

**СОСТАВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООБЕНТОСА
МИКРОБИОТОПОВ В МЕТАРИТРАЛИ МАЛОЙ ПРЕДГОРНОЙ
РЕКИ УМЕРЕННО ХОЛОДНОВОДНОГО ТИПА**

Т.М. Тиунова

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 – летия Владивостока, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: tiunova@ibss.dvo.ru*

На экспериментальном участке метаритрали реки умеренно холодноводного типа выделено 10 типов микробитопов. Разнообразие микробитопов оценивалось по доминированию групп бентоса, видовому составу, биомассе и численности личинок поденок, а также по общему количеству видов поденок, веснянок и ручейников (ЕРТ).

Личинки поденок, являясь общим компонентом всех микробитопов, доминируют и по численности, и по биомассе. Самые высокие показатели биомассы отмечены для двух микробитопов: *Яма* и *Скопления листьев на перекате*. При этом видовое разнообразие в первом оказалось самым низким, а во втором – самым высоким. При одинаковой численности личинок поденок в микробитоповых *Зона перехода плеса в перекат* и *Прибрежная зона переката* их биомасса различалась в два раза. Низкая биомасса поденок последнего указывает на то, что именно здесь идет интенсивное отрождение молоди поденок.

Показано, что большинство микробитопов, выделенных на р. Таками (Япония) и на р. Кедровая, оказались идентичными по распределению характерных видов животных и их поведенческим особенностям.

**COMPOSITION AND THE STRUCTURE OF ZOOBENTHOS COMMUNITIES
OF MICROBIOTOPES IN THE METARHITHRAL OF SMALL FOOTHILL RIVER
THE TEMPERATE-COLD-WATER TYPE**

T.M. Tiunova

*Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch,
100 let Vladivostoku Avenuem 159, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: tiunova@ibss.dvo.ru*

Ten types of microbiotopes on an experimental area in the metaritral of river temperate-cold-water type are selected. A diversity of microbiotopes by dominance of benthos groups, species composition, biomass and abundance of mayflies' larvae, and numbers species of mayfly, stonefly and caddisfly (EPT) was estimated.

Mayflies' larvae, being the common component of all microbiotopes, dominate both on abundance and on biomass. The highest parameters of biomass are marked for two microbiotopes: *the Hole* and *Accumulation of leaves on riffle*. Thus the species diversity in the first appeared the lowest, and in the second – to the highest. At practically identical abundance of mayflies larvae in microbiotopes *the Zone of transition of a pool in riffle* and *the Coastal area of riffle* their biomass differed twice. The low biomass of mayflies at specifies what here goes an intensive hatching of young mayflies larvae.

It is shown, that the majority of microbiotopes discharged in the Takami River (Japan), and in the Kedrovaya River appeared practically identical on distribution of characteristic species of animals and their behavioral features.

Сложность структуры сообществ гидробионтов и экосистем может быть оценена их разнообразием. В то же время видовое богатство тесно связано с особенностями местообитаний. Биоразнообразие рек обуславливается тем, что реки принадлежат к различным

гидрологическим категориям – горным, предгорным, равнинным и т.д., в которых все процессы управляются локальными абиотическими и биотическими факторами (Schluter, Ricklefs, 1993). Исследования по речной фауне верховий и среднего течения показали, что комбинация плес–перекат является структурной единицей обитания и очень важна в формировании биоразнообразия на локальном уровне (Kani, 1944, 1981; Rabeni, Jacobson, 1993; Takemon, 1997). Кроме того, в реках любого типа условия среды довольно не идентичны. Примером могут служить участки верхнего, среднего и нижнего течения рек, а также разные микробиотопы в пределах одного участка, условия в которых различны. Эти различия отражаются не только на качественном составе бентоса рек и их участков, но и на количественном соотношении между отдельными его компонентами (Леванидова и др., 1989; Богатов, 1994; Тиунова, 2003а, 2006, 2007). Таким образом, речные экосистемы представляют удобную модель для изучения элементов формирования биоразнообразия, так как обладают иерархичной структурой, состоящей из стока бассейна, поймы, структурной единицы плес–перекат и микробиотопов (Frissell et al., 1986; Church, 1992; Holt, 1993; Fisher, 1994).

Большинство водных животных в течение жизненного цикла нуждаются в различных биотопах, поскольку их требования к местам обитания меняются с возрастом (Holomuzki, Messier, 1993). Наиболее ярким примером является миграция лососей, для завершения жизненного цикла которых требуются целая речная система и океан. При этом в определенный момент своего развития они привязаны к конкретной части единицы реки плес–перекат (Newbury, Gaboury, 1993). Так, доминирующие особи *Oncorhynchus masou ishikawai* (Jardan et McGregor) держатся в узкой полосе около плеса (Nakano, 1995), где плотность дрейфующих беспозвоночных наиболее высокая (Furukawa-Tanaka, 1992). Напротив, нерестящиеся *Oncorhynchus masou masou* (Brevoort) и *Salvelinus leucomaenus* (Pallas) локализуются во всей переходной зоне между плесом и перекатом (Maruyama, 1981).

Прибрежная часть переходной зоны плес–перекат используется поденками *Ephemera strigata* Eaton (Ban et al., 1988; Takemon, 1989) и *Epeorus ikanonis* Takahashi (Takemon, 1990) как место откладки яиц, в то время как зрелые личинки этих видов заселяют различные участки на единице плес–перекат. Ряд видов личинок поденок на последней возрастной стадии скапливается в прибрежной части реки, где происходит их созревание и вылет (Тиунова, 1993).

Таким образом, каждый вид животного имеет свои места обитания на участке реки согласно жизненному циклу и занимаемой нише в структуре сообщества.

Классификация микробиотопов в пределах протяженности реки проводилась многими авторами. Во внимание принимались такие характеристики: геоморфологические особенности реки (Kani, 1944, 1981), комбинация геоморфологии и режимов потока (Takahashi, 1990), морфология перекатов и плесов (Kershner, Snider, 1992), типы субстратов (Holomuzki, Messier, 1993; Леман, Чебанова, 2005), комбинирование субстрата и течения (Barmuta, 1989), особенности ландшафтов (Jenkins et al., 1984). В то же время, при выделении микробиотопов использовали особенности фауны и мест ее обитания (Kani, 1944; Ormerod, 1988), моховые обрастания породы (Huryu, Wallase, 1988), древесные остатки (Gregory, Davies, 1992), заводи и бочажки (Jenkins et al., 1984; Outridge, 1988).

Однако все микробиотопы взаимосвязаны и не могут существовать независимо. Так, крупные древесные остатки, особенно во время больших подъемов воды, являются регулирующим фактором в строении стока, меняя устройство переката, плеса и субстрата (Gregory et al., 1994).

В 1993 г. японские исследователи (Takemon, Tanida, 1993) впервые описали микробиотопы, используемые речной фауной, на основании геоморфологии реки, растительности, глубины воды, скорости течения и типов субстрата в среднем течении горной реки центральной Японии. Позднее одним из этих авторов (Takemon, 1997) было выделено 11 типов микробиотопов на единице реки плес–перекат на основании детального картирования участ-

ка, особенностей видового состава и мест их обитания. Однако при этом не приводилось количественной и качественной оценки структуры сообщества микробиотопов, а именно это должно показать разнородность микробиотопов в пределах единицы плес–перекат.

Материал и методика

Работы проводились на экспериментальном участке метаритрали р. Кедровая в 1993–1994 гг. заповедника «Кедровая Падь». Отбор количественных проб бентоса был выполнен по принятой на Дальнем Востоке методике (Тиунова, 2003б) в следующие сроки: 24 апреля, 9, 24 мая, 10 июня (рис. 1), 26 июня и 18 июля (рис. 2). На участке одновременно отбиралось от 25 до 28 количественных проб бентоса. Перед каждой серией отбора проб составлялась карта-схема участка, на которую заносились скорость потока, глубина, структура грунта, температура.

При определении структуры сообщества донных беспозвоночных использовали числовую классификацию В.Я. Леванидова (Леванидов, 1977). Эта классификация содержит следующие категории (в %): доминанты – 15,0 и более, субдоминанты – 5,0–14,9, второстепенные виды – 1,0–4,9, третьестепенные – 0,1–0,9, случайные виды – 0,1 и менее.

Разнообразие микробиотопов оценивалось по доминированию групп бентоса, видовому составу, биомассе и численности личинок поденок, а также по общему количеству видов поденок, веснянок и ручейников (ЕРТ).

Характеристика исследуемого участка реки

Экспериментальный участок на р. Кедровая расположен в 500 м выше усадьбы заповедника. В качестве структурного элемента речной системы был взят участок, включающий в себя плес и перекат. Протяженность участка составляла около 60 м. Ширина его в самом узком месте, на выходе в перекат, не превышала 6 м, а в самой широкой части, середина плеса, – 15 м. В центре участка вдоль основного потока реки от 1-й до 29-й линии была установлена основная нулевая линия. Вправо и влево от нее через каждые 2 м были протянуты маркированные веревки с разметкой в 1 м (рис. 1). Таким образом, размер каждой секции составлял 2 x 1 м. Участок с 1-й по 14-ю линию соответствовал перекату, 15-й и 16-й линий – сливу или границе между перекатом и плесом, с 17-й по 29-ю линию – плесу (Тиунова, 2003а). Грунт на участке смешанный, состоит из камней и гальки различного размера, наиболее крупные валуны находятся в зоне переката. В районе 20-й линии расположен большой валун, за которым имеется яма глубиной до 1 м. Средние скорости течения на перекате (0,33–1,02 м/с) вдвое превышают таковые на плесе (0,13–0,56 м/с) (рис. 3).

Глубины плеса (12,0–37,5 см) и переката (10,2–30,0 см) почти одинаковы. Коэффициент корреляции зависимости между скоростью потока и глубиной составил 0,41 (рис. 4). В правой нижней части переката и правой верхней части плеса имеются выходы родниковых вод, где температура воды на 1–2°С ниже, чем в основном русле реки. Опавшие листья в весенний и осенний периоды образуют крупные скопления в затишных участках за камнями и на перекате. Затененность участка пологом леса практически не выражена.

Количественная и качественная характеристика микробиотопов

На основании анализа полученных данных нами было выделено 10 типов микробиотопов (рис. 5).

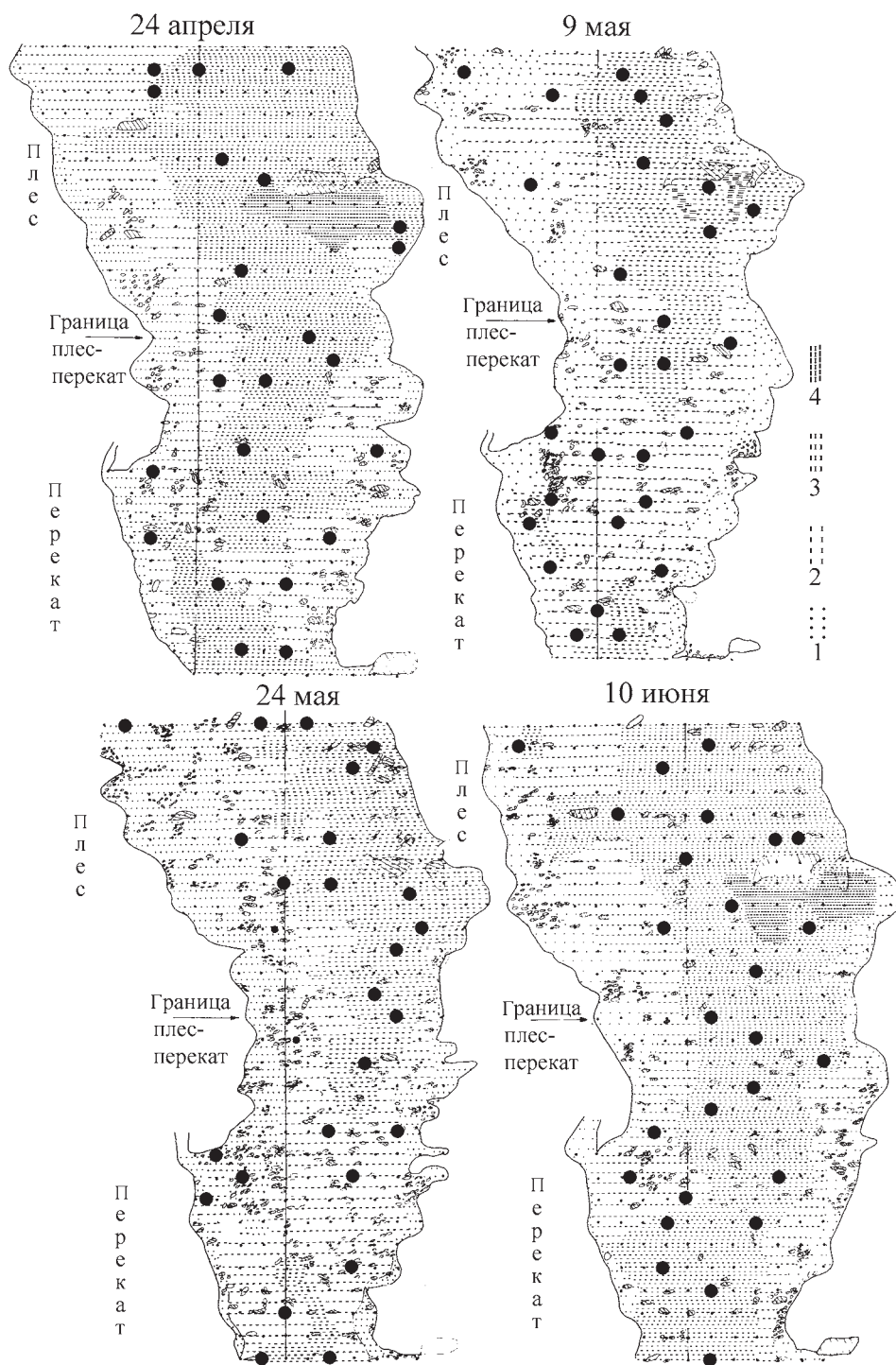


Рис. 1. Карта-схема распределения глубин и места отбора количественных проб бентоса на участке плес-перекат р. Кедровая 24 апреля, 9, 24 мая, 10 июня. 1 – от 0 до 10 см, 2 – от 11 до 20 см, 3 – от 21 до 40 см, 4 – более 40 см. Точками обозначены места отбора проб

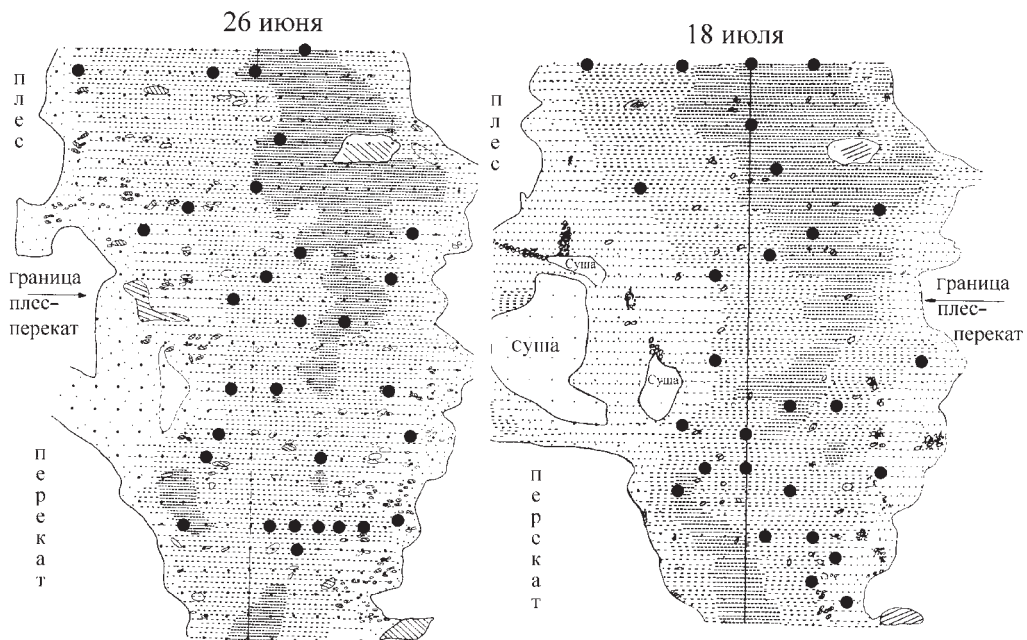


Рис. 2. Карта-схема распределения глубин и места отбора количественных проб бентоса на участке плес-перекат р. Кедровая 26 июня и 18 июля. Обозначения те же, что и на рис. 1

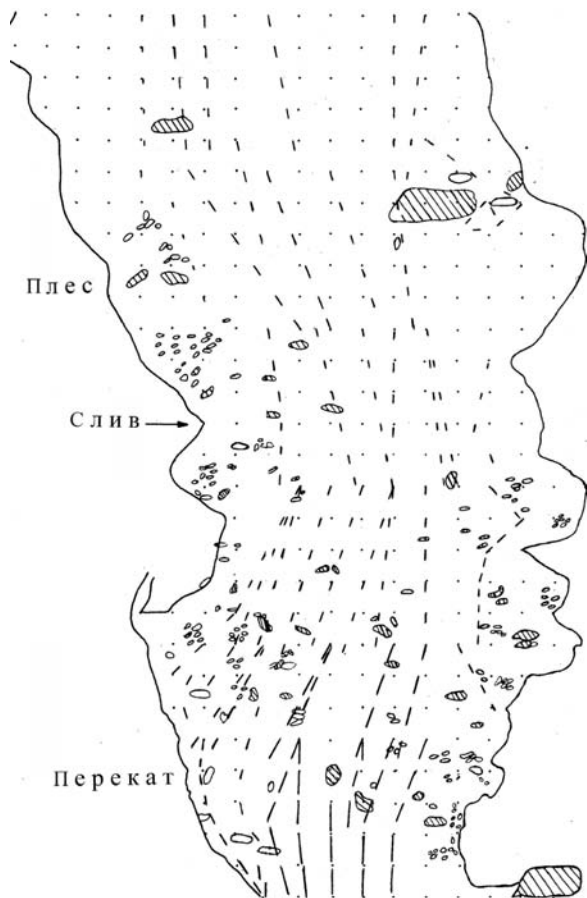


Рис. 3. Карта-схема направления основного потока на участке плес-перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г.

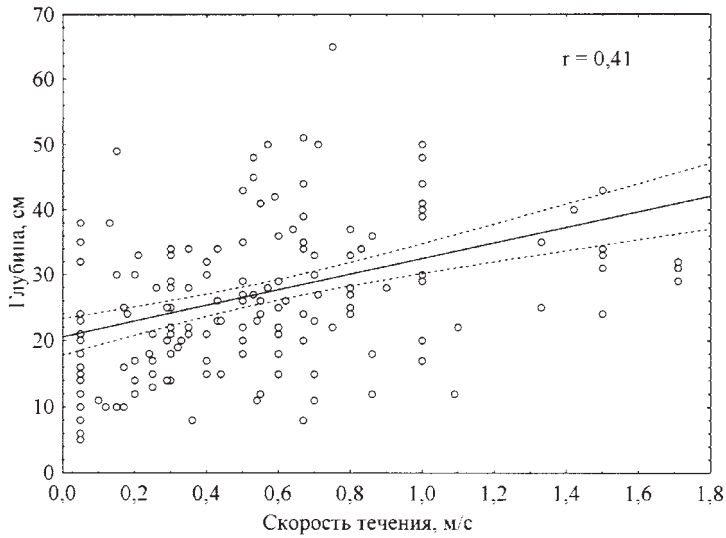


Рис. 4. Зависимость скорости течения от глубины потока на участке плес-перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г.

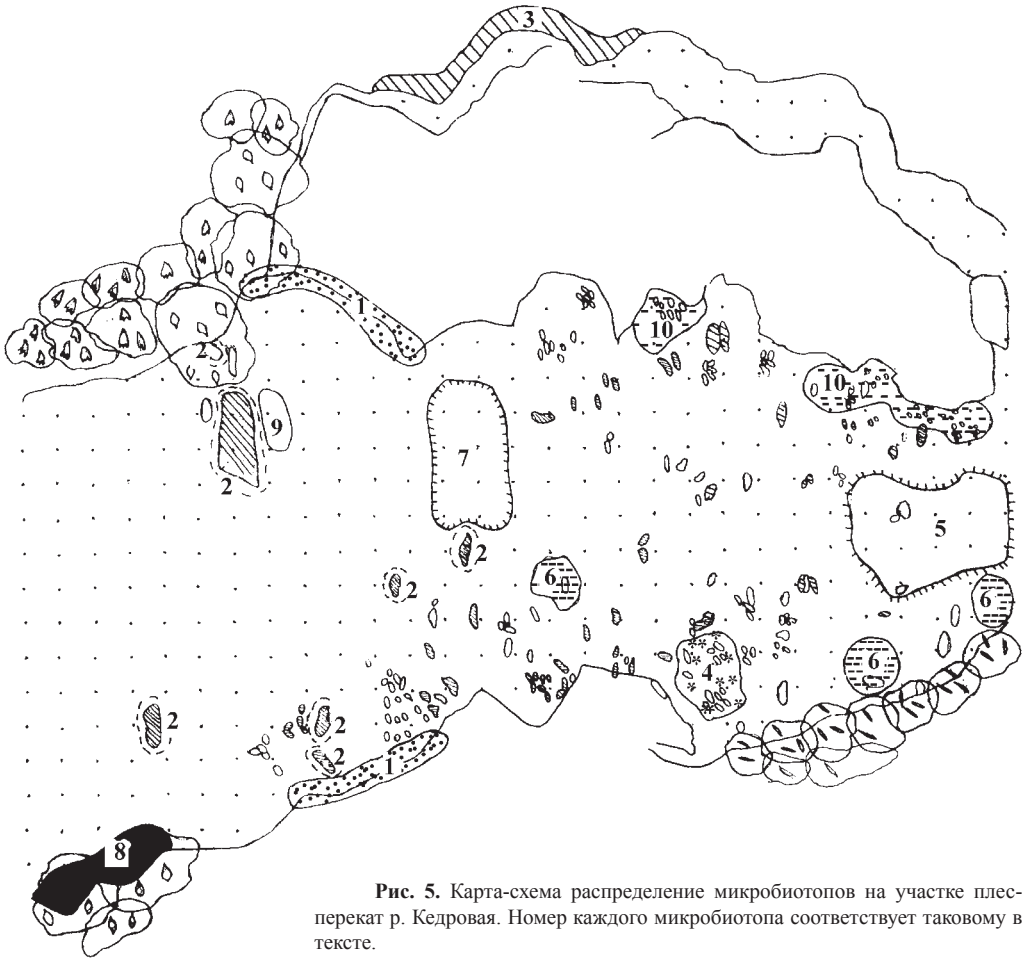


Рис. 5. Карта-схема распределение микробиотопов на участке плес-перекат р. Кедровая. Номер каждого микробиотопа соответствует таковому в тексте.

(1) Прибрежная зона плеса и слива, состоящая из гальки средних размеров: в разные периоды зрелые нимфы поденок *Ameletus cedrens*, *Leptophlebia chokolata* и *Cinygmula sarrogensis* были встречены на береговом гравийном субстрате. Нимфы перемещались к

этому месту для вылета и были найдены на влажной поверхности гальки чуть выше отметки уровня воды. На этой же гальке, только на сухой поверхности были обнаружены массовые скопления шкурок ручейника *Hydatophylax nigrovittatus* McL. Так, 25 мая 1993 г. на участке длиной в 16 м было насчитано 257 шкурок этого вида. Таким образом, гравийный берег является не только местом среды обитания нимф, но и местом вылета представителей целого ряда таксонов. Сообщество микробиотопа представлено 13 группами водных животных при численности 10 196 экз/м² и биомассе 6,64 г/м² (табл. 1).

Таблица 1

Количественные характеристики групп бентоса в различных микробиотопах (в %)

Группа	1		4		5		6		7		8		9		10	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Поденки	32,4	32,5	34,1	20,3	46,5	29,8	20,4	17,6	42,5	13,3	24,4	30,4	23,7	26,3	38,0	6,7
Веснянки	0,8	0,5	2,0	7,8	1,2	3,5	2,4	8,9	0,5	2,4	0,1	5,3	0,7	0,1	0,3	1,9
Ручейники	0,1	12,1	2,1	33,16	5,60	49,23	2,46	39,31	3,01	56,29	0,41	1,56	14,25	45,69	2,00	46,50
Гаммариды	8,40	34,6	2,93	15,58	1,12	2,28	3,92	12,70	0,93	1,31	2,03	0,95	5,88	13,70	6,09	21,93
Двукрылые:																
Хирономиды	57,0	4,30	48,54	5,40	35,46	4,36	57,28	10,81	40,84	5,53	68,64	18,75	53,64	6,41	41,54	6,33
Нимфомиды	0,50	0,02	4,61	0,07	5,73	0,07	9,36	0,12	4,1	0,10	1,22	0,13	0,74	0,08	4,44	0,10
Мошки	0,05	0,01	0,67	0,23	2,15	0,59	0,92	0,38	0,09	0,02	-	-	-	-	0,91	0,61
Цератопоганиды	0,24	0,90	0,36	0,10	0,27	0,12	0,03	0,01	0,25	0,04	0,36	0,02	-	-	0,39	0,05
Блефариды	-	-	-	-	0,04	0,26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Др, двукрылые	0,50	13,9	2,66	13,29	0,86	4,91	1,74	7,66	4,96	16,0	1,81	27,68	0,51	5,48	2,07	13,78
Олигохеты	-	0,9	-	3,33	-	4,53	-	1,97	-	5,16	-	14,51	-	1,69	-	1,41
Личинки жуков	0,18	0,13	1,25	0,64	0,69	0,21	0,77	0,24	0,76	0,43	0,31	0,30	0,22	0,34	2,70	0,46
Клещи	0,05	0,01	0,54	0,03	0,34	0,01	0,53	0,01	1,87	0,07	0,73	0,16	0,14	0,21	1,39	0,06
Планарии	0,05	0,18	0,03	0,08	0,02	0,07	0,18	0,28	0,12	0,21	-	-	-	-	0,13	0,09
Кол-во видов поденок, веснянок, ручейников	23		35		40		47		32		16		9		26	

Примечание. Здесь и в табл. 2: N – численность, B – биомасса бентоса,

По численности доминировали личинки поденок и хирономид, а по биомассе личинки поденок и гаммариды. Основные группы амфибиотических насекомых: поденки, веснянки и ручейники (ЕРТ) – насчитывали здесь 23 вида, 13 из которых поденки. Плотность личинок поденок составила 2 992 экз/м², биомасса 1,81 г/м². В сообществе поденок по численности доминировали *Drunella cryptomeria* и *Baetis fuscatus*, а по биомассе – *Cinygmula sapporensis* и *Epeorus gornostajevi* (табл. 2).

Таблица 2

Количественные характеристики сообщества личинок поденок в различных микробиотопах (в %)

Название животного	1		4		5		6		7		8		9		10	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Cincticostella levanidovae</i>	-	-	0,13	8,30	0,05	1,30	2,22	28,18	0,46	13,52	-	-	-	-	0,18	12,37
<i>Cincticostella tshernovae</i>	-	-	-	-	-	-	0,19	10,74	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Drunella aculea</i>	3,5	10,54	0,25	19,48	1,04	20,69	0,52	2,84	-	-	0,66	13,79	0,16	31,29	-	-
<i>Drunella cryptomeria</i>	41,74	13,42	20,49	3,50	10,84	2,70	8,17	4,59	33,81	12,34	41,45	23,33	74,79	16,04	32,56	20,01

Окончание табл. 2

Название животного	1		4		5		6		7		8		9		10	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Drunella lepnevae</i>	-	-	-	-	0,12	0,08	0,12	0,07	0,04	0,02	-	-	-	-	-	-
<i>Drunella solida</i>	-	-	0,17	0,67	0,29	1,04	0,03	0,03	0,68	2,83	0,04	0,18	-	-	0,06	0,43
<i>Drunella triacantha</i>	1,17	0,45	14,21	21,01	10,41	14,11	6,53	7,03	9,02	16,97	1,93	7,28	-	-	0,69	3,91
<i>Ephemerella aurivillii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9,85	46,46	-	-
<i>Ephemerella kozhovi</i>	5,46	4,74	1,65	1,83	1,51	1,18	1,31	3,75	1,67	2,66	13,14	37,58	12,28	4,27	5,19	11,92
<i>Ephemerella</i> sp.	2,09	0,18	3,93	0,05	3,32	0,10	9,51	0,45	0,82	0,03	8,64	1,28	-	-	5,18	0,77
<i>Serratella setigera</i>	0,92	0,14	-	-	0,33	0,15	1,16	0,54	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cinygmula hirasana</i>	-	-	1,91	9,32	0,75	2,22	0,25	0,46	1,07	6,94	-	-	-	-	0,34	7,57
<i>Cinygmula sapporensis</i>	0,64	31,16	0,02	2,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cinygmula</i> sp.	8,13	0,89	10,79	0,20	9,02	0,82	12,97	0,57	5,0	0,51	11,81	2,0	-	-	24,26	9,34
<i>Epeorus gornostajevi</i>	4,28	26,56	7,81	5,45	4,88	15,47	6,23	11,16	12,96	21,95	5,74	11,06	2,76	1,89	5,58	13,81
<i>Epeorus</i> sp.	6,26	0,5	8,52	0,91	11,68	0,54	6,73	0,29	8,74	0,57	2,67	0,15	-	-	9,57	0,94
<i>Epeorus (Iron) aesculus</i>	-	-	0,10	1,27	-	-	1,81	0,52	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epeorus (Iron) alexandri</i>	-	-	7,62	7,20	10,42	8,97	3,53	4,88	1,56	0,70	-	-	-	-	1,71	2,29
<i>Epeorus (Iron) maculatus</i>	-	-	-	-	0,06	0,37	0,26	1,57	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ecdyonurus bajkovaе</i>	-	-	-	-	0,12	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhithrogena</i> sp.	-	-	-	-	0,03	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baetis fuscatus</i>	24,66	7,58	-	-	-	-	0,17	0,01	1,64	0,35	12,93	3,19	-	-	5,45	9,22
<i>Baetis pseudothermicus</i>	0,53	0,09	16,98	18,18	25,92	13,43	26,34	15,18	7,6	10,28	0,09	0,07	-	-	3,79	1,6
<i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	3,94	3,72	2,51	0,44	7,80	4,14	9,83	7,20	11,18	6,05	-	-	-	-	5,38	5,79
<i>Leptophlebia chocolata</i>	-	-	0,71	0,01	-	-	-	-	0,45	0,02	1,07	0,06	-	-	-	-
<i>Ameletus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,06	0,01

Примечание. Цифрами обозначены микробиотопы согласно их нумерации в тексте

(2) *Крупные камни на плесе, не покрытые водой*: это места вылета ряда видов ручейников и веснянок. На исследуемом участке такие камни располагались по всему плесу и перекату. Однако шкурки ручейников *Hydatophylax nigrovittatus* были обнаружены в массе только на плесе. Количество шкурок на таких камнях 25 мая составило более 300 штук.

(3) *Скальные участки, соприкасающиеся с водой*: это место вылета крупных видов веснянок *Megarcys ochracea* Klapalek, *Skwala pusilla* (Klapalek), *Stavsolus manchuricus* Teslenko и *Pteronarcys sachalina* Klapalek. В первой декаде июня, в период отбора проб, на участке протяженностью 16 м было обнаружено 37 экзувиев *Stavsolus manchuricus*, 15 – *Skwala pusilla* и 2 экзувия *Megarcys ochracea*.

(4) *Скопления крупных камней и гальки на мелком перекате*: несколько выдающиеся островки внутри переката, где верхние камни всегда влажные, а между камнями интен-

сивно струится вода. Это места откладки яиц ручейников *Stenopsyche marmorata* Navas, поденок рода *Baetis* и ряда видов хирономид. Сообщество беспозвоночных представлено 13 группами (табл. 1). Их численность составила 12 242 экз/м², биомасса 17,34 г/м². По численности доминировали личинки поденок и хирономид, по биомассе к категории доминантов и субдоминантов принадлежали сразу по три группы: личинки ручейников, поденок и гаммариды и личинки веснянок, хирономид, других двукрылых, соответственно (табл. 3). ЕРТ насчитывали 35 видов, из них 17 видов – поденки. Численность сообщества личинок поденок составила 3 815 экз/м², биомасса 3,39 г/м². Среди них по численности доминировали *Drunella cryptomeria* и *Baetis pseudothermicus*, по биомассе – *Drunella aculea*, *Drunella triacantha* и *Baetis pseudothermicus* (табл. 2).

(5) Скопления камней на перекате интенсивного потока: каменистый субстрат на сильном потоке (скорость течения более 1 м/с), особое место водных беспозвоночных, включающих *Epeorus (Iron) maculatus*, *Agathon eoasiaticus* Brodsky. Это небольшой участок чуть выше начала переката (рис. 5). Сообщество гидробионтов насчитывает 14 групп при численности 8 020 экз/м² и биомассе 18,31 г/м² (табл. 1). По численности доминировали личинки поденок и хирономид, по биомассе – личинки ручейников и поденок. В категорию субдоминантов по численности вошли личинки нимфомиид и ручейников. ЕРТ насчитывали 40 видов, из которых 19 видов поденки. Численность личинок поденок составила 4 565 экз/м², биомасса – 4,16 г/м². Внутри сообщества поденок по численности доминировали *Baetis pseudothermicus*, а по биомассе – *Drunella aculea* и *Epeorus gornostajevi*. Категорию случайных видов, составляющих менее 0,1% биомассы бентоса сообщества поденок, представляли три вида – *Drunella lepnevae*, *Ecdyonurus bajkovaе* и *Rhithrogena* sp. (табл. 2). На наш взгляд, именно категория случайных видов является характеристикой оригинальности того или иного микробиотопа.

(6) Скопления листьев на перекате: это пакеты листьев и небольших фрагментов древесных остатков под и между камнями, характеризуются высокой плотностью амфиподы *Gammarus koreanus* Ueno и нимф поденок *Cincticostella levanidovae*. Сообщество амфибонтов составляют 13 групп (табл. 1) при численности 46 873 экз/м² и биомассе 50,88 г/м². Из них по численности доминировали личинки хирономид и поденок, а по биомассе – личинки ручейников и поденок. В категорию субдоминантов по численности вошли личинки нимфомиид, а по биомассе – сразу четыре группы – личинки веснянок, хирономид, других двукрылых и гаммариды. ЕРТ составляли 47 видов, что является самым высоким показателем для всех выделенных микробиотопов (табл. 1). Сообщество поденок представлено 20 видами, их численность была равна 8 387 экз/м² при биомассе 8,22 г/м². В сообществе по численности доминирует *Baetis pseudothermicus*, по биомассе – *Cincticostella levanidovae* и *Baetis pseudothermicus*. Для этого микробиотопа характерно наличие второго вида рода *Cincticostella* – *C. tshernovae*, входящего по биомассе в разряд субдоминантов (табл. 2).

(7) Зона перехода плеса в перекат или слив: место откладки яиц поденками *Ephemera strigata* и *Drunella aculea*, веснянками *Stavsolus manchuricus* и *Kamimuria exilis*. Сообщество микробиотопа насчитывает 12 групп бентоса (табл. 1), при этом его численность составила 16 261 экз/м², биомасса 22,82 г/м². Внутри групп по численности доминируют личинки поденок и хирономид, по биомассе – личинки ручейников и другие двукрылые. ЕРТ составили 20 видов, из них 16 поденки. Численность сообщества личинок поденок была равна 6 878 г/м², биомасса 3,16 г/м². Среди поденок по численности доминирует *Drunella cryptomeria*, а по биомассе – *Epeorus gornostajevi* и *Drunella triacantha* (табл. 2).

(8) Плесовая сторона с подтоком грунтовых вод: это участки с правой стороны плеса, где практически отсутствует течение, грунт с примесью песка, однако на этих участках снизу поступают более холодные, чем в реке, грунтовые воды. Температура воды здесь, как правило, на 0,2–0,3° С ниже, чем в основном потоке. Эта среда обитания характе-

ризуется высокой плотностью двукрылых сем. Tipulidae и поденки *Ephemerella kozhovi*. Сообщество водных животных представлено 10 группами (табл. 1), их численность составила 12 399 экз/м², биомасса 4,76 г/м². Среди групп по численности доминируют личинки поденок, а также с высокой степенью преобладания личинки хирономид (68,6 %), по биомассе – личинки поденок, других двукрылых и хирономид. Здесь отмечена высокая доля олигохет и личинок веснянок, по показателям биомассы вошедших в категорию субдоминантов (табл. 1). ЕРТ насчитывают 16 видов, из которых 12 видов поденки. Численность сообщества личинок поденок составила 3 355 экз/м², биомасса 1,67 г/м². В сообществе поденок по численности доминирует *Drunella cryptoteria*, по биомассе – она же и *Ephemerella kozhovi* (табл. 2).

(9) *Яма*: это небольшие, но довольно глубокие участки, до 1 м глубиной, расположенные за крупными камнями или валунами, где скапливаются листовые остатки, детрит и ил. Грунт, как правило, состоит из песка с примесью небольшой гальки. Эта среда обитания характеризуется присутствием поденки *Ephemerella strigata*, а также является местом зимовки одной из крупных личинок веснянок – *Pteronarcys sachalina*. Бентосное сообщество представлено 10 группами (табл. 1), их численность 10 586 экз/м², биомасса 65,14 г/м², что является самым высоким показателем среди всех выделенных микробиотопов. Здесь наиболее многочисленны личинки хирономид и поденок, которые и доминируют по численности. По биомассе доминируют личинки ручейников и поденок. К категории субдоминантов отнесены гаммариды, личинки хирономид и других двукрылых (табл. 1). ЕРТ насчитывают всего 9 видов, из которых 5 видов поденки. Численность составила 2 086 экз/м², биомасса 0,95 г/м². Среди поденок по численности доминирует *Drunella cryptoteria* (74,8 %), по биомассе – *Ephemerella aurivillii*, *Drunella aculea* и *Drunella cryptoteria* (табл. 2).

(10) *Прибрежная зона переката*, состоящая из камней и гальки: это участок с левой стороны, где течение практически отсутствует, но камни постоянно подвержены захлестыванию водой. Под камнями скапливается грубый и тонкий детрит, температура на 0,2–0,3° С выше, чем в основном потоке. Это, как правило, места скопления гаммарид, где происходит интенсивный нерест молоди. Сообщество разнообразно, включает 13 групп амфибионтов (табл. 1) при численности 16 696 экз/м² и биомассе 25,76 г/м². Среди групп по численности доминируют личинки хирономид и поденок, по биомассе – личинки ручейников и гаммариды (табл. 1). ЕРТ насчитывают 26 видов, из которых 15 видов поденки. Численность личинок поденок составляла 5 616 экз/м², биомасса 1,63 г/м². В сообществе по численности преобладают *Drunella cryptoteria* и молодые *Cinygmula*, по биомассе – только *Drunella cryptoteria* (табл. 2).

Таким образом, количественные характеристики группового состава бентоса и личинок поденок выделенных микробиотопов имеют свои черты сходства и различия. Так, личинки поденок, являясь общим компонентом всех микробиотопов, доминируют и по численности, и по биомассе, а личинки хирономид – в основном по численности (табл. 1). В то же время соотношение этих компонентов в том или ином микробиотопе, как правило, различное (табл. 3). Эти различия наиболее выражены в показателях биомассы и численности бентоса. Так, наивысшие показатели биомассы отмечены для двух микробиотопов: *Яма* и *Скопления листьев на перекате*. В то же время численность амфибионтов в них различалась практически в три раза, а видовое разнообразие в *Яме* оказалось самым низким. Высокая биомасса в *Яме* была достигнута за счет крупных личинок одного вида ручейника. Поэтому можно говорить о том, что микробиотоп *Скопления листьев на перекате* является самым богатым в видовом отношении и имеет самые высокие показатели биомассы и численности. Высокие показатели биомассы и численности водных животных отмечены в микробиотопах *Зона перехода плеса в перекаат* и *Прибрежная зона переката*. В то же время при практически одинаковой численности личинок поденок их биомасса различалась в два раза (табл. 1). Низкая биомасса поденок микробиотопа *Прибрежная зона переката* указывает на то, здесь идет интенсивное отрождение молоди поденок.

Таблица 3

Сравнительная характеристика микробиотопов

Микробиотоп	Доминанты		Субдоминанты		Случайные виды
	по биомассе	по численности	по биомассе	по численности	
Прибрежная зона плеса и слива (1)	Поденки Гаммариды <i>Cinygmula sarragensis</i> <i>Epeorus gornostajevi</i>	Поденки Хирономиды <i>Drunella cryptomeria</i> <i>Baetis fuscatus</i>	Ручейники Др. двукрылые <i>Drunella aculea</i> <i>Drunella cryptomeria</i> <i>Baetis fuscatus</i>	Гаммариды <i>Ephemera kozhovi</i> <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus</i> sp.	Нет
Скопление камней и гальки на мелком перекате (4)	Поденки Ручейники Гаммариды <i>Drunella aculea</i> <i>Drunella triacantha</i> <i>Baetis pseudohermicus</i>	Поденки Хирономиды <i>Drunella cryptomeria</i> <i>Baetis pseudohermicus</i>	Веснянки Хирономиды Др. двукрылые <i>Cinicosstella levanidovae</i> <i>Cinygmula hirasana</i> <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Epeorus (Iron) alexandri</i>	<i>Drunella triacantha</i> <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Epeorus</i> sp. <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus (Iron) alexandri</i>	<i>Lerophlebia chokolata</i>
Скопления камней на перекате интенсивного потока (5)	Поденки Ручейники <i>Drunella aculea</i> <i>Epeorus gornostajevi</i>	Поденки Хирономиды <i>Baetis pseudohermicus</i>	<i>Drunella triacantha</i> <i>Epeorus (Iron) alexandri</i> <i>Baetis pseudohermicus</i>	Ручейники Нимфомиды <i>Drunella cryptomeria</i> <i>Drunella triacantha</i> <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus (Iron) alexandri</i> <i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	<i>Agaton eoasiaticus</i> <i>Drunella lepnevae</i> <i>Echyronurus bajkovaе</i> <i>Rhithrogena</i> sp.
Скопления листьев на перекате (6)	Поденки Ручейники <i>Cinicosstella levanidovae</i> <i>Baetis pseudohermicus</i>	Поденки Хирономиды <i>Baetis pseudohermicus</i>	Веснянки Гаммариды Хирономиды Др. двукрылые <i>Cinicosstella isherovae</i> <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Drunella triacantha</i>	Нимфомиды <i>Drunella cryptomeria</i> <i>Drunella triacantha</i> <i>Ephemera</i> sp. <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Epeorus</i> sp. <i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	<i>Drunella lepnevae</i> <i>Drunella solida</i> <i>Baetis fuscatus</i>

Окончание табл. 3

Микробиотоп	Доминанты		Субдоминанты		Случайные виды
	по биомассе	по численности	по биомассе	по численности	
Зона перехода леса в перекат или слив (7)	Ручейники Др. двукрылые <i>Drunella triacantha</i> <i>Epeorus gornostajevi</i>	Поденки Хирономиды <i>Drunella sturtoneria</i>	Хирономиды Олигохеты <i>Drunella sturtoneria</i> <i>Cinygmula hirasana</i> <i>Baetis pseudohermicus</i> <i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	<i>Drunella triacantha</i> <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Epeorus</i> sp. <i>Baetis pseudohermicus</i> <i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	<i>Drunella lepnevae</i> <i>Ephemera</i> sp. <i>Leptophlebia chokolata</i>
	Поденки Хирономиды Др. двукрылые <i>Drunella sturtoneria</i> <i>Ephemera kozhovi</i>	Поденки Хирономиды <i>Drunella sturtoneria</i>	Веснянки Олигохеты <i>Drunella aculea</i> <i>Drunella triacantha</i> <i>Epeorus gornostajevi</i>	<i>Ephemera kozhovi</i> <i>Ephemera</i> sp. <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Baetis fuscatus</i>	<i>Baetis pseudohermicus</i> <i>Leptophlebia chokolata</i>
Яма (9)	Поденки Ручейники <i>Drunella aculea</i> <i>Drunella sturtoneria</i> <i>Ephemera aurivillii</i>	Поденки Хирономиды <i>Drunella sturtoneria</i>	Хирономиды Гаммариды Др. двукрылые	Ручейники Гаммариды <i>Ephemera aurivillii</i> <i>Ephemera kozhovi</i>	Нет
	Ручейники Гаммариды <i>Drunella sturtoneria</i>	Поденки Хирономиды <i>Drunella sturtoneria</i> <i>Cinygmula</i> sp.	Поденки Хирономиды Др. двукрылые <i>Cinctocostella levanidovae</i> <i>Ephemera kozhovi</i> <i>Cinygmula hirasana</i> <i>Cinygmula</i> sp. <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Baetis fuscatus</i> <i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	<i>Ephemera kozhovi</i> <i>Ephemera</i> sp. <i>Epeorus gornostajevi</i> <i>Epeorus</i> sp. <i>Baetis fuscatus</i> <i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	<i>Ameletus</i> sp.
Прибрежная зона переката (10)					

Как отмечалось выше, японскими исследователями (Takemon, Tanida, 1993; Takemon, 1997) на участке плес–перекат предгорной реки умеренно холодноводного типа было выделено 11 типов микробиотопов. Это выделение было проведено на основании детального картирования участка, особенностях видового состава водных животных и мест их обитания. Первые два микробиотопа относились к гипорейной зоне, они в нашей работе не рассматривались. Следующий микробиотоп – *Береговая зона, накапливающая гравий* – характеризовался наличием зрелых нимф поденок *Ameletus kyotoensis* Imanishi, *A. montanus* Imanishi, *Paraleptophlebia spinosa* Ueno. По составу поденок этот микробиотоп вполне сопоставим с таковым *Прибрежная зона плеса и слива*, выделенным нами (табл. 3). Микробиотоп *Береговая зона каменистого субстрата*, для которого характерно наличие большого количества нимф веснянки *Cryptoperla japonica* (Okamoto), соответствует микробиотопу *Скальные участки, соприкасающиеся с водой* на р. Кедровая. Микробиотоп *Скопления камней на перекате интенсивного потока* идентичен таковому, выделенному нами как по названию, так и по составу характерных беспозвоночных. Видами, характеризующими эти микробиотопы на участке плес–перекат р. Таками, были поденка *Epeorus uenoi* Matsumura и шесть видов сем. *Vlephariceridae*, а на р. Кедровая – поденка *Epeorus maculatus* и представитель сем. *Vlephariceridae* – *Agathon eoasiaticus*. Следующие сходные микробиотопы – это *Листовые пакеты* (р. Таками) и *Скопления листьев на перекате* (р. Кедровая). Основными элементами их сходства являются поденки рода *Cincticostella* (табл. 2, 3). Другими идентичными микробиотопами являются *Плес–перекат переход* на р. Таками и *Зона перехода плеса в перекат или слив* на р. Кедровая. Идентичными компонентами этих микробиотопов являются использование их как мест откладки яиц поденками рода *Ephemera* и долгоножками рода *Eriocera*. Микробиотоп *Моховые покрытия на поверхности коренной породы*, выделяемый японскими коллегами и характеризующийся наличием мохового ковра на поверхности коренной каменистой породы на исследованном участке плес–перекат р. Кедровая, не был выделен. В то же время ниже по течению на идентичном участке плес–перекат таковой микробиотоп был зарегистрирован. Другой микробиотоп, выделяемый японскими коллегами, – это *Затопленные камни*. Этот микробиотоп характеризовался наличием под затопленными камнями скоплений лягушек *Rhacophorus japonicus* (Hallowell). Надо отметить, что при отборе проб в ноябре 1993 г. и в марте 1994 г. на исследуемом участке р. Кедровая под плоскими затопленными камнями были обнаружены скопления лягушек *Rana dybowskii* Gunter. Однако мы посчитали, что эти явления временные и места концентраций лягушек не могут рассматриваться как определенный тип микробиотопа. Другой тип микробиотопа, который мы также не выделяем, – это места убежищ мальков, состоящие из каменистой фракции. Такие пещерки обнаружены нами практически на всем участке плес–перекат р. Кедровая.

Итак, из 9 типов микробиотопов, выделенных на р. Таками, исключая таковые гипорейной зоны, и 10 типов микробиотопов р. Кедровая большинство оказались практически идентичными по распределению характерных видов животных и их поведенческим особенностям. Микробиотопы не обнаруженные на экспериментальном участке р. Кедровая, были зарегистрированы нами на подобных структурных единицах реки ниже или выше по течению.

Таким образом, проведенные исследования и визуальные наблюдения на других реках юга Дальнего Востока, а также анализ литературных данных дают основание полагать, что выделенный комплекс микробиотопов в незначительных вариациях характерен для всех малых предгорных рек умеренно холодноводного типа.

Количественные исследования бентоса показали, что все выделенные микробиотопы характеризуются различным составом доминирующих по биомассе видов поденок, что, в частности, позволяет идентифицировать выделенные микробиотопы по составу доминантов.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России; фундаментальные основы рационального использования» при частичной финансовой поддержке грантов ДВО РАН № 04-И-ОБН-102, № 05-И-ОБН-88-т и № 06-И-ОБН-101.

Литература

- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 218 с.
- Леванидов В.Я. 1977. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Т. 45 (148). С. 126–159.
- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А., Макаренко М.А., Семенченко А.Ю. 1989. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 74–111.
- Леман В.Н., Чебанова В.В. 2005. Реакция литофильного зообентоса на изменение гранулометрического состава грунта в метаритрале малой предгорной реки (юго-запад Камчатки) // Экология. № 2. С. 120–125.
- Тиунова Т.М. 1993. Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. – Владивосток: Дальнаука. 194 с.
- Тиунова Т.М. 2003а. Продольное распределение личинок поденок (Ephemeroptera) в пределах структурной единицы плес–перекат реки Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 35–44.
- Тиунова Т.М. 2003б. Методы сбора и первичной обработки количественных проб // Метод. рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиол. исследованиях водотоков Дальнего Востока России: метод. пособие. М.: ВНИРО. С. 5–13.
- Тиунова Т.М. 2006. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. № 6. С. 457–463.
- Тиунова Т.М. 2007. Динамика биомассы бентоса в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Биологические ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН. М. С. 195–216.
- Barmuta L.A. 1989. Habitat patchiness and macrobenthic community structure in an upland stream in temperate Victoria, Australia // Freshwater Biology. Vol. 21. P. 223–236.
- Ban R. Kinki Aquatic Insects Research Group. 1988. The life cycle and microdistribution of *Ephemera strigata* Eaton (Ephemeroptera: Ephemeridae) in the Kumogahata River, Kyoto Prefecture, Japan // Verhandlungen Internationale Verein Limnologie. Vol. 23. P. 2126–2134.
- Church M. 1992. Channel morphology and typology // The Rivers Handbook/ eds P. Calow, G.E. Petts. Vol. 1. P. 126–143.
- Fisher S.G. 1994. Pattern, process and scale in freshwater systems: some unifying thoughts // Aquatic Ecology – Scale, Pattern and Process/ eds P.S. Giller, A.G. Hildrew, D.G. Raffaelli. P. 575–591.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E., Hurley M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. Environmental Management. Vol. 10. P. 199–214.
- Furukawa-Tanaka T. 1992. Optimal feeding position for stream fishes in relation to invertebrate drift // Humans and Nature. Vol. 1. P. 63–81.
- Gregory K.J., Davies R.J. 1992. Coarse woody debris in stream channels in relation to river channel management in woodland areas // Regulated Rivers: Research & Management. Vol. 7. P. 117–136.
- Gregory K.J., Gurnell A.M., Hill C.T., Tooth S. 1994. Stability of the pool-riffle sequence in changing river channels // Regulated Rivers: Research & Management. Vol. 9. P. 35–43.
- Holomuzki J.R., Messier S.H. 1993. Habitat selection by the stream mayfly *Paraleptophlebia guttata* // J. North Am. Benthol. Soc. Vol. 12. P. 126–135.
- Holt R.D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities // Species Diversity in Ecological Communities. P. 77–88.
- Hurny A.D., Wallace J.B. 1988. Community structure of Trichoptera in a mountain stream: spatial patterns of production and functional organization // Freshwater Biology. Vol. 20. P. 141–155.

- Jenkins R.A., Wade K.R., Pugh E. 1984. Macroinvertebrate-habitat relationships in the River Teifi catchment and the significance to conservation // *Freshwater Biology*. Vol. 14. P. 23–42.
- Kani T. 1944. Ecology of torrent-inhabiting insects /ed H. Furukawa. Kenkyusha, Tokyo. Vol. 1. P. 171–317.
- Kani T. 1981. Stream classification // *Ecology of Torrent-Inhabiting Insects*. 1944 (an abridged translation); *Physiology and Ecology*. Vol. 18. P. 113–118.
- Kershner J.L., Snider W.M. 1992. Importance of a habitat-level classification system to design in stream flow studies // *River Conservation and Management*/ eds by P.J. Boon, P. Callow, G.E. Petts. P. 179–193.
- Maruyama T. 1981. Comparative ecology on the fluvial forms of *Salmo (Oncorhynchus) masou masou* (Brevoort) and *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) (Pisces, Salmonidae). 1. Structure of spawning redds and spawning sites in Kamidani, River Yura (in Japanese) // *Japanese J. of Ecology (Sendai)*. Vol. 31. P. 269–284.
- Nakano S. 1995. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat // *J. of Animal Ecology*. Vol. 64. P. 75–84.
- Newbury R., Gaboury M. 1993. Exploration and rehabilitation of hydraulic habitats in streams using principles of fluvial behavior // *Freshwater Biology*. Vol. 29. P. 195–210.
- Ormerod S.J. 1988. The micro-distribution of aquatic macro invertebrates in the Wye river system: the result of abiotic or biotic factors? // *Freshwater Biology*. Vol. 20. P. 241–247.
- Ouridge M.P. 1988. Seasonal and spatial variations in benthic macro invertebrate communities of Magela Creek, Northern Territory // *Australian J. of Marine and Freshwater Research*. Vol. 39. P. 211–223.
- Rabeni C.F., Jacobson R.B. 1993. The importance of fluvial hydraulics to fish-habitat restoration in low-gradient alluvial streams // *Freshwater Biology*. Vol. 29. P. 211–220.
- Schluter D., Ricklefs R.E. 1993. Species diversity. An introduction to the problem // *Species Diversity in Ecological Communities*/eds R.E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago: University of Chicago Press. P. 1–10.
- Takahashi G. 1990. A study on the riffle-pool concept // *Transactions, Japanese Geomorphological Union*. Vol. 11. P. 319–336.
- Takemon Y. 1989. Emerging behavior, mating and oviposition behavior, and longitudinal distribution in ephemeran mayflies // *Japanese Aquatic Insects*/ eds A. Shibatani, L. Tanida. P. 29–41.
- Takemon Y. 1990. Functional morphology of the genitalia in *Epeorus ikanonis* (Ephemeroptera, Heptageniidae) // *Japanese J. Entomol.* Vol. 58. N. 1. P. 115–124.
- Takemon Y., Tanida K. 1993. Environmental elements for recovery and conservation of riverine nature // *Proc. Inter. Sym. Global Amenity*. P. 349–356.
- Takemon Y. 1997. Management of biodiversity in aquatic ecosystems: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems // *Biodiversity: an ecological perspective*. N. Y. Inc: Springer-Verlag. P. 259–275.