые грунты, невысокая максимальная температура, благоприятный режим дна, преобладание в биомассе личинок насекомых). При правильном выборе сравниваемых объектов малая лососевая река может служить типовым объектом детального исследования лососевых экосистем. В этом случае все разнообразие лососевых рек или их зон может быть сведено к ограниченному числу детально изученных моделей. Поэтому для наших исследований была выбрана р. Кедровая – типичная малая лососевая река предгорного типа. Лососевая река – это, как правило, малый холодноводный или умеренно холодноводный водоток с быстрым течением и каменным ложем, обладающий условиями, необходимыми для нереста производителей и нагула молоди лососевых рыб (Леванидова и др., 1989). При выборе реки в качестве модельной руководствовались следующим.

1. Исследования рек на Дальнем Востоке начались и в основном продолжают на нерестовых лососевых водотоках, относящихся к категории малых рек. Высокая практическая значимость малых рек обусловлена тем, что они представляют самый многочисленный тип водотоков (только в Приморском крае их насчитывается около 55 тыс.).

2. Река Кедровая протекает по территории заповедника и не подвержена антропогенному загрязнению. И, наконец, р. Кедровая доступна для круглогодичных наблюдений.

В настоящее время первый этап комплексного изучения водотоков Дальнего Востока практически завершен. В результате обследования большого числа водотоков получен фактический материал о видовом составе, численности, биомассе гидробионтов. Прове-

дены наблюдения за сезонными изменениями температуры и другими абиотическими факторами среды обитания водных животных. В работах В.Я. Леванидова (1979, 1981) обоснованы фундаментальные различия в характере экосистем лососевых рек трех субрегионов Дальнего Востока: южных районов, Камчатки, Крайнего Северо-Востока.

Река Кедровая относится к первому из перечисленных субрегионов. Ее исследование началось в 1972 г. под руководством В.Я. Леванидова и продолжается до настоящего времени. На реке была создана экспериментальная база для фаунистических, экологических, продукционных исследований экосистемы реки.

В 1972–1973 гг. и 1979–1980 гг. был осуществлен сбор двух обширных серий количественных проб бентоса (Леванидов, 1977; Кочарина и др., 1988). В количественных пробах, взятых в среднем течении р. Кедровая в 1979–1980 гг., обнаружено около 100 видов и форм донных беспозвоночных: 28 видов поденок, 13 – веснянок, 30 – ручейников, 1 – амфипода, 26 – хирономид, несколько видов двукрылых и олигохет. Среднегодовая биомасса донного сообщества среднего течения р. Кедровая 34,3 г/м². В бентосе реки по биомассе преобладают личинки ручейников, на долю которых приходится 45,5% биомассы всех животных. На втором месте поденки – 19,9%. Заметна роль амфипод (12,9%), веснянок (12,6%) и невелико значение хирономид – 3,2%. Среднегодовая плотность донного сообщества р. Кедровая 15306 экз./м². Основная доля по плотности приходится на личинок поденок – 47,2% и хирономид – 37,7%. Заметна роль веснянок – 14,6%. Численность других групп незначительна.

Таким образом, в результате первого этапа комплексных исследований получены сравнительно-региональные количественные характеристики бентоса водоемов Дальнего Востока, рассмотрена структура сообществ донных беспозвоночных в водотоках, резко различающихся по биомассе и видовому разнообразию.

Второй этап комплексного изучения водотоков связан с предложенным Л.Л. Россимо (1934) балансовым подходом и его реализацией на энергетической основе Г.Г. Винбергом (1934). Работы, выполненные по схеме энергетического баланса, заключались в том, что основное внимание было уделено получению динамических характеристик таких главных функций живого, как скорости питания, роста и продукции, трат на энергетический обмен. Это дало возможность получить комплекс выраженных единообразно данных и сопоставить их на строго количественной основе. Таким образом, используя комплексный подход, удалось связать воедино и найти связи между структурными и функциональными характеристиками сообществ водных организмов. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных позволил описывать и оценивать состояние сообщества животных, равно как и прогнозировать его возможные изменения (Алимов, 1982).

К настоящему времени накоплен огромный материал по количеству и скорости продукции пресноводных гидробионтов в водоемах разного типа. Однако подавляющее большинство продукционных исследований выполнено на экосистемах озер и водохранилищ, при этом исследования экосистем водотоков значительно отстают в этом отношении.

В результате многолетних экспериментальных исследований, проведенных на р. Кедровая, для массовых видов личинок поденок, веснянок, ручейников и гаммарид выявлены основные закономерности, определяющие скорости роста, энергетического обмена и процесса продуцирования как особи, так и популяций в целом (Кочарина, 1990; Кочарина, 1997a, b; 1999; Тесленко, 1992; Teslenko, 1997; Golubkov et al., 1992; Тиунова, 1993, Тиунова, 1997; Богатов, 1994).

Напомним, что продукция популяции водных животных представляет собой сумму соматической (P_s), генеративной (P_g), экзувиальной (P_{ex}), элиминированной ($P_{эл}$) продукции за какой либо конкретный отрезок времени:

$$P = P_s + P_g + P_{ex} + P_{эл},$$

где P_s – соматическая продукция, P_g – генеративная, P_{ex} – экзувиальная, $P_{эл}$ – элиминированная.

Тем не менее в большинстве работ, посвященных продукционным исследованиям, приводятся данные лишь по соматической продукции. Что касается генеративной и в особенности экзувиальной продукции, то она учитывается только для ракообразных (Хмелева, Голубев, 1984). Оценка элиминированной продукции наряду с соматической проводилась для личинок хирономид Е.В. Балушкиной с соавторами (Алимов и др., 1986). Трудно назвать отечественную или зарубежную работу, в которой была бы рассчитана доля каждой составляющей продукции популяции.

Нами впервые для личинок поденок были рассчитаны не только соматическая, но и генеративная и экзувиальная продукция (Тиунова, 1993). При этом суммарное значение экзувиальной и генеративной продукции составило для исследованных личинок поденок около 25% от соматической. Однако по имеющимся данным оказалось невозможным рассчитать элиминированную продукцию. Как известно (Леванидов, 1977; Тиунова, 1993), колебания численности личинок в количественных пробах происходят за счет не только их естественной смертности, но и в большей степени за счет колебания уровня воды в реке. Так, в зимние месяцы уровень воды в р. Кедровая достигает минимальных величин, и на ряде участков происходит промерзание. Поэтому животные концентрируются в местах, благоприятных для их существования. В связи с этим резко возрастает количество животных при расчете на 1 м^2 . В летне-осенний период снижение числа особей на 1 м^2 связано с расселением гидробионтов по дну, площадь которого вследствие повышения уровня воды увеличивается в несколько раз. Поэтому особенно при оценке элиминированной продукции необходимо учитывать изменения площади дна в течение всех сезонов. К сожалению, при отборе проб 1979–1980 гг. промеры русла реки не проводились.

Тем не менее обобщение результатов продукционных исследований основных групп бентоса позволило в первом приближении определить энергетические соотношения внутри сообщества пресноводных беспозвоночных р. Кедровая (Тесленко, 1992). Среди мирных животных по общему количеству продуцируемого органического вещества доминировали личинки поденок (64%). Величина продукции популяций нехищных личинок ручейников, хирономид, веснянок и гаммарусов составляли соответственно 14, 11, 6 и 5% (табл. 1). Среди хищников самая большая доля участия в продуцировании принадлежала личинкам веснянок – 52%. Значительное количество энергии, продуцируемое мирными беспозвоночными, расходуется на удовлетворение пищевых потребностей хищников. Рацион хищных личинок веснянок составляет более половины рациона хищных животных (табл. 1).

Таблица 1
Энергетический баланс сообщества беспозвоночных р. Кедровая в 1979–1980 гг.

Таксон	$P_{нх}$	$R_{нх}$	$C_{нх}$	P_x	R_x	C_x
Ephemeroptera	243,4	191,3	769,3			
Trichoptera	56,9	139,1	327,5	34,8	59,5	117,8
Chironomidae	42,5	34,1	128,1	4,8	3,8	11,0
Plecoptera	23,9	19,0	53,9	67,8	161,6	198,2
Gammaridae	21,4	23,1	74,1	21,4	23,1	55,6
Total	402,1	406,7	1352,9	128,8	247,9	382,6

Примечание. P – продукция, R – энергетические траты на обмен, C – рацион, $нх$ – нехищные, x – хищные беспозвоночные.

Таким образом, продукционные исследования, проводившиеся на аутоэкологическом и популяционном уровнях, образовали фундамент для следующего этапа – изучения продукционных исследований на экосистемном уровне. Выяснение места организма в

экосистеме, его функциональной роли и взаимоотношений между организмами потребовало разработки разнообразных и оригинальных методов. При этом нет необходимости проводить исследование всего водотока в целом и всех связей между его компонентами. Эта цель может быть достигнута только теоретически. Поэтому был предложен оригинальный подход изучения структуры и функций многовидового сообщества малой лосося реки юга Дальнего Востока (Тиунова и др., 1996; Tiunova et al., 1997; 1998). В качестве структурного элемента речной системы взят плес–перекат. Выделение данного элемента речной системы проводилось в сочетании с методом картирования (Takemon, Tanida, 1993). Для этого использовались продольные и поперечные маркированные веревки, которые покрывали участок около 60 м. Размер ячеек составлял в ширину 1 м и в высоту 2 м. На р. Кедровая с использованием данного метода в течение 16 мес. (1993–1994 гг.) дважды в месяц, перед каждым отбором проб, составлялись карта–схема, карта температурного режима, освещенности и скорости течения исследуемого участка. Одновременно с помощью бентометра (площадь 25х25 см) отбиралось около 30 проб зообентоса и такое же количество проб перифитона и рыб. Всего за период обследования отобрано 420 проб бентоса, перифитона и рыб. За период 14-месячных наблюдений на реке зафиксировано 6 низких наводнений, характеризующихся небольшим подъемом воды, и 2 высоких наводнения, сопровождающихся затоплением больших участков речной долины. Отобраны серии проб перед ледоставом и ранней весной, когда площадь зеркала реки была открыта только на 30%. Прослежена смена длительных периодов межени чередующимися паводками.

Получены данные изменения площади дна реки на экспериментальном участке плес–перекат и влияние этих изменений на биомассу бентоса. Различия между минимальными и максимальными параметрами площади дна реки с 24 апреля по 10 июня 1993 г. составляли 126 м². Общая биомасса бентоса (килограмм сухой массы) закономерно уменьшалась на плесе и возрастала на перекате в этот период (табл. 2). Это могло зависеть от двух основных причин: вылета в этот период крупных видов поденок и ручейников с плесового участка, а также миграцией животных с плеса на перекат. Так, 9 мая площадь дна участка была минимальной для весеннего периода, в то время как биомасса бентоса, рассчитанная на 1 м², была на плесе самой высокой – 4.62 г/м². Биомасса же бентоса рассчитанная на всю площадь плеса, в этот же период оказалась меньше, чем в предыдущий месяц.

Таблица 2

Количественные показатели биомассы бентоса и аллохтонной органики р. Кедровая в весенний период 1993 г.

Показатель	24 апреля		9 мая		24 мая		10 июня	
	Плес	Перекат	Плес	Перекат	Плес	Перекат	Плес	Перекат
Площадь участка, м ²	366	326	296	282	314	260	388	316
Средняя биомасса бентоса, г/м ²	4,53	3,82	4,62	5,87	8,63	9,72	2,69	7,19
Общая биомасса бентоса, кг	1,66	1,18	1,37	1,65	2,71	2,53	1,04	2,27
Листовой опад, кг	2,8	2,9	9,6	5,5	3,4	6,1	1,3	4,4
Детрит, кг	4,6	2,6	4,5	5,9	3,7	4,9	6,3	3,7

Примечание. Биомасса бентоса и аллохтонной органики даны в единицах сухой массы.

Показаны изменения количества аллохтонной органики на 1 м² и площадь экспериментального участка реки для весеннего периода. Как видно (табл. 2), сразу после схода ледового покрова количество листового опада на плесе и перекате было практически одинаково. Затем началось интенсивное пополнение как плеса, так и переката листовым опадом, который по сравнению с предыдущим месяцем увеличивается практически в 2 раза. После повышения уровня воды в июне на плесе резко уменьшается количество листового опада (1,3 кг) и увеличивается количество детрита (6,2 кг). Таким образом,

перекат даже после подъема воды все еще остается аккумулятором листового опада. Доля его относительно предыдущего периода (24 мая) уменьшается незначительно – с 6,1 кг до 4,4 кг.

Приведенные здесь примеры могут показаться простыми и мало значащими для решения таких задач гидробиологии, как выявление функциональной роли и взаимоотношений между организмами. Однако это только малая доля имеющегося материала. Дальнейшая обработка проб и анализ полученных данных позволят выявить закономерности микрораспределения водных животных на участке плес–перекат, проследить смену биотопов беспозвоночными в зависимости от возраста и факторов внешней среды; определить продукцию и деструкцию массовых видов водных беспозвоночных в зависимости от площади дна реки. Учитывая, что отбор количественных проб бентоса и перифитона на р. Кедровая продолжался в течение длительного времени, полученные особенности функционирования популяций речных организмов и сообщества в целом в условиях меженных и паводковых периодов дадут возможность получить данные взаимодействий между организмами и понять механизм явлений, ответственный за индивидуальные свойства водоемов. В настоящем сборнике уже представлены некоторые результаты этих исследований¹

Хочу выразить искреннюю благодарность коллективу производственной группы: ст.н.с. С.Л. Кочариной, ст.н.с. Л.А. Медведевой, ст.н.с. В.А. Тесленко, лаборантам-исследователям: Я.М. Болотиной и Е.Ю. Постниковой, поскольку без конкретного участия каждого из них не может быть продолжена и завершена настоящая работа.

Литература

- Алимов А.Ф. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных // Экология. 1982. № 3. С. 45–51.
- Алимов А.Ф., Финогенова Н.П., Балущкина Е.В., Аракелова Е.С. Продуктивность зообентоса // Исследование взаимозависимости кормовой базы и рыбопродуктивности. Л.: Наука, 1986. С. 87–124.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 210 с.
- Винберг Г.Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 1 // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1934. Т. 18. С. 5–24.
- Гутельмахер Б.Л. Понимание комплексности гидробиологических исследований // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 61–68.
- Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.Ф., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 86–108.
- Кочарина С.Л. Функциональная экология ручейников малой лососевой реки юга Приморского края (на примере р. Кедровая): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 25 с.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь». Владивосток, 1977. С. 126–159.
- Леванидов В.Я. О биологической продуктивности горных и предгорных рек советского Дальнего Востока // Тезисы XIV Тихоокеанского научн. конгр. Хабаровск, 1979. С. 12–14.
- Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–21.
- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А., Макаренченко М.А., Семенченко А.Н. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 74–111.
- Россолимо Л.Л. Задачи и установки лимнологии как науки // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1934. Т. 17. С. 5–19.
- Тесленко В.А. Роль личинок веснянок в сообществах пресноводных беспозвоночных малой лососевой реки Кедровая: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб., 1992. 21 с.

¹ См. статьи Л.А. Медведевой (с. 31–37) и С.Л. Кочариной (с. 38–54) в настоящем сборнике.

- Тиунова Т.М. Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. Владивосток: Дальнаука, 1993. 194 с.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Медведева Л.А., Кочарина С.Л. Новый методический подход к исследованию организмов многовидовых сообществ лососевых рек Дальнего Востока // Материалы VII Конгр. российского Гидробиол. о-ва. 1996. Т. 2. С. 81–84.
- Хмелева Н.Е., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных (генеративная и экзувиальная). Минск: Наука и техника, 1984. 216 с.
- Golubkov S.M., Tiunova T.M., Kocharina S.L. Dependence of the respiration rate of aquatic insects upon the oxygen concentration in running and still water // Aquatic Insects. 1992. V. 14, № 3. P. 137–144.
- Kocharina S.L. The allometric larval growth of some species of rheophilous caddisflies (Trichoptera) in the Kedrovaya River (Russian Far East) // Far Eastern Entomol. 1997a. № 39. P. 1–8.
- Kocharina S.L. The larval retreats and food of three species of net-spinning caddis flies in a river of the foothill type (Russian Far East, South Primorye) // Russian J. Aquatic Ecology. 1997b. V. 6. P. 43–51.
- Kocharina S.L. Biology and ecology of *Stenopsyche marmorata* Navas (Trichoptera: Stenopsychiidae) in the Kedrovaya River (Russian Far East) // Far Eastern Entom. 1999. № 73. P. 1–16.
- Takemon Y., Tanida K. Environmental elements for recovery and conservation of riverine nature // The Processing of the International Symposium on Global Amenity. Osaka: University of Osaka Prefecture, 1993. P. 349–356.
- Teslenko V.A. Feeding habits of the predaceous stoneflies in a salmon stream of the Russian Far East // Ephemeroptera & Plecoptera. Biology, ecology, systematics. Mauron + Tinguely & Lachat SA / Eds Landolt, P.; Sartori. M. Fribourg, 1997. P. 73–78.
- Tiunova T.M. Growth of rheophilic mayfly larvae (Ephemeroptera) // Ephemeroptera & Plecoptera. Biology, ecology, systematics. Mauron + Tinguely & Lachat SA / Eds Landolt, P.; Sartori. M. Fribourg, 1997. P. 65–72.
- Tiunova T.M., Teslenko V.A., Medvedeva L.A., Kocharina S.L. The ecosystem of a small salmon river in the Far East of Russia // Proceed. Internat. Workshop on New Scope on Boreal Ecosys. in East Siberia. Nauka Publ., 1997. P. 99–105.
- Tiunova T.M., Teslenko V.A., Kocharina S.L., Medvedeva L.A. Long-term research of the Small Salmon rivers of the Far East of Russia // Proceed. of the 2nd East Asia-Pacific regional confer. on long-term ecol. research, 3–5 March 1997, National Inst. for Environ. Stud., Tsukuba, Japan, 1998. P. 39–46.