

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR-EASTERN BRANCH
INSTITUTE OF BIOLOGY AND SOIL SCIENCE

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

Viktor V. BOGATOV

В.В. БОГАТОВ

ECOLOGY OF RIVER COMMUNITIES
OF RUSSIAN FAR-EAST

ЭКОЛОГИЯ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВ
РОССИЙСКОГО
ДАЛЬНОГО ВОСТОКА

Vladivostok
Dalnauka
1994

Владивосток
Дальнаука
1994

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. - Владивосток: Дальнаука, 1994. - 218 с.: 45 ил., 24 табл.

В монографии рассмотрены основные закономерности функционирования сообществ гидробионтов в речном потоке. Особое внимание уделено проблемам формирования речного континуума, продуктивности лотических систем, дрейфу речного бентоса и влиянию экстремальных природных факторов (паводки, засуха, промерзание русла) на водные сообщества. Обсуждены вопросы целостности речных природных комплексов, изложена оригинальная концепция функционирования реофильных сообществ.

In the monograph there are discussed the main principles of the functioning of hydrobiont communities in the river current. The particular attention is given to the problems of the developing of the river continuum, lotic systems production, the river benthos drift and the effect of the extreme natural phenomena (floods, draught, river-bed freezing, etc.) on the river communities. The problems of the integrity of natural river complexes are also discussed. The original concept of the rheophilic communities functioning is presented.

Редактор: А.И.Кафанов

Рецензенты: М.К.Глубоковский, И.М.Леванидова

Рекомендовано к печати Ученым советом
Биолого-почвенного института ДВО РАН

В результате интенсивного развития общества резко возросло антропогенное воздействие на природу и особенно на водные ресурсы. Необходимость рационального использования и охраны внутренних водоемов и водотоков вызвала значительную активизацию гидробиологических исследований, особенно заметную в последние 3 десятилетия. Наиболее успешно в настоящее время изучаются экосистемы прудов, озер и водохранилищ. Однако исследованию речных экосистем внимания уделяется явно недостаточно, хотя в ряде регионов мира реки, по сравнению со стоячими водоемами, имеют гораздо большее значение в хозяйственной деятельности человека. При этом считается, что недостаточная изученность рек может в скором времени привести и к торможению развития гидробиологии в целом (Сущеня, Алимов, 1990).

Сложившаяся диспропорция объясняется в первую очередь методологическими и методическими трудностями, связанными со спецификой изучения этих крайне динамичных водных объектов, к которым не всегда применимы основные закономерности, полученные для непроточных водоемов. Ведь реки среди других источников воды занимают особое положение. Если водообмен, например, озер или подземных вод происходит за десятки и даже тысячи лет, то при единовременном объеме воды в водотоках, равном 2120 км^3 , ежегодный их сток составляет 44800 км^3 (Мировой водный баланс..., 1974). Таким образом, в среднем, вода в реках обновляется каждые 16 дней. Это в свою очередь сказывается на структурно-функциональных характеристиках речных экосистем. Так, чрезвычайно быстрым водообменом обусловлено практически полное отсутствие в горных и предгорных реках организмов планктона. Однако во всех водотоках земного шара в перемещающейся водной массе наблюдается активный дрейф донных беспозвоночных, приуроченный, как правило, к темному периоду суток. В энергетическом балансе речных экосистем, в отличие, например, от озерных, более заметную роль играет поступающее с водосбора аллохтонное органическое вещество. Кроме того, гидродинамические отличия водотоков от водоемов стимулируют процессы самоочищения, которые в реках проходят в несколько раз быстрее, чем в условиях замедленного водообмена. Определенные трудности возникают и в том, что при выяснении закономерностей, управляющих биотическим балансом рек, появляется необходимость решать ряд вопросов с обязательным использованием методов и данных других наук.

Основная цель наших исследований состояла в изучении общих закономерностей функционирования сообществ гидробионтов в реках российского Дальнего Востока. В число наиболее приоритетных задач входило:

- оценка изменения структурно-функциональных характеристик и метаболизма реофильных сообществ в речном континууме;
- исследование динамики дрейфа речного бентоса и масштаба прямых пространственных связей между донными организмами;
- выявление роли экстремальных природных явлений (паводки, засуха, промерзание русла) в функционировании речных экосистем;
- создание концепции функционирования речных экосистем.

Автор приносит искреннюю благодарность чл.-корр. РАН А.Ф.Алимову (ЗИН РАН), М.К.Глубоковскому (ИБМ ДВО РАН), К. Кушину (Тихоокеанская северо-западная лаборатория, США), Р.Петерсену (Лимнологический институт университета Лунда, Швеция), Л.А.Прозоровой (БПИ ДВО РАН), Я.И.Старобогатову (ЗИН РАН) и В.А.Тесленко (БПИ ДВО РАН) за ценные замечания, сделанные ими при прочтении рукописи или отдельных ее разделов, а также В.А.Ерошенко за помощь при подготовке рукописи к печати.

Общая характеристика рек

По площади водосбора или речного бассейна (F , км²) все водотоки делятся на ручьи ($F < 10$), малые ($F = 10-5000$), средние ($F = 5000-50000$) и большие ($F > 50000$) реки (Нежиховский, 1988). Чем больше водосбор, тем разнообразнее в его пределах природные условия, среди которых первостепенное значение имеют озерность, заболоченность и лесистость, т.е. доля площади бассейна, занятая соответственно озерами, болотами и лесами. На склонах водосбора происходит преобразование талой и дождевой воды в речной сток. В свою очередь реки участвуют в формировании ландшафта, придавая ему характерный облик.

Углубление в суше, по которому текут речные воды от истока к устью, называется руслом, а углубление суши вдоль русла реки - речной долиной. Периодически затопливаемую часть дна речной долины называют поймой или пойменным руслом, а русло, по которому река течет в межпаводковое время, или в межень, - коренным или меженным руслом. Пойма или пойменное русло образуется, как правило, в результате перемещения коренного русла реки по дну долины. Различают одно, двухстороннее и чередующиеся поймы. При этом реки северного полушария, текущие в широтном направлении, испытывают отклонение своего течения к правому берегу, а реки южного полушария - к левому, что вызвано вращением Земли с запада на восток. В межень сухая часть поймы образует пойменную террасу, выше которой могут располагаться в один или несколько рядов надпойменные террасы, представляющие собой остатки пойменных террас далекого геологического прошлого. По поперечному сечению русла реки обычно выделяют полосу прибрежного мелководья или рипаль, глубоководную часть потока или медиаль и участок с наибольшей скоростью течения или стрежень. Иногда выделяют субрипаль - переходную полосу от прибрежья к глуководной части реки, характеризующуюся резким нарастанием глубины (Жадин, 1940а).

Основными характеристиками водного режима рек являются уровень и расход воды, на изменение которых в сильной степени влияет неравномерность поступления на земную поверхность осадков. Весеннее таяние снега на равнинах или дождевые осадки и весенне-летнее таяние снега в горах вызывают половодье - ежегодно повторяющийся в один и тот же сезон значительный и довольно длительный подъем уровней воды в реке. Сильные дожди и ливни или таяние снега при зимних оттепелях обычно вызывают на реках паволки, т.е. интенсивный, сравнительно кратковременный подъем уровня воды. Повторяемость затопления поймы в период половодья и паводков связана с её высотой над

меженным руслом. Обычно поймы малых рек заливаются чаще, чем больших, но на более короткое время.

Среди достаточно длинных рек часто выделяют верхнее, среднее и нижнее течение. В верхнем течении горных рек русло узкое, относительно прямое, с высоким уклоном, дно каменистое, а течение быстрое. Для этих участков водотоков характерно наличие водопадов и перекатов. В среднем течении русло реки расширяется, течение замедляется, появляются излучины (меандры). В случаях когда река спрямляет свое русло, отшнурованные излучины превращаются в старицы - утратившие связь с рекой обособившиеся участки русла. В нижнем течении ширина реки обычно максимальна, а скорость течения минимальна. Дно здесь часто заиленное.

По эколого-гидрологическим характеристикам все текущие воды принято делить на ритраль и потамаль (Illies, 1953, 1961, 1971; Illies, Botosaneanu, 1963; Decamps, 1971; Hawkes, 1975; Botosaneanu, 1979; Леванидова, 1982 и др.). К ритрали чаще всего относят примыкающую к роднику часть водотока с каменистым или гравийно-галечным грунтом, высокой скоростью течения, насыщенной кислородом водой и амплитудой среднемесячных температур до 20°. К потамали относят примыкающую к ритрали нижнюю часть водотока с песчаным, заиленным или илистым грунтом, сравнительно небольшой скоростью течения, амплитудой среднемесячных температур выше 20° (в тропиках с летним максимумом среднемесячной температуры выше 20°) и с частыми проявлениями дефицита кислорода.

Иногда выше ритрали выделяют родник и область родникового ручья, называемые соответственно эукреналью и гипокреналью (Illies, Botosaneanu, 1963). В свою очередь ритраль и потамаль могут разделять на части, каждая из которых соответствует определенным участкам рек, к которым приурочено местообитание определенных групп рыб: эпиритраль (верхний форелевый участок), метаритраль (нижний форелевый участок), гипоритраль (хариусовый участок), эпипотамаль (усачевый участок), метапотамаль (лещевый участок) и гипопотамаль (ершово-камбальный участок) (Illies, 1961). Такое разделение на участки хорошо согласуется и с составом ведущих бентосных организмов (Леванидова, 1982 и др.). Важно, что границы между ритралью и потамалью зависят от климата региона и лежат над уровнем моря тем выше, чем ниже расположена географическая широта местности (Illies, 1961).

Многие реки при впадении в озера или моря образуют дельту, представляющую собой разбитое на многочисленные рукава русло с островами и мелями. Наиболее крупные дельты имеют реки Хуанхэ, Брахмапутра, Ганг, Нил, Волга и др. В предустьевой зоне рек, впадающих в моря, начинают оказывать влияние приливы или периодическое повышение солености воды. Здесь образуется солоноватоводная зона. На реках, имеющих незначительный продольный уклон, влияние морских приливов может сказываться на многие десятки и даже сотни километров, а на крупнейшей по величине водосборного бассейна и расхода воды р. Амазонке океанский прилив продвигается вверх по течению до 1400 км. Проникая в низовья и на мелководья этой реки приливы вызывают образование поророки ("гремящей воды") - отвесной волны, высотой до 3 и более метров, которая с сильным гулом мчится вверх по реке со скоростью 20 км/час, заливая берега (Гинко, 1977).

В реке, по мере удаления от истоков, нарастает сезонный размах колебаний температуры воды, определяющий её плотность, количество растворенного в воде кислорода, скорость химических реакций и т.д. Воды большинства рек земного шара имеют минерализацию менее 0,5 г/кг. В исключительных случаях реки могут иметь высокую минерализацию, что чаще всего связано с активными вулканами, либо с солеными или минеральными источниками.

В тропической части земного шара речные системы имеют свои особенности. Например, в бассейне р. Амазонки температура воды изменяется в пределах 27-30° с суточным колебанием менее 1° (Гайслер, 1988). В связи с этим скорость обмена веществ у гидробионтов здесь в несколько раз выше, чем у организмов умеренной зоны. Высокая температура речной воды приводит к тому, что питательные вещества, попадающие в воду, сразу же используются гидробионтами, в связи с чем их часто не удается обнаружить в пробах.

По физико-химическим особенностям воды тропические реки делят на водотоки с белой, светлой и черной водой (Гайслер, 1988). Реки с белой водой, к которым, например, относятся Амазонка, Мадейра, Пурус, Меконг и др., геологически наиболее молодые. Вода в них сильно мутная, поэтому фитопланктон и водные растения в русле практически не развиты. В нижнем течении "белых" рек взвешенные частицы оседают в краевых зонах, образуя прирусловые валы, отделяющие от основного русла огромные прибрежные озера, соединяющиеся с рекой в период паводков. Такие озера являются основным местообитанием растений и животных. Например, на р. Амазонке здесь из злаков, зарослей водяного гиацинта и др. водных растений образуются огромные "плавающие луга" с очень высокой биомассой, которая в период максимального роста удваивается каждые 7-15 дней (Day, Davies, 1986).

"Светлые" реки, к которым, например, относятся рр. Тажос, Шингу (правые притоки Амазонки), Конго и др., геологически более древние. В период паводков русло в таких реках изменяется слабо. Вода в них относительно прозрачная, что дает возможность развиваться водной растительности, хотя "плавающие луга" здесь отсутствуют, очевидно из-за недостатка питательных элементов.

"Черные реки" отличаются высоким содержанием в воде гуминовых кислот, что приводит к сильному поглощению света. Например, в самой крупной "черной" реке мира Риу-Негру (левый приток Амазонки) на глубину 1 м проникает только 1 % света, при этом общая глубина реки в низовьях составляет 45 м. В "черных" реках мало солей и кислорода, pH воды обычно меньше 5 и местами достигает 3,8 (Day, Davies, 1986), а в черных притоках р. Конго и в реках Малайзии pH воды достигает 3,6 (Гайслер, 1988). В таких условиях не могут существовать растения, а по сравнению с другими реками мира - здесь сравнительно бедный животный мир (Findlay, Meyer, Risley, 1986; Гайслер, 1988 и др.).

Важная особенность географического распределения некоторых рек земного шара заключается в том, что многие из них протекают по территории двух или более государств. В настоящее время 214 сравнительно крупных речных бассейнов являются многонациональными: 155 из них совместно используются двумя странами, 36 - тремя, а 23 бассейна являются общим достоянием 4-12 стран (Состояние окружающей среды в мире..., 1991). Примерно в 50 странах около 75 % их суммарной территории приходится на международные речные бассейны, в пределах которых проживает до 40 % населения планеты (Falkenmark, 1986).

Основные группы речных организмов

Население рек характеризуется значительным видовым разнообразием, что связано с высоким разнообразием речных биотопов. Среди живых организмов здесь наиболее обычны бактерии, синезеленые, диатомовые и зеленые водоросли, цветковые растения, простейшие, коловратки, олигохеты, нематоды, брюхоногие и двусторчатые моллюски, ветвистоусые и веслоногие раки, личинки насекомых и рыбы. Как и в других типах водоемов земного шара все население рек делится на обитателей водной толщи (представителей планктона и нектона) и грунта (представителей бентоса). К планктонным формам принадлежат водоросли и мелкие животные (простейшие, коловратки, рачки и др.), не способные противостоять токам воды, а к нектонным формам - крупные активно передвигающиеся животные, способные преодолевать речной поток (рыбы, речные дельфины и др.). В зависимости от размеров речной планктон подразделяют на мезо-, микро-, нано- и ультрапланктон, к которым, соответственно, относятся организмы длиной более 1 мм, 0,05-1 мм, 0,02-0,05 мм и менее 0,02 мм. Совокупность сносимых потоком взвешенных в воде органических частиц и организмов планктона называется сестоном.

В толще водной массы рек помимо чисто планктонных животных (голопланктона) могут временно находиться бентосные организмы (реосиртон), которых принято разделять на пассивно вымываемых течением из грунта (эвсиртон) и активно поднимающихся в толщу воды (эконосиртон). Связанный с подъемом донных животных процесс их перемещения в речном потоке вниз по течению называется дрейфом или бентостоком. Если в дрейфе участвуют организмы эвсиртона, то такой снос называют пассивным, а если эконосиртона - то активным. В реках наряду с голопланктоном и реосиртоном может наблюдаться интенсивный снос наземных беспозвоночных, играющих важную роль в питании многих ценных видов рыб.

Среди бентосных животных выделяют обитателей поверхности грунта и его толщи, которых подразделяют соответственно на представителей эпи- и инфауны. По степени их подвижности различают вагильный бентос, которому свойственна высокая подвижность, и сесильный, образованный прикрепленными формами. По отношению к размерному признаку выделяют макро-, мезо- и микробентос. К макробентосу относят всех животных, длиной более 2 мм, к мезобентосу - размером от 0,1 до 2,0 мм, к микробентосу - меньше 0,1 мм (Константинов, 1972). В особую группу организмов, называемых перифитоном, объединяют бактерий, водорослей и беспозвоночных животных, прикрепленных к грунту или к другим погруженным в воду предметам.

По отношению к продольному распределению организмов все население рек условно делится на ритрон и потамон, что соответствует делению водотоков на зоны ритрали и потамали. Ритрон, обычно, представлен фито- и зообентосными организмами, занимающими в речных системах донные биогоризонты, а также сообществом рыб, большинство из которых лососевые. Фитобентос в зоне ритрали состоит в основном из водорослевых обрастаний камней, а зообентос - преимущественно из организмов эпифауны, среди которых важную роль играют личинки амфибиотических насекомых отрядов поденки (Ephemeroptera), ручейники (Trichoptera), веснянки (Plecoptera) и двукрылые

(Diptera). Из последних наибольшего количественного развития могут достигать личинки хирономид (Chironomidae), мошек или симулид (Simuliidae) и блефароцерид (Blepharoceridae). В отдельных реках доминируют также амфиподы рода Gammarus, некоторые высшие раки и крупные моллюски. Из организмов-инфауны к макробентосу в первую очередь относятся олигохеты, ряд видов личинок поденок, мух, хирономид и другие беспозвоночные.

Мезобентос ритрали рек представлен организмами с предельными дефинитивными размерами не более 2 мм (эвмезобентосом) из которых обычны мелкие формы личинок насекомых, олигохет, свободно живущих нематод, низших ракообразных (особенно копепод), а также ювенильными особями макробентоса (псевдомезобентосом). Для животных микробентоса, имеющих предельные размеры до 0,1 мм (эвмикробентоса), характерны представители простейших (в основном инфузории), клещей, мелких нематод, низших ракообразных. К микробентосу относят и зародышей многих гидробионтов мезо- и макробентоса (псевдомикробентос).

Население потамали состоит обычно из планктонных (потамопланктона) и бентосных организмов, а также из сообщества, главным образом, карповых рыб. Среди растений в потамали высокое развитие получают планктонные водоросли, а в медали рек с относительно устойчивым гидрологическим режимом – крупные высшие цветковые растения (макрофиты). Из планктонных животных в равнинных реках могут встречаться простейшие, коловратки (класс Rotatoria), веслоногие (отряд Copepoda) и ветвистоусые (подотряд Cladocera) раки. Как правило, в водоток планктонные животные попадают из проточных озер, прудов, стариц, других стоячих или слабопроточных водоемов и затем проходят свой жизненный цикл в перемещающейся водной массе. Тем не менее у некоторых копепод, ведущих придонный образ жизни, может наблюдаться длительная приуроченность к определенным биотомам. В частности, используя затишные участки между валунами, такие копеподитные сообщества иногда развиваются и в зоне ритрали.

Среди бентосных животных потамали ведущее значение могут иметь крупные двустворчатые и брюхоногие моллюски. Например, в потамали бассейна Амура из двустворчатых моллюсков большого количественного развития достигают представители родов Cristaria, Sinanodonta, Nodularia; из брюхоногих – Juga, Amuropaludina (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). Ближе к устью в сообществах донных беспозвоночных доминируют солоноватоводные двустворчатые моллюски из рода Corbicula. В реках Европейской части СНГ из двустворчатых моллюсков преобладают перловицы рода Unio и беззубки рода Anodonta; из брюхоногих – живородки рода Viviparus. На отдельных участках высокой численности достигает моллюск-обрастатель Dreissena polymorpha. Из других бентосных животных потамаль населяют те же группы беспозвоночных, что и ритраль. Это олигохеты, личинки поденок, ручейников, веснянок, хирономид. Однако по видовому составу фауна беспозвоночных равнинных рек значительно отличается от таковой горных и предгорных водотоков. Помимо перечисленных групп заметного развития в потамали могут достигать личинки стрекоз (Odonata) и некоторые мелкие двустворчатые моллюски семейства Pisidiidae.

Практически до второй половины XIX века в мировой литературе не имелось ни одной работы, специально посвященной изучению речных организмов. Одно из первых таких исследований было связано с именем русского академика Карла Бэра, который в 1856-1859 годах организовал экспедицию на Нижнюю Волгу и Каспий для выяснения причин упадка рыбных промыслов. Было установлено, что основной причиной снижения добычи рыбы явилось, по словам К.Бэра, "людское невежество", т.к. особенно интенсивно вылавливали рыбу в то время, когда она собиралась на нерест. Бэр считал, что рыбное богатство Каспийского моря во многом зависит от поступления со стоками Волги большого количества органических веществ, значительная часть которых, по его мнению, образуется в дельте. Материалы, собранные экспедицией, позволили выработать рекомендации по рационализации рыбного промысла и принять соответствующий Устав (Варламов, 1988).

В конце XIX, начале XX столетия открываются первые речные биологические станции: в 1894 г. в США на р. Иллинойс и в 1900 г. в России на Волге у г. Саратова (ныне Саратовское отделение Государственного научно-исследовательского института озёрного и речного рыбного хозяйства). С этого времени биологические исследования рек активизируются. В Северной Америке и Западной Европе одни из первых классических работ по изучению лотических систем связаны с именами Кофонда (Kofoid, 1903, 1908), Шельфорда (Shelford, 1911, 1913), Стеймана (Steinmann, 1907), Тиннемана (Thienemann, 1912, 1926), Хабелта (Hubault, 1927); в России – С.А.Зернова (1901), В.П.Зыкова (1903), А.Л.Бенинга (1924, 1928) и др.

В целом, в истории исследований речных экосистем можно выделить два основных этапа: биологический (ботанико-зоологический) и экосистемный. Развитие каждого из них тесно переплетается с развитием и становлением общей гидробиологии и приурочено к определенным этапам исторического развития этой науки. Так, биологический этап уходит корнями в XVIII-XIX века к работам великих естествоиспытателей старого времени, среди которых особое место занимают видные путешественники России: П.С. Паллас (1741-1811), Э.И.Эйхвальд (1795-1876), А.Ф.Миддендорф (1815-1894), Л.И.Шренк (1826-1894), К.Ф.Кесслер (1815-1881) и др. В результате труда нескольких поколений российских ученых создаются многочисленные крупные сводки по систематике и биологии основных групп пресноводных организмов, в том числе и речных, явившихся существенным вкладом в изучение мировой флоры и фауны. К ним в первую очередь относятся широко известный четырехтомник "Жизнь пресных вод", вышедший под редакцией В.И.Жакина в 1940-1959 гг., определители по водорослям М.М.Голербах, В.И.Полянского (1951), М.М.Забелиной, И.А.Киселева, А.И.Прошкиной-Лавренко, В.С.Шешуковой (1951), М.М.Голербах, Е.К.Косинской, В.И.Полянского (1953), А.М.Матвиенко (1954), И.А.Киселева (1954), Т.Г.Поповой (1955), Н.Т.Дедусенко-Щеголевой, А.М.Матвиенко, Л.А.Шкорбатова (1959), Н.Т.Дедусенко-Щеголевой, М.М.Голербах (1962), К.Л.Виноградовой, М.М.Голербах, Л.М.Зауэр, Н.В.Сдобниковой (1980), Г.М.Паламарь-Мордвищевой (1982), Н.А.Мошковой, М.М.Голербах (1986), пресноводным губкам П.Д.Резвого (1936), инфузориям А.В.Янков-

ского (1973), коловраткам Л.А.Кутиковой (1970), пресноводным моллюскам В.И. Жадиной (1952), водным малощетинковым червям О.В.Чекановской (1962), пиявкам Е.И.Лукиной (1976), ракообразным В.М.Рылова (1930, 1948), З.С.Бронштейна (1947), Е.В.Боруцкого (1952а), Е.Ф. Мануйловой (1964), Н.Н.Смирнова (1970, 1976), водяным клещам И.И.Соколова (1940, 1952), плавающим и вертячкам Ф.А.Зайцева (1953), личинкам стрекоз А.Н.Поповой (1953), личинкам ручейников С.Г. Лепневой (1964, 1966), личинкам хирономид А.А. Черновского (1949) и В.Я.Панкратовой (1970, 1977, 1983), рыбам Л.С. Берга (1909, 1948-1949) и т.д. Отдельные сведения по речной флоре и фауне содержатся в ряде томов многотомного издания "Определитель насекомых Европейской части СССР" (1964-1970), а также в других крупных монографиях, региональных определителях и сводках (Жадин, 1940а; Грезе, 1957; Скабицкий, 1960; Музафаров, 1965; Старобогатов, 1970; Бродский, 1976; Определитель пресноводных..., 1977; Линевиц, 1981; Леванидова, 1982; Макаренченко, 1985; Левадная, 1986; Шубина, 1986; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990; и мн. др.).

В 1877 г. американский ученый С.Форбс (S.A.Forbes) более чем за полвека до введения А. Тенсли (A.G.Tansley) термина "экосистема" публикует свою классическую работу "The Lake as a Microcosm", в которой он на примере речного пойменного озера делает попытку комплексной оценки жизнедеятельности всех его обитателей. В начале XX века идеи о необходимости комплексных исследований всей биоты водоемов и водотоков получают большую популярность в России и ведутся в лучших традициях описательной биологии. Однако развитие таких исследований приводит к накоплению огромной массы трудноинтерпретируемых сведений о численности и биомассе населяющих водоемы организмов.

Выход из создавшегося положения наметился в конце 20-х годов, когда В.В.Станчинским была разработана трофологическая концепция функционирования биоценозов (Станчинский, 1931), и затем в 1932 году, когда Г.Г.Винберг на оз. Белое под Москвой были сделаны первые измерения фотосинтеза планктона с целью получения количественного выражения скорости образования органических веществ (первичной продукции). Тогда же было отмечено, что все остальные проявления продукционного процесса представляют собой этапы использования и диссипации энергии первичной продукции и могут быть количественно соотношены с ней на энергетической основе (Винберг, 1934). Эта пионерная работа открыла новое направление в гидробиологии и положила начало планомерным продукционным исследованиям, главным образом, стоячих водоемов земного шара. В дальнейшем предложенный Г.Г. Винбергом энергетический подход к продукционно-экологическим исследованиям был развит в работе Р.Линдемана (Lindeman, 1942), в которой автор изложил представления своего учителя Хатчинсона о трофических уровнях, а также в работе В.С.Ивлева (1945) "Биологическая продуктивность водоемов".

Основные пути превращения энергии и особенности круговорота веществ в речных экосистемах впервые были изучены американским экологом Г.Одумом в 1957 г. (Odum, 1957) на примере родников Сильвер-Спринг (Флорида, США). В частности, им были собраны данные о трансформации потока энергии в течение года на различных трофических уровнях проточной экосистемы. Начиная с этого времени продукционные исследования на реках получа-

ют интенсивное развитие в США и в странах Западной Европы. Первые результаты таких работ показали, что речные экосистемы, в отличие от стоячих водоемов, являются более открытыми и в их функционировании большое значение имеет аллохтонное органическое вещество (Teal, 1957; Nelson, Scott, 1962; Hynes, 1963; Egglishaw, 1964; Chapman, 1966; Minschall, 1967; Mann, 1969; и др.). Особенно велико оказалось значение листового опада в верховьях рек лесной зоны, что определило развитие отдельного направления исследований по изучению скорости поступления опада в водотоки, его разложения и потребления гидробионтами, получившего наиболее интенсивное развитие в 70-х и 80-х годах (Cummins et al., 1972; Petersen, Cummins, 1974; Dawson, 1976, 1980; Howmiller, Werner, Busath, 1977; Benfield, Paul, Webster, 1979; Naiman, Sedell, 1979; Casper, Wagner, 1980; Wallace et al., 1982; Killingbeck, 1984; Petersen, 1986; Chauvet, 1987; Chergui, Pattee, 1988; Garden, Davies, 1988; Cummins et al., 1989; Pearson et al., 1989; и мн. др.).

Много работ было связано с изучением первичной продукции макрофитов, перифитона и планктона рек, основные результаты которых были изложены в многочисленных крупных статьях и сводках (Hoskin, 1959; McConnell, Sigler, 1959; Edwards, Owens, 1960; Owens, Edwards, 1961, 1962; Hammer, 1965; Kevern, Ball, 1965; Fisher, Carpenter, 1976; Лебедев и др., 1978; Naiman, Sedell, 1980; Busch, Fisher, 1981; Naiman, 1983; Bott et al., 1985; Лебедев, 1987; Сиротский, 1986, 1987; Юрьев, Лебедев, 1988, 1989; King, Cummins, 1989a,b; и мн. др.).

В 60-х годах разворачиваются первые планомерные исследования продукции и метаболизма популяций речных животных (Hynes, 1963; Hynes, Coleman, 1968; Waters, 1969; McDuffett, 1970; Waters, Crawford, 1973; Otto, 1974; и др.), которые после появления в 1977 г. широко известной обзорной статьи Т. Уотерса (Waters, 1977) заметно активизируются (Brown, Fitzpatrick, 1978; Sweeney, 1978; Grafius, Anderson, 1979; McCullough, Minshall, Cushing, 1979a,b; Neves, 1979; Waters, Hokenstrom, 1980; Zelinka, 1980; MacFarlane, Waters, 1982; Леванидов, 1982; Benke, 1984; Benke et al., 1984; Smock et al., 1985; Soluk, 1985; Jackson, Fisher, 1986; Iversen, 1988; Кочарина, 1989б; Тиунова, 1989в; Богатов, 1991; Тесленко, 1992; и мн. др.). В качестве самостоятельного направления исследований выделяются работы, связанные с изучением особенностей питания гидробионтов и их трофических взаимосвязей (Broun, 1961; Chapman, Demory, 1963; Cummins, 1973; Koslucher, Minshall, 1973; Wallace et al., 1977; Wiggins, Mackay, 1978; Anderson, Cummins, 1979; Cummins, Klug, 1979; Ward, Cummins, 1979; McCullough, Minshall, Cushing, 1979b; Wallace, Merritt, 1980; Hawkins, Sedell, 1981; Iversen, 1988; Soluk, Craig, 1988; и др.), а также динамики сообществ речных организмов и их структурно-функциональной организации (Hynes, 1961; Minshall, 1968; Cummins, 1974; Allan, 1975; McIntire, Colby, 1978; Townsend, 1980; Minshall, Petersen, Nimz, 1985; Алимов, Тесленко, 1988; и др.).

К середине XX столетия все большее внимание исследователей стала привлекать проблема дрифта (сноса) наземных и водных организмов в речном потоке вниз по течению. Одно из наиболее ранних исследований дрифта беспозвоночных, проведенное П.Нидхэмом (Needham, 1928), было посвящено сносу наземных насекомых, которые, попадая в поток, служили источником пищи для рыб. В ряде работ 40-50-х годов отмечался высокий снос различных организмов в периоды прохождения паводковых вод (Denham, 1939; Жадин, 1940б;

Ide, 1942; Dendy, 1944; Аристовская, 1945; Иоффе, 1949; Боруцкий, 1952б; Ляхов, 1953; Полл, Марковский, 1955; и др.) или в межлунный период (Bernier, 1951; Muller, 1954; Hensen, 1956).

В начале 60-х годов как у нас в стране, так и за рубежом появились первые сообщения о суточной периодичности дрейфа бентосных организмов (Tanaka, 1960; Леванидова, Леванидов, 1962; Waters, 1962; Ключарева, 1963; Muller, 1963a, b, c; Ohgushi, Saito, 1963). С этого времени подавляющее количество работ в области речной экологии было посвящено изучению активного дрейфа, о чем свидетельствуют вышедшие за рубежом обширные обзоры и статьи (Muller, 1966; 1974; Ulfstrand, 1968; Hynes, 1970a, b; Elliott, 1971a, b; Pearson, Kramer, 1972; Waters, 1972; Statzner, Dejoux, Elouard, 1984; Brittain, Eikeland, 1988; и др.). Существенный вклад в исследование бентостока был внесен и отечественными гидробиологами (Леванидова, Леванидов, 1962, 1965; Ключарева, 1963; Леванидова, 1968; Леванидова, Николаева, 1968; Константинов, 1969; Сыроежкина, 1973; Жуйкова, 1974; Жульков, Шершнев, 1975; Сидоров и др., 1977; Хренников и др., 1977; Шубина, 1979, 1986; Шубина, Мартынов, 1977, 1990; Шустов, 1977, 1978, 1983; Богатов, 1978, 1979a, б, 1981, 1983, 1984a, б, 1985, 1988; Смирнов и др., 1978; Леванидов, Леванидова, 1979, 1981; Шустов, Широков, 1980; Чебанова, 1981; Полякова, 1990).

Уже на раннем этапе исследований дрейфа беспозвоночных было показано, что с наступлением темноты происходит резкий подъем организмов в толщу воды, некоторые изменения интенсивности сноса ночью и его полное прекращение на заре. Было также установлено, что сигналом для начала активных ночных миграций животных является снижение освещенности, измеренной на поверхности воды: в природе до 1-5 лк (Muller, 1963 b; Elliott, 1967; Holt, Waters, 1967; Chaston, 1969), в лабораторных условиях до 0,001 лк (Bishop, 1969). Незначительное число видов, в основном некоторых ручейников, отмечено в активном дрейфе в светлое время суток (Muller, 1966, 1970; Anderson, 1967; Waters, 1968; Pearson, Kramer, 1969; Шубина, 1979; и др.). В ряде рек ярко выраженный дневной снос был обнаружен также у диатомовых водорослей (Gustavsson et al., 1978).

Многие другие факторы среды также оказались способными оказывать воздействие на общую интенсивность бентостока. Например, было установлено, что усиление дрейфа беспозвоночных могли вызывать паводки (Anderson, Lehmkuhl, 1968; Grizzell, 1976), в том числе искусственные (Brooker, Hemsworth, 1978), уменьшение расхода и скорости течения воды (Hughes, 1966; Carlsson, 1967; Elliott, 1967; Madsen, 1968; Pearson, Franklin, 1968), высокие температуры (Muller, 1963c; Wojtalik, Waters, 1970; Schwarz, 1970), низкие концентрации кислорода (Lavandier, Capblancq, 1975), сильная мутность (Rosenberg, Wiens, 1975, 1978), изменение pH (Herricks, Cairns, 1974), расчистка и углубление русла (Pearson, Jones, 1975), механическая уборка зарослей (Statzner, Stechmann, 1978), электролов рыбы (Fowles, 1975), якорный лед (O'Donnell, Churchill, 1954; Benson, 1955), загрязнения ядохимикатами (Coutant, 1964; Ide, 1967; Gibson, Chapman, 1972; Wallace, Hynes, 1975; Kingsbury, 1976; Flannagan et al., 1979; Kreutzweiser, Sibley, 1991) и т.д. Ослабление дрейфа, как правило, наблюдалось при низких температурах и избытке пищи (Otto, 1976; Hans, 1978).

Накопленная к концу семидесятых годов информация об особенностях функционирования сообществ речных гидробионтов позволила коллективу американских специалистов сформулировать оригинальную концепцию речного континуума, в которой реки рассматриваются в качестве целостных экосистем (Vannote et al., 1980). Эта работа дала мощный стимул к активизации экосистемных исследований и теоретическому осмыслению полученной научной информации. Высказанные авторами концепции взгляды вызвали бурную дискуссию среди специалистов (Minshall, Petersen et al., 1983; Magdych, 1984; Cummins et al., 1984; Statzner, Higler, 1985, 1986; Minshall, Cummins et al., 1985; Minshall, Petersen, Nimz, 1985; Bruns, Minshall, 1985; Bott et al., 1985; Леванидова, 1986; Lillehammer, 1987; Perry, Schaeffer, 1987; Bruns, Hale, Minshall, 1987; Цимдинь, Лиена, 1989; Лебедев, 1991; и др.), что позволило развить общую теорию функционирования речных экосистем, выдвинуть альтернативные концепции (Statzner, 1987; Townsend, 1989) и определить основные направления дальнейших исследований (Minshall, 1988; Statzner, Gore, Resh, 1988). Проведенная дискуссия со всей наглядностью показала, что в настоящее время исследования по экологии речных организмов находятся на стадии развития и более интенсивные работы в этой области гидробиологии вполне оправданы.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ РЕК

Территория большинства бассейнов рек российского Дальнего Востока простирается по периферии крупнейшего Тихого океана, влияние которого сказывается на ходе современных рельефообразующих процессов, режиме рек, процессе почвообразования и формирования растительного покрова и животного мира.

Всего на Дальнем Востоке насчитывается около 17000 рек длиной свыше 10 км, из которых около 80% имеют длину от 10 до 13 км (Дмитриева, Никольская, 1961), 7 рек имеют длину от 500 до 1000 км, а р. Амур, Колыма и Анадырь по длине превышают 1000 км. Характер большинства рек определяется горным рельефом, занимающим более 3/4 территории. Реки в верхних и средних участках протекают по каменистому руслу. Для них характерны большие падения: около 50-20 м на 1 км - близ истоков и 20-70 см на 1 км - для среднего течения. Наибольшая густота речной сети наблюдается, главным образом, в предгорьях, в горах и низменностях она уменьшается. В целом для Дальнего Востока густота речной сети равна 0,4-0,5 км на 1 км². (Дмитриева, Никольская, 1961).

Атмосферные осадки являются основным источником, питающим дальневосточные реки. В южной части Дальнего Востока на реках слабо выражено весеннее половодье, но характерны резкие подъемы уровня воды в период летне-осенних муссонных дождей, вызывающих высокие, в том числе катастрофические паводки. Например, в бассейне Амура летом выпадает до 80-90% годовой суммы осадков ливневого характера. Число подъемов воды на малых и средних реках этого бассейна достигает 10-15 за теплый период при их средней продолжительности в 140 дней (Стряпчий, 1979). Непосредственно на Амуре в теплую часть года наблюдается непрерывно продолжающийся паводок с 3-5 сильно распадающимися пиками. Наиболее резкие подъемы паводковых вод обычно отмечаются в июле-сентябре и, например, в реках Зее и Буреи (левые притоки Амура) они могут достигать 10 и более метров. В зимний сезон поверхностное питание рек сильно истощается, а у многих из них, из-за промерзания, полностью прекращается. Ледостав в верховьях Амура наблюдается с начала ноября до начала мая, в низовьях - с конца ноября до конца апреля, в бассейнах рек юга Приморского края - с конца ноября по март. Снеговой покров небольшой, что вызывает глубокое промерзание почвы и образование на реках и озерах толстого ледяного покрова. В значительной части бассейна Амура имеется вечная мерзлота.

В зоне тундр, где за год выпадает наименьшее количество осадков, водотоки имеют преимущественно снеговое питание, и весенний паводок здесь бывает выше летнего. Ледостав здесь наблюдается со второй половины сентября до конца мая - начала июня. Переход к областям с типичным муссонным характером водного режима происходит постепенно.

Основные наблюдения автором проведены в пределах крупных речных бассейнов - Амура, Колымы, Индигирки, Алдана, а также на многих средних и малых реках Приморского края и Магаданской области (рис. 1), в том числе: в

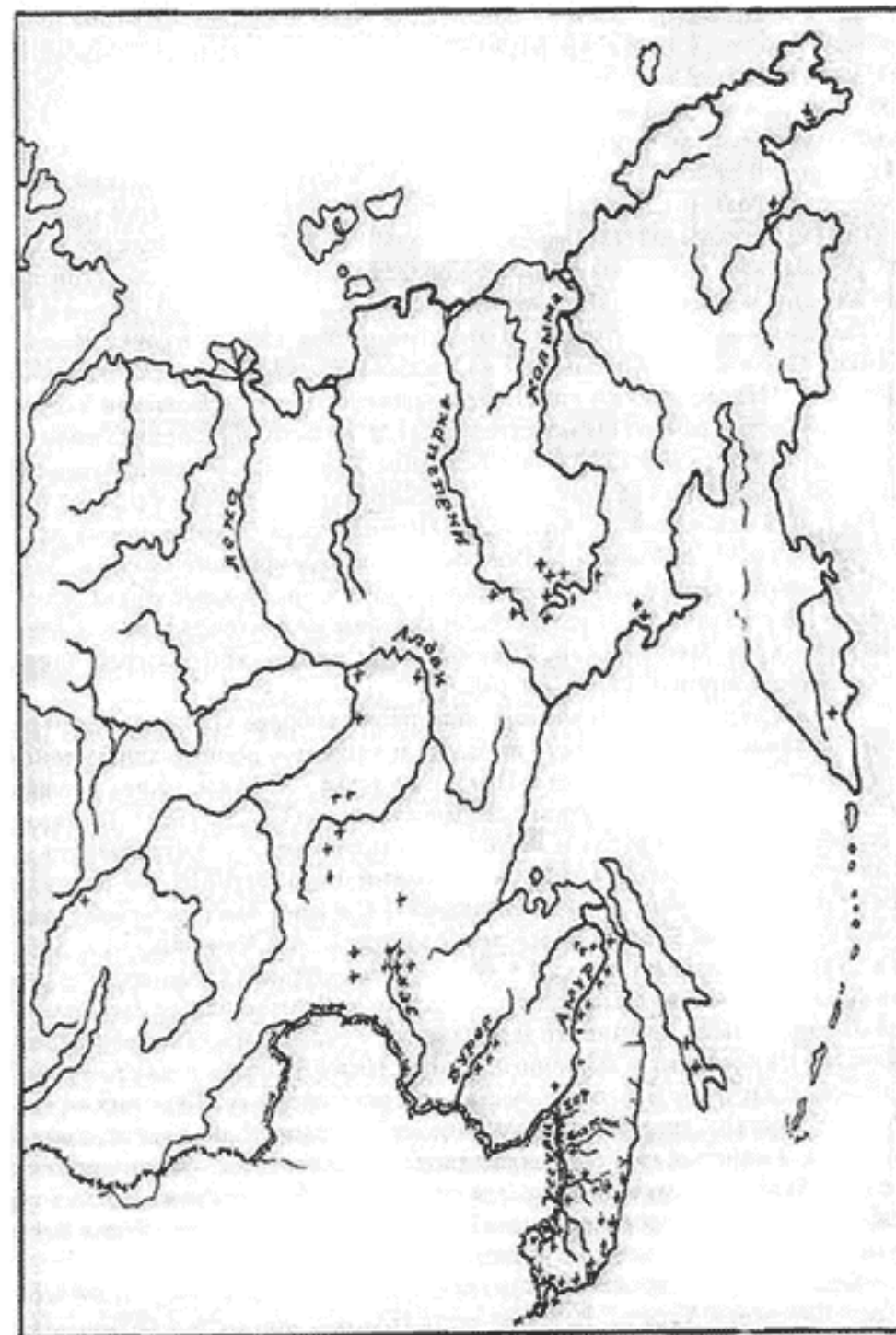


Рис. 1. Схема района работ
+ - точки отбора гидробиологических проб
Fig. 1. A diagram of the sampling area
" + " and " - " marks indicate the sampling points

1975 году в верховьях р. Зеи и ее притоках р. Арги и Бомнах (Зейский район Амурской области); в 1976 г. в р. Бурея (Верхнебуреинский район Хабаровского края); в 1977-1979 гг. в р. Ухте и Пильде (Ульчский район Хабаровского края); в 1980-1981 гг. в р. Амур от пос. Славянка до с. Богородское (Нанайский, Комсомольский и Ульчский районы Хабаровского края); в 1982-1986 гг. в р. Кедровая (Хасанский район Приморского края), р. Уссури (Лесозаводский район Приморского края), р. Силинка (Комсомольский район Хабаровского края) и р. Сеутакан (Чукотский АО Магаданской области); в 1987 г. в бассейнах рек Колымы (Сусуманский район Магаданской области), Индигирки (Оймяконский район Якутии) и Алдана (г. Нерюнгри, Алданский район Якутии), Гилюя и Уркана (Тындинский район, Амурской области); в 1988-1989 гг. в реках бассейна оз. Ханка (Ханкайский, Хорольский и Спасский районы Приморского края), р. Раздольная (Надеждинский район Приморского края), р. Большая Уссувка (Красноармейский район Приморского края), р. Рудная (Дальнегорский район Приморского края); 1990-1992 гг. в р. Болотная, Гладкая, Алимовка, Ананьевка (Хасанский район Приморского края), Пионерская и р. Вторая Речка (г. Владивосток), р. Кневичанка (г. Артем), р. Партизанская (Партизанский район Приморского края), р. Киевка (Лазовский район Приморского края), р. Аввакумовка (Ольгинский район Приморского края) и др. Разовые сборы речных гидробионтов в разные годы также были сделаны на некоторых малых реках Приморского края, Магаданской, Камчатской и Сахалинской областей, в верхнем и среднем течении р. Лены (см. рис. 1).

Река Амур из исследованных водотоков наиболее крупная. Среди рек России она занимает третье место по длине и четвертое по площади бассейна. Длина Амура от слияния Аргуни и Шилки до устья - 2824 км, общая площадь бассейна - 1856 тыс. км² (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1966). По характеру строения долины и русла и по условиям протекания р. Амур принято делить на три части: Верхний, Средний и Нижний Амур. Верхний Амур простирается от истоков Аргуни до г. Благовещенска, Средний Амур охватывает участок между городами Благовещенском и Хабаровском, а Нижний - от г. Хабаровска до устья. В верхнем течении Амур имеет предгорный характер, в его русле преобладают галечниковые грунты. Недалеко от Благовещенска Амур распадается на ряд рукавов, течение его замедляется. В русле, наряду с галечниковыми, появляются песчаные и заиленные грунты. Ниже Благовещенска Амур имеет равнинный характер и только в местах, где река прорезает Буреинский хребет (Малый Хинган), течение становится более быстрым, долина узкой, площади песчаных и илистых грунтов сокращаются, а каменистых - увеличиваются. Ниже г. Хабаровска Амур разбивается на рукава, образуя сложную систему проток. В районе с. Богородское к реке вновь подступают горные хребты. Здесь Амур заметно замедляет течение и имеет слабо извилистое русло.

Основные левобережные притоки Амура - Зея, Бурея, Амгуни; правобережные - Сунгари и Уссури. Верхняя часть крупных притоков и большинство мелких имеют горный характер. В пойме нижнего течения Амура и его притоков расположен ряд крупных слабопроточных озер, соединенных с рекой постоянными протоками. На левом берегу это Болонь (338 км²), Удыль (330 км²), Орель (314 км²), Чля (140 км²), Падали (29 км²); на правом - Большое Кизи (281 км²), Хумми (117 км²), Кади (67 км²), Инокентьевское (31 км²). Кроме этих озер имеется ещё ряд более мелких. В бассейне Уссури расположено самое

большое из озер бассейна Амура - оз. Ханка (4190 км²), в верховьях Амгуни - сравнительно крупное Чукчагирское озеро (336 км²), в бассейне р. Горин - оз. Эворон (194 км²). Все озера мелководные, глубины их, как правило, не превышают 3-8 м.

Сток Амура за многолетний период колеблется в больших пределах. Например, у г. Хабаровска зимний расход воды может снижаться до 150-200 м³/с, а в период прохождения летнего паводка может достигать 40 тыс. м³/с. В годовом объеме стока дождевое питание составляет 75-80%, на долю грунтового питания приходится всего 5-8%, остальные 15-20% стока поступает в Амур от таяния снега. Во время крупных паводков обычно происходит затопление поймы. При этом пойменные озера также принимают амурскую воду, а затем, на спаде уровня, питают Амур, выполняя тем самым функции регуляторов речного стока.

Химический состав воды в Амуре существенно зависит от водности реки и гидрологических фаз в различные сезоны года. В целом состав воды в реке гидрокарбонатнокальциевый. Минерализация воды максимальна зимой и на Нижнем Амуре находится в пределах 100-150 мг/л. В паводковый период она снижается до 33-75 мг/л, а в летнюю и осеннюю межень составляет 60-80 мг/л (Мордовин и др., 1988). Общее количество органического вещества, выраженное в углероде органическом, в течение года колеблется в пределах 4-26 мг/л, при этом максимальные величины отмечаются в период весеннего половодья, когда органическое вещество попадает в водоток вместе с талыми водами. В остальные периоды наиболее характерные показатели органического вещества в воде составляют 10-18 мг/л. В целом общий сток органического вещества в Амуре, например, у с. Богородское, колеблется в течение года от 10 до 30 т в сутки.

Цветность воды в Амуре изменяется от 8 до 220°, pH воды - от 6,4 до 9,0. Максимальные значения цветности наблюдаются в период половодья и летне-осенних паводков, pH воды - в летнюю межень в период массового развития фитопланктона. В теплый период года температура воды в верховьях рек обычно не превышает 9-13°, на Нижнем Амуре - 20-25°, содержание кислорода в воде изменяется от 7 до 12 мг/л. Из-за высокой турбулентности потока вертикальная стратификация температуры и кислорода в реках не выражена.

Величина биохимического потребления кислорода воды (БПК₅) в Амуре составляет 0,5-2,5 мгО₂/л. При этом наиболее высокие значения БПК₅ наблюдаются на участках ниже сброса сточных вод крупных городов. Максимальное значение БПК₅ в Амуре, равное 8,5 мгО₂/л, периодически отмечается в межень в Амурской протоке, ниже впадения р. Уссури, что характеризует значительное загрязнение этого участка реки легкоокисляемым органическим веществом.

Мутность воды в Амуре в целом невелика. На разных участках нижнего течения среднегодовое её значение колеблется от 70 до 100 г взвеси в куб.м. Максимальное количество взвеси в воде наблюдается в начальный период половодья и составляет 300-400 г/м³. В летнюю межень общее количество взвесей минимально и, например, на участке г. Хабаровск - с. Богородское находится в пределах 30-60 г/м³; а ниже с. Богородское, где скорость течения реки уменьшается, - 17-30 г/м³.

Связанная с показателями мутности величина прозрачности воды на Среднем и Нижнем Амуре изменяется в течение сезона от 0,1 до 1,8 м. Наименьшие величины прозрачности (0,1-0,2 м) приурочены к периодам интенсивного подъема уровня воды. В летнюю межень и зимой прозрачность воды максимальна и, например, на участке г. Хабаровск - с. Богородское она состав-

ляет 0,5-1,4 м, а ниже с. Богородское - 1,0-1,8 м. Прозрачность воды в крупных пойменных озерах также незначительна и колеблется от 0,07 до 1,4 м. Однако, если в Амуре низкие показатели прозрачности воды, характерные для периодов паводков, определяются в основном минеральной взвесью, то в озерах снижение прозрачности воды чаще происходит вследствие развития водорослей.

Непосредственно на Амуре нашими исследованиями был охвачен участок от г. Хабаровска до с. Богородское, протяженностью около 600 км. Здесь сравнительно мало крупных притоков. В районе городов Амурска и Комсомольска-на-Амуре река принимает сточные воды крупных промышленных предприятий. Глубина реки по судовому ходу изменяется от 4-6 м на перекатах, до 8-12 м на плесах. У г. Комсомольска-на-Амуре глубина Амура - 20-30 м, меженная ширина - 0,8-1,0 км (Баранская, 1960). При средней воде поверхностные скорости течения вдоль фарватера изменяются от 1,51 до 0,52 м/сек, придонные - от 1,0 до 0,35 и средние по вертикали - от 1,3 до 0,6 м/сек (Соловьев, 1973). На участках, где отбирались пробы, преобладали заиленные песчаные и глинистые грунты, либо плотные пески.

В пределах бассейна Амура исследования проводились в основном в верховьях р. Зеи и на ее притоках Арга и Бомнак, на среднем участке р. Буреи, р. Уссури, ее притоке р. Большая Уссурка, а также реках Силинка, Пильда и Ухта, относящихся к бассейну Нижнего Амура. Отдельные пробы были отобраны в предустьевых зонах рек, впадающих в озеро Ханка, верховьях р. Гилюй (правый приток р. Зеи) и на р. Большой Уркан (бассейн р. Зеи) на участках, примыкающих к Якутскому тракту.

Река Зея в общем стоке р. Амур составляет 40%. Она берет начало на южном склоне Станового хребта и впадает в Амур у г. Благовещенска. Длина реки - 1242 км, площадь водосбора - 233 тыс. км², среднегодовой расход воды в устье - 1 800 м³/сек (Коробченко, Матвеев, 1973). Гидробиологические пробы в реке отбирали недалеко от пос. Бомнак, где река из глубокой долины предгорий Станового хребта выходит на Верхне-Зейскую равнину. Площадь водосбора реки выше поселка - 28,2 тыс. км², заболоченность - 18% (Лебедев, Богатов и др., 1978). Русло разветвленное, с галечно-песчаными отмелями и перекатами. Скорость течения воды на плесах - 0,6-0,8 м/сек, на перекатах - 1,5-2,0 м/сек. Среднемесячный расход воды у пос. Бомнак, по многолетним данным, колеблется от 1,31 м³/сек в марте до 862 м³/сек в августе (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1966).

Река Арга - левый приток Зеи, впадает в 939 км от устья. Длина - 350 км, площадь водосбора - 7,09 тыс. км², заболоченность - 34%. Средний многолетний расход воды в районе устья р. Амкан колеблется от 0,76 в марте до 140 м³/сек в августе (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1966). Отбор гидробиологических проб в реке осуществлялся в ее верховьях, где ширина потока в межень составляла около 8 м, а скорость течения - 0,6 м/сек. Грунт на этом участке реки был гравийно-галечный с достаточно мощным слоем песчаного наполнителя (толщина слоя 1-3 см), заполняющего промежутки между камнями.

Река Бомнак - правый приток Зеи, впадает в районе пос. Бомнак. Длина - 82 км, площадь водосбора - 491 км², средний многолетний расход воды - 3,7 м³/сек, колеблется от 0 в феврале-марте до 13,2 в мае и до 10,9 м³/сек - в июле. За период открытого русла наибольший расход воды составил 114 м³/сек (1959 г.), наименьший - 0,7 м³/сек (1954 г.) (Ресурсы поверхностных вод СССР,

1966). Цветность воды в августе колеблется от 70 до 100°, перманганатная окисляемость - от 18 до 26 мгО₂/л (Лебедев, Каспарова и др., 1978). Основные работы в реке проводились в 1 км выше устья: на плесе, перекате и в небольшом заливе. Ширина реки на этом участке - около 10 м, скорость течения на плесе - 0,5-1,2, на перекате - 1,5-2,0 м/сек. Грунт на всех участках гравийно-галечный, однако в заливе к концу меженного периода он обычно покрывался 2-3-сантиметровым слоем ила.

Река Бурея - второй по величине после Зеи левый приток Амура, образуется при слиянии рек Правой илевой Буреи, берущих начало на западных склонах Бурейского хребта. Длина реки от наиболее удаленного истока - 739 км, площадь бассейна - 70,7 тыс. км². Верховье её до с. Усть-Умалта имеет характер горного потока с узкой долиной. Ниже этого поселка Бурея входит в Верхне-Бурейскую котловину, на территории которой встречаются обширные заболоченные участки. Площадь водосбора при выходе из котловины составляет 39,2 тыс. км², залесенность - 87% (Лебедев, Веселкова и др., 1978). Между устьем р. Ушмун и с. Пойкан река прорезает отроги хребта Турана и затем выходит на Зейско-Бурейскую равнину.

Основные наблюдения нами проводились в нижней части Верхне-Бурейской котловины в окрестностях пос. Чекунда. Русло Буреи здесь неустойчивое, разветвленное, преимущественно пролегает близ правого склона долины. Дно - гравийно-галечное. Ширина реки в низкую воду - 120-150 м, скорости течения на плесах - 0,8-1,2 м/сек, на перекатах - 2,0-2,5 м/сек. Средние многолетние расходы воды у заставы Гоголевский ключ от 3,74 в марте до 1470 м³/сек в августе (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1966). Температура воды во второй половине лета 1976 г. колебалась от 10 до 20°, снизившись к середине сентября до 8,8°; содержание кислорода в воде находилось в пределах 7,9-9,7 мгО₂/л (Лебедев, Веселкова и др., 1978).

Река Уссури берет начало на юго-западных склонах хр. Сихотэ-Алинь и впадает в р. Амур близ г. Хабаровска. Длина реки - 909 км, площадь водосбора - 187 тыс. км². Река протекает по широкой долине, на многих участках образует извилины и рукава. На большей части протяжения реки справа от неё располагаются горные массивы, по левому берегу - заболоченные равнины. Горная правобережная часть бассейна имеет хорошо развитую гидрографическую сеть. Левобережные притоки Уссури и нижняя часть рек, впадающих в оз. Ханка, имеют равнинный характер. Их грунты, как правило, илистые, песчаноилистые или песчаные. На Приханкайской равнине развито рисосеяние. Питание Уссури преимущественно дождевое. Летом часто происходит затопление поймы. Годовой сток реки - 70 км³. Средний расход воды у п. Кировский - 234 м³/сек, заболоченность - 5%, лесистость - 95%. Основные работы на Уссури проводились на 80-ти километровом участке близ г. Лесозаводск. Ширина реки здесь около 80-100 м, грунты, в основном, песчаные или песчано-илистые, с примесью древесной крошки (результат многолетнего молевого сплава леса).

Река Большая Уссурка - один из наиболее крупных правых притоков Уссури, берущий начало на западном склоне Сихотэ-Алинь. Его длина - 462 км. В верхнем и среднем течении это горная река, в нижнем, у пос. Востречово, она выходит на равнину, однако имеет здесь преимущественно гравийно-галечный грунт и характер предгорного потока. До середины восьмидесятых годов река в нижнем течении использовалась для молевого сплава леса. Пробы в реке отби-

рались от п. Мельничное до п. Рождино. В наивысшей точке отбора проб, расположенной в 90 км от истока, площадь водосбора реки составляет 6,75 тыс. км², средний расход воды - 75-77 м³/с.

Река Силинка - левобережный приток Амура. Его длина - 78 км. В в верхнем и среднем течении представляет собой горный поток. В среднем течении через правобережный приток р. Холдоми она принимает стоки крупного горно-обогатительного комбината "Солнечный". Впадает в Амур недалеко от г. Комсомольска-на-Амуре. Исследованием нами был охвачен участок от пос. Горный до пос. Старт, длина которого составляет 47 км. Грунт реки на всем протяжении гравийно-галечный. Средний расход воды у г. Солнечный - 3,5 м³/с, заболоченность 0%, лесистость около 100% (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1975). Температура воды в среднем течении летом близка к 10°, в нижнем течении - к 15°.

Река Ухта относится к малым водотокам и берет начало на одной из безымянных горных гряд, расположенных на левом берегу Амура, напротив с. Богородское и впадает в безымянное озеро в 1 км к западу от пос. Ухта. Ее длина - около 6 км, заболоченность водосбора - 0%, лесистость - 100%. Отбор проб проводился на нижнем участке реки на двух плесах: нижний располагался на незаболоченной местности в 200 м от устья, верхний, закрытый мощным пологом деревьев, - на 160 м выше. Средняя ширина потока на этом участке реки - 4,5 м, площадь дна между условными створами в межень - 700-720 м². Температура воды в июле-августе - около 9°, в середине сентября - 5-7°, а в середине октября - 3-4°. Скорость течения в период наблюдений на плесах колебалась от 0,1 до 0,6 м/с, расход воды - от 0,12 до 1,5 м³/с.

Река Пильда образуется слиянием рек Правой (длина 23 км) илевой Пильды (длина 29 км) и впадает в оз. Удыль. Длина реки - 137 км, площадь водосбора - 2,79 тыс. км², заболоченность - 15,1%, залесенность - 67,7%, уклон - 5,82‰ (Мордовин, 1973). Верхняя и средняя части водосбора расположены в пределах Пильдо-Лимурийского нагорья, занимающего южную часть Нижне-Амурской горной группы, а нижняя - в пределах Удыль-Кизинской низменности. В верховьях более 50 км река протекает по горно-холмистой, залесенной местности. Пойма здесь двухсторонняя, шириной 1-1,2 км. Русло извилистое, местами разветвленное, часто загромождено заламами леса. Берега в основном обрывистые, высотой до 1,0-1,5 м, сложены суглинками и супесями с включением гальки, на всем протяжении заросли лесом и кустарниками. Дно - гравийно-галечное, глубина до 0,7-1,0 м. Скорости течения в межень на перекатах достигают 1,5-2,0 м/с, на плесах - 0,5-1,5 м/с, придонные скорости течения на перекатах - 0,7-1,2 м/с, на плесах - 0,4-0,7 м/с (Юрьев, Лебедев, 1979). В низовьях, на протяжении последних 23 км, река протекает по заболоченной равнине. Дно на этом участке илистое, глубина - до 4 м, скорости течения - 0,1-0,2 м/с. В июле 1978 г. температура воды в верховьях составляла 8-13°, перманганатная окисляемость - 3-5 мгО₂/л, количество взвесей - 60-70 мг/л. Отбор проб в Пильде производился на 6 станциях, верхняя из которых располагалась в 8 км от начала реки, а нижняя - в 72 км. Расход воды в период наблюдений на верхней станции составил 7,6 м³/сек, на нижней - 43,9 м³/сек.

В пределах Приморского края вне бассейна Амура нашими исследованиями были охвачены реки Болотная, Гладкая, Алимовка, Ананьевка, Кедровая, Раздольная, Пионерская (Седанка), Вторая Речка, Киевичанка и р. Партизанская, относящиеся к бассейну залива Петра Великого Японского моря, а также реки Киевка, Авакумовка, Рудная и некоторые другие реки, стекающие с восточного склона Сихоте-Алиня и впадающие в Японское море севернее мыса Поворотный. При этом основные исследования были проведены на реках Кедровая, Пионерская, Вторая Речка, Партизанская и Рудная.

Река Кедровая берет начало в отрогах Восточно-Маньчжурских гор и впадает в Амурский залив Японского моря недалеко от пос. Приморский. Ее длина 28 км. Первые 18 км эта река протекает по залесенной гористой местности в пределах территории заповедника "Кедровая падь", затем выходит на заболоченную низменность. Грунт на всем протяжении реки гравийно-галечный, средняя температура воды летом около 13-14°, расход воды в межень в районе усадьбы заповедника - 1,5-2,5 м³/с. Все работы в реке проводились в пределах ее среднего и верхнего течения, а также на правобережном притоке - ручье Горайском.

Реки Пионерская (Седанка) и Вторая Речка берут начало на одной из горных гряд Сихоте-Алиня, расположенных в лесопарковой зоне г. Владивостока и впадают в Амурский залив Японского моря. Длина Пионерской - 19 км, Второй Речки - 8 км. Бассейны рек примыкают друг к другу. В среднем течении р. Пионерской расположено питьевое водохранилище. Р. Вторая Речка в среднем и нижнем течении протекает в черте города, принимая стоки крупных промышленных предприятий. На р. Пионерской нашими исследованиями был охвачен 8-километровый участок выше водохранилища, а на р. Вторая Речка - незагрязненный участок, длиной около 1 км, примыкающий к истоку реки. Ширина потока р. Пионерской в межень на замыкающем створе 3-6 м, Второй Речки - до 1,5 м, грунт гравийно-галечный. Руслу рек в верховьях закрыты пологом деревьев, летом, при длительном отсутствии дождей, на многих участках могут пересыхать.

Река Партизанская берет начало на юго-восточном склоне Сихоте-Алиня и впадает в залив Находка Японского моря. Длина - 142 км, площадь бассейна - 4,14 тыс. км². В верхнем течении река имеет предгорный характер, в нижнем течении она выходит в неширокую долину, в которой развито сельское хозяйство. У г. Партизанска, расположенного в 43 км от устья, площадь водосбора реки составляет 3120 км², расход воды - 33,4 м³/с (Ресурсы поверхностных вод, 1978).

Река Рудная берет начало на восточном склоне Сихоте-Алиня и впадает в Японское море у пос. Рудная Пристань. Длина реки 73 км, площадь бассейна - 1140 км², заболоченность водосбора близка к 0%, лесистость - к 80%. В среднем и нижнем течении она принимает сточные воды крупных химических предприятий. У г. Дальнегорска, расположенного в 42 км от устья, площадь водосбора реки составляет 293 км², средний расход воды - 3,95 м³/с (Ресурсы поверхностных вод, 1978).

На севере Дальнего Востока основные работы нами проводились на реках, относящихся к бассейнам р. Колымы, Индигирки и Алдана в основном на участках, примыкающих к Колымскому и Якутскому трактам, на р. Медвежка, относящейся к бассейну Анадырского залива Берингова моря, и некоторых других малых реках.

Река Колыма - одна из крупнейших на северо-востоке России. Ее длина - 2400 км, площадь бассейна - 644,1 тыс. км². Образуется от слияния рек Аян-

Юрях и Кулу, берущих начало на восточном склоне хр. Тас-Кыстабыт. Свыше 50% площади бассейна реки расположено в горах на высоте от 500 до 2000 м и выше. В верхнем течении река пересекает цепи Лена-Чаунской горной дуги. Ниже устья рек Оротук и Детрин на Колыме отмечаются длинные порожистые участки. В нижнем течении река протекает по Колымской низменности, впадает в Восточно-Сибирское море. Среднегодовой расход Колымы в устье составляет около 3800 м³/с. Основные работы в бассейне Колымы нами проводились в пределах среднего и верхнего течения р. Аян-Юрях, на участках со средней шириной потока соответственно 80-100 и 10-12 м и на р. Берелех на участке со средней шириной потока около 70-90 м. Грунт на всех участках был гравийно-галечный, скорость течения - около 0,3-0,6 м/с, глубина в точке отбора проб не превышала 0,6 м.

Река Индигирка образуется слиянием рек Хастах и Тарын-Юрях. Ее длина 1726 км, площадь бассейна - 360 тыс. км². В верховьях протекает по Оймяконскому нагорью, затем прорезает хребет Черского, выходит на Яно-Индигирскую низменность и впадает в Восточно-Сибирское море. Средний расход воды в нижнем течении - 1850 м³/с. Отбор гидробиологических проб нами проводился в верховьях Индигирки, на участке со средней шириной потока 30-40 м, а также на ее притоках р. Конгырах (808 км Колымской трассы) и р. Кубюме (1152-й км Колымской трассы).

Река Алдан - самый большой приток Лены, протекающий по западной границе Дальнего Востока. Его длина 2242 км, площадь бассейна - 701,8 тыс. км². Река начинается на северном склоне Станового хребта и пересекает Алданское нагорье вдоль южного подножия Верхоянского хребта. Долина реки широкая, ниже р. Самырык суживается, в русле появляются пороги. После впадения р. Угур Алдан снова течет по широкой долине. Среднегодовой расход воды Алдана составляет 5200 м³/с. Сток за холодный период года (октябрь-апрель) составляет 15%, а за теплый (май-сентябрь) - соответственно 85% годового объема. Гидробиологические исследования в бассейне проводились в верховьях р. Мундуруччу (левый приток Амги), р. Амги у пос. Верхняя Амга, р. Якокит (правый приток Алдана), небольшом правом притоке р. Большой Нимныр и в верховьях р. Большой Нимныр (правый приток Алдана), р. Чульман у пос. Чульман и р. Иенгра у пос. Иенгра (левые притоки р. Тимптон), а также в верховьях р. Тимптон у пос. Нагорный. На всех участках рек грунты были гравийно-галечные, скорости течения не превышали 0,8 м/с.

Река Медвежка относится к малым рекам. Ее длина не превышает 3 км. Берет начало она на одной из безымянных сопках недалеко от пос. Беринговский и впадает в бухту Угольная Анадырского залива. Средняя ширина реки в межень - 1-1,5 м, максимальная - 3,5 м, глубина - до 0,5 м. Грунт на всем протяжении гравийно-галечный. В среднем течении имеется каскад водопадов, общая высота которых около 8 м. Гидробиологические пробы на реке нами отбирались в августе-сентябре 1990 г. на участке ниже водопадов. Ширина потока здесь была около 3 м, глубина - 0,3 м, скорость течения - около 0,4 м/сек, температура воды 1-2°.

При исследовании закономерностей функционирования речных экосистем используются как методы общей гидробиологии, так и специфические методы. К настоящему времени издано ряд крупных сводок по методам, связанным, например, с изучением химического состава природных вод или оценкой их качества по биологическим показателям (Унифицированные методы..., 1976, 1977; Макрушин, 1974; Винберг, 1979; Методы биотестирования вод, 1988; и др.), со сбором и количественным учетом различных групп гидробионтов (Жизнь пресных вод..., 1949-1956; Жадин, 1960; Катанская, 1981; Руководство по методам..., 1983; и мн. др.), с оценкой продуктивности водоемов (Винберг, 1960; Методы определения..., 1968; Methods..., 1971; Общие основы..., 1979; и др.) и т.п. Из специфических методов можно привести способы оценки фотосинтеза и деструкции органического вещества в водотоках с неустановившимся движением воды (Лебедев и др., 1978), методы изучения дрейфа речного бентоса (Elliott, 1970, 1971a,b) и пр.

Использование общегидробиологических методов нами осуществлялось при отборе некоторых гидробиологических проб и их статистической обработке, определении фотосинтетических пигментов, первичной продукции и деструкции органического вещества перифитона, изучении скорости роста личинок насекомых и амфипод, определении зольности, калорийности и сухой массы тела в сырой у водных животных, а также при расчетах продукции популяций донных беспозвоночных. В работе были использованы результаты измерения дрейфа донных организмов, полученные В.Я.Леванидовым и И.М.Леванидовой в 1958 году в р. Амур у г. Хабаровска (Леванидов, Леванидова, 1979), а также другие многочисленные литературные данные.

Наиболее подробно автором изучались доминирующие виды речных организмов. Всего было отобрано более 4 тыс. качественных и количественных проб перифитона и зообентоса и около 400 проб дрейфа. При оценке размерного состава популяций зообентосных организмов проведено измерение более 50 тыс. экземпляров гидробионтов. Результаты полевых исследований обрабатывались с применением методов статистики. Видовая принадлежность водорослей была определена научным сотрудником БПИ ДВО РАН С.С.Барановой, рыб - научным сотрудником ТИНРО А.Ю.Семенченко, личинок поденок - научным сотрудником ТИНРО О.Я.Байковой и ст.и.с. БПИ ДВО РАН Т.М.Тиуновой, остальные группы организмов определены сотрудниками Зоологического института РАН: олигохеты - Н.П.Финогеновой, личинки веснянок - Л.А.Жильцовой, ручейников - Т.В.Меншуткиной и В.Н.Власовой, хирономид - В.Я.Панкратовой и Е.В.Балушкиной, мошек - И.А.Рубцовым, которым автор выражает свою искреннюю признательность.

Для характеристики условий в местах обитания гидробионтов использовались проведенные автором измерения гидродинамических и гидрохимических характеристик водотоков, сведения о физико-химических особенностях отдельных рек, взятые из различных изданий справочного характера, а также определения химического состава воды и грунта, выполненные совместно с со-

трудниками ИВЭП ДВО РАН И.В.Василевой и И.В.Штыцко, определения хлорофилла "а" в водорослевых обрастаниях камней и в планктоне, выполненные совместно с сотрудником ИВЭП ДВО РАН С.Е.Сиротским.

При оценке массы пигментов фитобентоса на гравийно-галечном грунте с выбранного участка водотока доставали, как правило, 10-12 камней, с которых водоросли перифитона счищали щеткой в определенном объеме воды. Затем определяли площадь камней по их проекции весовым методом. Определение пигментов перифитона и фитопланктона проводили по стандартной спектрофотометрической методике в 90% ацетоновом экстракте (SCOR-UNESCO, 1966). Перифитон и фитопланктон в зависимости от количества водорослей концентрировали из 0,02-1,0 л воды через мембранные фильтры N 1 марки "Синпор". Непосредственно перед фильтрацией мембранный фильтр покрывали слоем толченого кварцевого стекла (20 мл 2% суспензии на фильтр), технология приготовления которого была взята из работы В.В.Бульона (1983). Клетки водорослей разрушали путем 3-минутного растирания в ступке. Осветление экстрактов пигментов проводили трехкратным центрифугированием в течение 15-20 минут при 8 тыс. оборотах в минуту. Оптическая плотность вытяжки определяли на спектрофотометре СФ-46. Концентрацию хлорофилла "а" рассчитывали по формуле С.Джеффри и Г.Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975). При определении первичной продукции и деструкции органического вещества перифитона использовали метод склянок в кислородной модификации.

При оценке скорости роста организмов макробентоса отловленных животных, имеющих разную массу, помещали в садки или стеклянные банки, которые затем устанавливали в реке. Беспозвоночных взвешивали на торсионных весах после предварительной обсушки бумажными тампонами. Значения абсолютной скорости роста (dW/dt) рассчитывали в интервалы времени (t_1, t_2), соответствующие периодам между линьками. Для оценки скорости роста некоторых личинок хирономид проводили сравнение гистограмм частот распределения размеров особей в популяции с использованием графического метода "вероятностной бумаги" (Садыхова, 1972).

Изменение зольности, калорийности и сухой массы тела в межличиночном интервале изучали на амфиподах с массой тела около 20 мг. Параллельно проводили наблюдения за соленостью гемолимфы у этих животных. Момент сброса экзuvia фиксировали визуально, затем, через определенное время, отбирали пробы гемолимфы, после чего животных высушивали в сушильном шкафу при температуре 80° С и взвешивали. Количество золы у гаммарид и их калорийность определены соответственно методами сжигания исследуемого вещества в муфельной печи и бихроматного окисления (Методы определения..., 1968) Т.М.Тиуновой (БПИ ДВО РАН), соленость гемолимфы - криоскопически (Хлебович, 1974) Н.В.Аладиным (ЗИН РАН).

Продукцию популяций бентосных организмов рассчитывали как сумму приростов составляющих их особей. При этом скорость продуцирования возрастной группы (P_i) в любой момент времени оценивали как произведение ее (dW/dt) на среднюю численность (N) животных этой группы. Для определения скорости продуцирования всей популяции (P') P_i отдельных возрастных групп суммировали:

$$P' = \sum_{i=1}^n P_i \quad (1)$$

Продукцию за год (P) рассчитывали как интеграл по времени функции

$$(1):$$

$$P = \int_t^{t_n} P'(dt). \quad (2)$$

Численность животных в возрастных группах на 1 м² площади грунта находили из данных плотности и размерного состава популяций. Для описания соотношений между линейными размерами (L) и массой тела гидробионтов (W) использовали уравнение аллометрического роста:

$$W = aL^b, \quad (3)$$

где a и b - константы. Параметры уравнений степенной функции находили методом наименьших квадратов, а их доверительные интервалы - по методу, предложенному А.А.Умновым (1976).

В отдельных случаях продукцию популяций некоторых организмов рассчитывали с использованием величин удельной продукции, приведенных в работе В.Е.Заики (1972). Для личинок поденок удельная продукция была принята 0,018, личинок хирономид - 0,025, амфипод - 0,005 сутки⁻¹. В необходимых случаях в величину удельной продукции вносили температурную поправку по Крогу (Методы определения продукции..., 1968). При этом считалось, что оптимальная скорость продуцирования гидробионтов соответствует средней за летний сезон температуре их обитания.

При изучении динамики бентосных сообществ речных организмов автором настоящей работы были разработаны новые способы и приборы для сбора и учета плотности этих гидробионтов, интенсивности вылета имаго насекомых, а также оригинальные способы расчета отдельных параметров дрефта речного бентоса, описание которых приводится ниже. Все вновь разработанные методы были успешно апробированы в процессе работы. Одновременно в настоящей главе кратко излагаются существующие методы изучения донных животных и их дрефта или приводятся ссылки на работы, где эти методы описаны более подробно.

Методы сбора и количественного учета речных бентосных животных

Количественный учет бентосных животных на участках ритрали, имеющих, как правило, гравийно-галечный грунт, возможен лишь на мелководьях. Сборы зообентоса чаще всего проводили либо сачком, либо с помощью так называемых бентометров. Сачок изготавливали из рукоятки и прикрепленного к ней металлического обруча, имеющего вид вытянутого полукруга с диаметром около 0,3 м (рис. 2а). К обручу пришивали заостренный в концевой части мешок, сделанный на участках прикрепления к обручу из прочной ткани и на периферии - из мелничного газа № 23. Такой сачок служил и промывалкой.

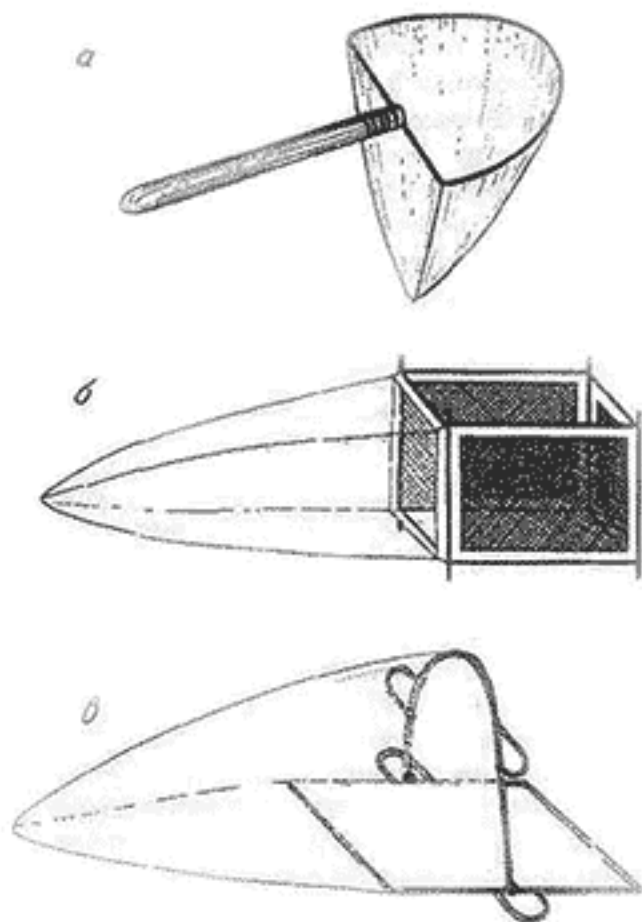


Рис. 2. Сачок-промывалка (а), бентометр В.Я.Леванидова (б), складной бентометр (в)

Fig. 2. Washing net (a); Levanidov's benthometr (b); folding benthometr (c)

Для учета бентоса с помощью сачка на определенном участке реки проводили сбор камней, каждый из которых вынимали из воды в сачке и помещали в таз или ведро. При работе сборщик становился лицом против течения, подносил сачок к камню и затем одной рукой аккуратно приподнимал камень, а другой подставлял под него сачок. С участка собирали 5-10 или более камней, которые тщательно отмывали в ведре или тазу. Отмытую фракцию промывали в сачке-промывалке, помещали в банки и фиксировали 4% раствором формалина или 75% этанолом. Для оценки плотности поселения смывных организмов определяли площадь проекции камней. Для этого отмытые камни укладывали на плотную бумагу так же, как они лежали на грунте, и карандашом, держа его строго перпендикулярно, рисовали их проекции, которые затем вырезали и взвешивали. Зная вес, например, 1 см² или 1 дм² применяемой бумаги, оценивалась площадь проекции камней и проводился пересчет количества смывных организмов на 1 м² площади дна.

Наиболее полно фауна гравийно-галечных грунтов учитывалась с помощью бентометров. Один из таких приборов, описанных В.Я.Леванидовым (1976), представляет собой сборный прямоугольный каркас, имеющий площадь захвата 0,3×0,4 м² и высоту 0,4 м (рис. 2б). Две большие боковые и малая передние грани каркаса затягивали газом № 15, а к задней малой грани крепили мешок, сшитый из мельничного газа № 23 и имеющий глубину до 1,5 м. С помощью небольших штырьков, которые имелись внизу каждой грани, бентометр устанавливали на грунт до глубины не более 0,3 м. Оказавшиеся внутри бентометра камни осторожно отмывали в мешке и выбрасывали, а имевшийся между камнями песчаный наполнитель взмучивали. Собранную в мешке фракцию переносили в наполненное на 2/3 водой ведро. Попавшие в пробу крупные предметы (палки, камни, лиственный опад и т.д.) отмывали, а полученный осадок промывали через сачок-промывалку и фиксировали. Учитывая относительно большую площадь захвата бентометра, с его помощью на точке отбирали не менее 2 проб.

Для отбора количественных проб бентоса нами также использовался складной бентометр собственной конструкции (рис. 2в), особенно эффективный на участках ритрали, где отсутствовали крупные камни. Этот прибор состоит из металлической рамки площадью 0,25×0,25 м². К центру боковых граней рамки болтами подвижно крепили дугообразный каркас высотой до 0,3 м. Примерно на высоте 0,2 м к каркасу жестко прикрепляли проволочные дужки, имеющие длину около 5 см. Такие же дужки прикрепляли подвижно к рамке на участке впереди каркаса. К каркасу и задней части рамки пришивали мешок, сделанный в местах прикрепления к прибору из крепкой ткани, а в концевой части - из газа № 23. При пользовании бентометром сборщик заходил в воду на нужную глубину, становился против течения, опускал прибор на дно и, наступая ногами на подвижные дужки рамки, прижимал бентометр к грунту. Каркас в это время жесткими боковыми дужками течением прижимался к ногам сборщика. Дальнейшая работа проводилась так же, как и при использовании бентометра В.Я.Леванидова. Применение складного бентометра позволяло отбирать пробы на глубине до 0,5 м.

При необходимости отбора количественных проб бентоса на более глубоководных участках применялась утяжеленная модификация сборного бентометра, у которого боковые стенки изготавливали из листовой стали. Для работы с этим бентометром использовали насаженный на длинный шест скребок, который изготавливали из садовой тяпки. При отборе проб бентометр опускали на нужную глубину, затем с помощью скребка перемещали верхний слой грунта, отгороженного прибором, в мешок. После этого бентометр поднимали, а собранный грунт аккуратно вываливали в частично наполненное водой ведро или таз. Крупные камни и другие предметы отмывали и выбрасывали, а оставшуюся фракцию отмучивали и промывали через сачок-промывалку. С помощью утяжеленного бентометра обычно пробы отбирали до глубины 1,0-1,2 м.

При фаунистических сборах бентоса с больших глубин использовали наполненные камнями корзины, которые с помощью канатов опускали на дно и оставляли там на несколько суток. В период экспозиции камни заселялись животными. Затем корзины поднимали, а камни отмывали обычным способом. Помимо корзин на глубоководных участках водотоков использовали также тяжелые драги. На мелководных хорошие результаты получали с помощью сачка. В

этом случае сборщик заходил в воду, становился к потоку спиной, опускал сачок перед собой до дна и затем ногами перед сачком взмучивал грунт, вызывая "принудительный дрейф" организмов.

Количественные сборы зообентосных проб на потамали проводили дночерпателями различных конструкций, имеющих разную площадь захвата. Если площадь захвата у прибора составляла более $0,02 \text{ м}^2$, то на каждой станции отбирали не менее 2 проб, а если меньше $0,02 \text{ м}^2$, - то не менее 4. На глубоководных участках потамали обычно применяли стандартную модель дночерпателя Петерсена, имеющего площадь захвата $0,025 \text{ м}^2$. Дночерпателем пользовались с катера или с лодки. При работе на катере спуск и подъем прибора проводили вручную. Перед отбором проб судно закорякивали и ориентировали его таким образом, чтобы во время отбора проб трос дночерпателя не заносило под корпус судна или не относило в сторону от борта. В противном случае прибор мог лечь на грунт боком или преждевременно закрыться. Перед спуском свободный конец троса, к которому крепился прибор, привязывали для страховки у борта, ближе к корме. Чтобы дночерпатель правильно лег на грунт, его спуск осуществляли с учетом продвижения водной массы, перемещаясь вдоль борта судна от его носа к корме до момента касания прибора о грунт. Отбор проб с лодки осуществлялся двумя сборщиками, один из которых управлял лодкой. Спуск прибора проводили во время дрейфа лодки. В момент касания дночерпателя о грунт лодку с помощью весел или мотора останавливали до тех пор, пока прибор не закрывался. После захвата дночерпателем грунта прибор поднимали, помещали в таз, в который затем освобождали пробу.

Цельнейшая работа с дночерпательными пробами зависела от характера грунта. Если добытый грунт был илистый или глинистый, то его порциями промывали через сачок-промывалку. Отмытую часть пробы либо фиксировали для последующей обработки в стационарных условиях, либо подвергали обработке сразу. Если была необходимость из добытой пробы выделить крупную фракцию (крупные моллюски, остатки растительности и другие объекты), то в сачок-промывалку вставляли сито с крупной ячеей.

Для выборки фауны из песчаного или песчано-илистого грунта, пробу перед промывкой отмучивали порциями в ведре или тазу. Для этого определенную часть пробы помещали, например, в ведро, наполняли его на $1/3$ водой и вращательными движениями взмучивали. Взмученную фракцию выливали в сачок-промывалку. Процесс отмучивания повторяли до тех пор, пока промывочная вода не становилась чистой.

Отбор проб для фаунистического анализа потамона проводили либо дночерпателями, либо стандартными драгами. При сборе крупной фауны с зарослей макрофитов растения с берега обкашивали сачком, имеющим входное отверстие $1,0 \times 0,5 \text{ м}^2$ и шест длиной до 3 м. При сборе фауны сачок на нужную длину выдвигали перед собой, погружали до грунта и резким движением на себя проводили кошение. Хорошие результаты такое кошение давало при отлове личинок и мальков фитофильных рыб. Для отлова мелких форм гидробионтов кошение проводили промывочными ситами.

Камеральная разборка собранных количественных проб проводилась в лаборатории. Фиксированную фракцию перед разборкой обычно избалтывали и выливали порциями в чашку Петри с тем, чтобы она тонким слоем распределилась по дну чашки. Затем осадок дважды просматривали под микроскопом

МБС-2: под увеличением в 8 и 16 раз. Выбранных животных распределяли по видам или группам и взвешивали на торсионных весах ВТ-500. С помощью объекта микрометра микроскопа МБС определяли размерный состав доминирующих видов.

Количественный учет вылета имаго водных насекомых

Для количественного учета вылетающих с поверхности водоемов и водотоков имаго водных насекомых предназначены имагоуловители. Существующие их конструкции чаще всего позволяют отлавливать вылетающих насекомых лишь в безветренную погоду на стоячих водоемах (McCauley, 1976) или на участках водотоков с медленным течением (Жадин, 1956; Williams, 1982; и др.). Объясняется это высокой парусностью применяемых конструкций и сравнительно высоко расположенным над поверхностью воды центром их тяжести. Обычно такие уловители имеют жесткие стенки и легкий, сделанный, например, из пенопласта плав. В результате при относительно сильных порывах ветра они легко переворачиваются. Конструкции, имеющие тяжелый плав, например из дерева, нельзя устанавливать на течении, т.к. при высоких скоростях потока их притапливает. Для постройки многих имагоуловителей требуются дефицитные материалы, а при их сборке - специальные условия.

Для оценки вылета имаго насекомых на реках нами была разработана новая конструкция прибора, в основе которой использована оттяжка из упругой проволоки, прикрепленная особым узлом к стандартному спасательному или надувному кругу и свободным концом поддерживающая стеклянный колпак-уловитель и тканевую стенку прибора (рис. 3а).

Для сборки имагоуловителя использовали: кусок прочной и упругой проволоки, длиной около 1,5 м (в нашем случае применялась омедненная проволока, диаметром 0,4 см); 3 куса тонкой алюминиевой проволоки, длиной 4-5 см каждая; стеклянный колпак от стандартной кислотницы с диаметром отверстия у основания 6 см (1 шт); стандартная стеклянная воронка с диаметром внешнего края 6 см и диаметром трубки не менее 0,8 см (1 шт); стандартный спасательный или надувной круг; прочная ткань (1,5 м); клейкая лента; шнурок; веревка для крепления имагоуловителя к якорю или шесту; якорь или шест. При использовании спасательного круга необходимо также иметь деревянные рейки длиной 10-15 см, шириной 1,5-2 см и высотой не более 1 см (7-8 шт).

При сборке имагоуловителя внутрь колпака кислотницы вставляли воронку и скрепляли ее с колпаком клейкой лентой. В таком виде колпак-уловитель служил накопителем отловленных имаго водных насекомых. Затем брали примерно 1,5 м прочной упругой проволоки, один из концов которой закруглялся таким образом, чтоб через полученное отверстие свободно проходил колпак уловителя. При диаметре колпака у основания в 6 см, необходимая длина проволоки для образования кольца составит около 20 см. Из обрезков алюминиевой проволоки делали 3 одинаковых крючка, длиной по 2 см каждый, (рис. 3б) и насаживали их на кольцо проволочной оттяжки. С помощью этих крючков под-

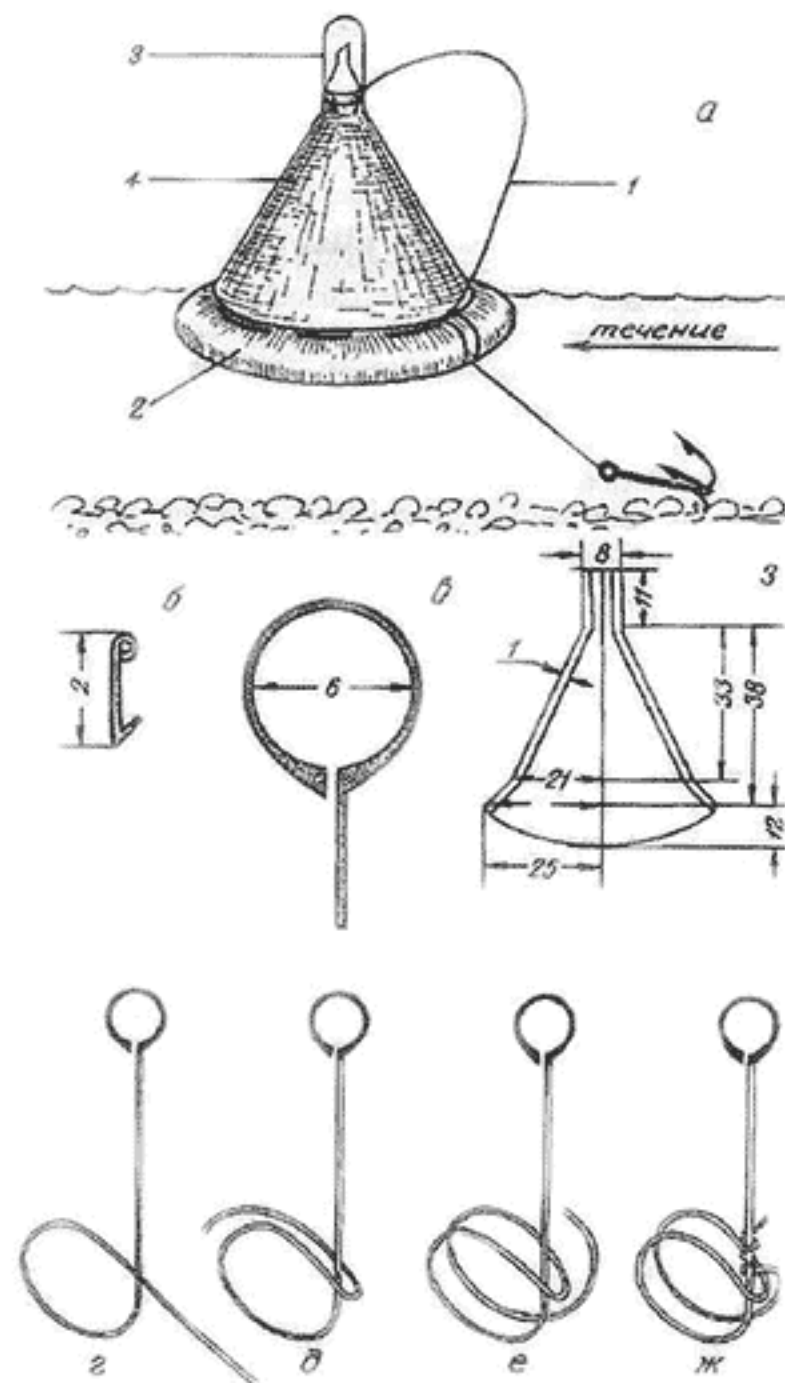


Рис. 3. Имагоуловитель: а - общий вид (1 - проволоочная оттяжка, 2 - спасательный круг, 3 - стеклянный колпак-уловитель, 4 - тканевая стенка), б - крючок, в - кольцо, г-ж - крепление оттяжки к спасательному кругу, з - выкройка стенки

Fig. 3. Collector for imagoes: an outline (a) ("1" - guy-wire; "2" - ring-buoy; "3" - collecting glass hood; "4" - fabric wall); hook (б); ring (в); guy-wire fastening to a ring-buoy (г-ж); wall pattern (з)

держивался колпак уловителя, вставленный в кольцо. Чтобы крючки не спадали, кольцо с двух сторон у основания слегка расплющивали (рис. 3в).

Прикрепление проволоочной оттяжки к спасательному кругу производили на расстоянии примерно 1 м от кольца. При этом проволоку прижимали к наружной стороне круга, свободный конец которой пропускали под его основанием, вынимали с внутренней стороны и затем, обводя вокруг приставленной проволоочной оттяжки, вновь пропускали под основанием круга. Полученный узел плотно стягивали и закрепляли, оборачивая свободным концом проволоки вокруг оттяжки 3-4 раза у основания узла (рис. 3г-ж). Оставшийся кусок проволоки обрезали.

Из ткани по выкройке (рис. 3з) вырезали 4 стенки имагоуловителя. Боковыми краями их сшивали и широким основанием с помощью реек прибивали к верхней плоскости спасательного круга или приклеивали к надувному кругу. Свободный край узкой горловины стенок подгибали, пропускали шнурок, концы которого выводили наружу. Затем в горловину стенок на 2-3 см вглубь основанием вставляли колпак-уловитель, вокруг которого с помощью шнура плотно стягивали ткань стенок. К колпаку подтягивали кольцо оттяжки и с помощью крючков скрепляли их через ткань за основание колпака. Оттяжку отпускали, и стенки уловителя, соединенные с кольцом, натягивались.

Собранный имагоуловитель привязывали веревкой к якорю или шесту и устанавливали на определенный участок водотока. При малых скоростях течения имагоуловитель обычно закоривали. Однако на участках с высокой скоростью потока прибор обычно прикрепляли к надводной части вбитого в грунт шеста или к нависшим над водой веткам деревьев. В этом случае днище круга подставлялось потоку, что исключало возможность его подтопления.

Съемка колпака-уловителя проводилась не реже 1 раза в 3 суток. При этом колпак с отловленными насекомыми вместе с оттяжкой отжимали книзу и снимали с крючков. Открывшуюся горловину матерчатой стенки сжимали шнурком и подвешивали за него на один из крючков кольца. Тем самым закрывали выход для насекомых, оставшихся на внутренних стенках ткани и еще не попавших в колпак-уловитель. Чтобы извлечь из колпака-уловителя отловленных насекомых, через отверстие воронки в него наливали немного воды и слегка встряхивали. В результате у многих беспозвоночных намокали крылья, и они теряли возможность летать. Затем клейкую ленту снимали, осторожно приподнимали воронку и пинцетом выбирали насекомых. После этого колпак высушивали сухим полотенцем, вставляли в него воронку, прикрепляли ее к колпаку клейкой лентой и вновь устанавливали на имагоуловитель.

Оценка дрейфа, перемещений против течения и миграционной активности бентосных организмов

Отлов организмов, дрейфующих в водном потоке, производят с помощью ловушек различной конструкции (Задорина, 1987; Шубина, Орлов, 1991; и др.). В нашем случае учет организмов, перемещающихся в толще воды, проводили сачками-ловушками из газа № 23, имеющими входное отверстие 25×25 см² и глубину от 0,5 до 1,0 м. Ловушки устанавливали на 4-5 минут в те-

чение каждого часа или получаса в ночные часы и каждые 2-4 часа - в дневные. При этом подряд отбирали по две пробы дрефта, которые затем объединяли в одну с тем, чтобы общая экспозиция сачка-ловушки в потоке составляла 8-10 минут. При таком способе отлова уменьшалась вероятность активного ухода из ловушек животных, а газовая сетка практически не успевала забиваться организмами и крупным мусором. Для определения истинного объема воды, профильтрованного сачком, проводили его тарировку с помощью гидрометрической вертушки ГР-21 М. Этой же вертушкой в месте отбора проб определяли скорость течения и расход воды.

Установив количество животных (n_i), отловленных сачком за время t_i , и объем воды (q), профильтрованной сачком за то же время, для каждой i -й пробы рассчитывали количество гидробионтов ($n_{\text{д}}$), находящихся в единице объема воды:

$$n_{\text{д}} = n_i / q. \quad (4)$$

Так как пробы дрефта отбирали через определенные интервалы времени t_i , а каждую i -тую пробу отбирали в течение t секунд, то результаты i -й пробы принимались неизменными для всего промежутка времени t_i . Затем, зная в водотоке величину расхода воды (Q), проводили расчет численности ($N_{\text{д}}$) организмов, снесенных через элементарную площадь живого сечения потока либо через живое сечение реки за время t_i :

$$N_{\text{д}} = n_{\text{д}} Q t_i. \quad (5)$$

Для определения величины ночного или суточного дрефта организмов полученные для каждого t_i результаты суммировали. Аналогично рассчитывали и биомассу дрейфующих животных.

Учет гидробионтов, мигрирующих против течения, проводили с помощью искусственно очищенного от животных участка дна площадью $0,5 \times 2,0 \text{ м}^2$. От дрейфующих беспозвоночных участок сверху отгораживали сетью из газа № 23, натянутой на сделанный из алюминиевой проволоки конус. Чтобы сеть не забивалась крупным мусором, конус острием направляли против течения. Проволоку с сетью прикрепляли к боковым деревянным каркасам, состоящим из двух вертикальных кольев и из верхней и нижней перекладин. На каркасы набивали плотную ткань, преграждая с боков доступ мигрантов на участок. Со стороны конуса ткань сшивали с сетью. С помощью кольев каркас вбивали в грунт. Чтобы между тканью и грунтом не было щели, на нижнюю свободную часть ткани и газовой сетки накладывали камни. Таким образом, на участок открывали доступ только животным, способным передвигаться против потока (рис. 4А, а).

Рядом с первым оборудовали такой же контрольный участок, но в его нижней части устанавливали дополнительную сеть, преграждавшую путь мигрирующим против течения беспозвоночным (рис. 4Б). Через сутки после установки ограждений внутри обоих участков проводили отбор проб грунта. При сравнении результатов, полученных для опытного и контрольного участков, считалось, что мигрировали против течения животные в том случае, если их численность и биомасса на опытном участке в несколько раз превышали таковую на контрольном.

При оценке миграционной активности донных животных, под которой мы понимаем численность или биомассу организмов, снесенных за определен-

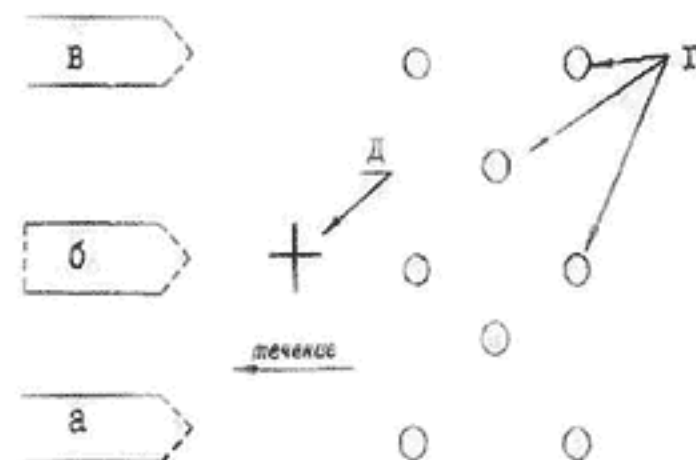
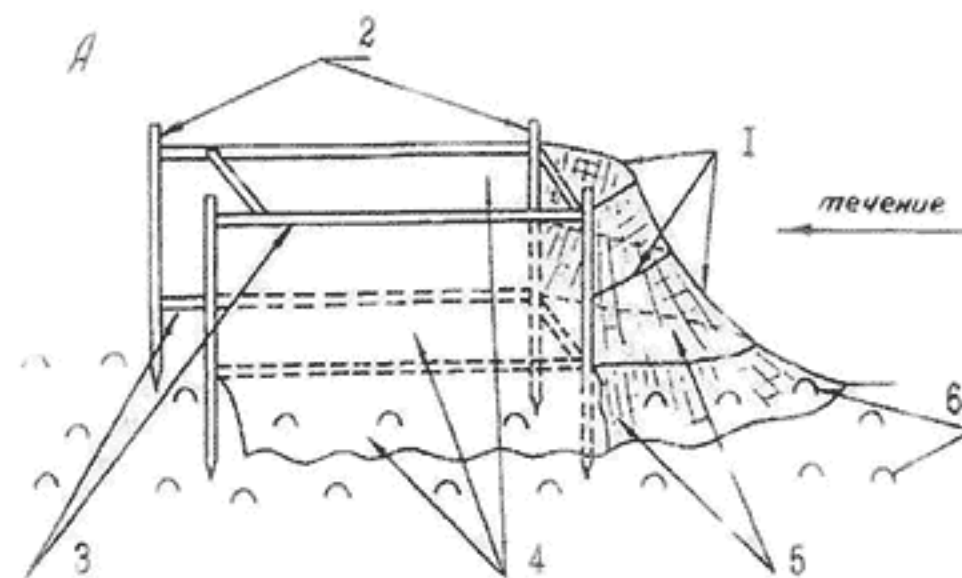


Рис. 4. Приспособление для ограждения участков грунта (А) и схема расположения отгороженных участков дна (а, б, в), меченых камней (г) и точки, в которой отбирались пробы дрефта (д): 1 - конус из проволоки, 2 - колья, 3 - верхняя и нижняя перекладины, 4 - ткань, 5 - передняя сеть, 6 - камни; а - очищенный от животных, б - контрольный, в - естественный участок грунта
Fig. 4. A device for enclosing a part of substrate (A) and a diagram of the disposition of the enclosed areas on the bottom (a, б, в), marked stones (г) and drift sampling point (д): "1" - wire cone; "2" - stakes; "3" - upper and lower cross pieces; "4" - fabric, "5" - front net; "6" - stones: cleared from animals (a); control (б); an area of natural substrate (в)

ное время с единицы площади грунта, использовались два способа. В первом случае на определенном участке водотока, как и при определении мигрирующих против течения гидробионтов, отгораживали третий, естественный участок дна (рис. 4в). Через сутки внутри этого участка отбирали пробы грунта. Уменьшение количества организмов на этом участке по сравнению с пробами, отобранными с грунта вне огражденных участков, минус количество животных, которые могли попасть на 3-й участок в результате миграций против течения (имеются в виду результаты 1-го и контрольного участков), показывало снос с этого участка отдельных групп животных вниз по течению.

Если выеданием мигрирующих организмов хищниками пренебречь, то можно допустить, что количество организмов, поднимающихся с грунта в поток воды, равно их количеству, переходящему на грунт. Тогда миграционную активность можно оценить другим простым способом: с помощью отмытых от организмов, меченных стеклоглафом камней, помещаемых на сутки на дно водотока. Чтобы до минимума исключить вероятность заползания беспозвоночных на меченые камни, дно вокруг них в диаметре примерно 30-40 см необходимо очистить от животных. При таком способе учет миграционной активности беспозвоночных можно проводить на участках с разной скоростью течения воды на глубине примерно до 0,6 м.

Оценка дистанции и времени дрефта эконосиртона и сестона

Существующие 2 метода определения средней дистанции дрефта донных беспозвоночных (Waters, 1965; McLay, 1970; Elliott, 1971b) могут использоваться на речках с очень незначительной скоростью течения и малым расходом воды. В методе, предложенном Уотерсом (Waters, 1965), малый водоток в период активного дрефта необходимо полностью перегородить газовой сетью, чтобы преграждался доступ мигрирующим в потоке беспозвоночным на нижележащий участок реки. Выше установленной сетки отбираются контрольные пробы дрефта, которые показывают уровень дрефта в условиях равновесия, при котором количество организмов, поднимающихся в поток воды, примерно равно их количеству, переходящему на грунт. Ниже, на разном от сетки расстоянии, также отбираются пробы дрефта. Чем дальше станция располагается от блокирующей дрефт сетки, тем большее число бентосных животных находится в потоке, а расстояние, на котором плотность эконосиртона достигает состояния равновесия, считается средней дистанцией дрефта.

В методе, примененном Маклеем и Эллиоттом (McLay, 1970; Elliott, 1971b), водоток в дневное время при отсутствии активного дрефта необходимо также полностью перегородить сеткой. Затем выше этой сетки из специальных камер выпускаются в воду заблаговременно пойманные беспозвоночные. Расстояние вверх от сетки, выше которого выпускаемые из камер животные сетью не отлавливаются, и считается дистанцией их дрефта.

Нами предложен новый метод расчета дистанции (L) и времени (T) дрефта беспозвоночных животных для мелководных участков рек, основанный на предварительном определении их миграционной активности.

Примем, что полный период дрефта животных происходит за 24 часа. Если пробы дрефта отбирать через каждый час, т.е. $t_i = 1$ час, то число проб будет равно 24. Каждую i-ую пробу будем брать в течение t сек, а результаты i-й пробы примем неизменными для всего промежутка t_i .

В экспериментах Эллиотта (Elliott, 1971b) на разных группах животных было показано, что дистанция дрефта гидробионтов (L') связана со средней скоростью течения воды (V) функциональной зависимостью:

$$L' = zV^x, \quad (6)$$

где z и x - постоянные, причем x достоверно не отличается от 1. В этом случае z будет обозначать время нахождения животных в толще воды (T), т.е.

$$L' = TV. \quad (7)$$

Среднее время дрефта животного (T_i) в течение времени t_i можно вычислить как

$$T_i = (N_d/M_i) t_i, \quad (8)$$

где N_d - количество животных, находящихся в столбе воды, площадь основания которого равна l' , а высота - глубине участка реки h; M_i - количество животных, перешедших с участка дна площадью l' в толщу воды за время t_i .

Величина N_d может быть легко определена с учетом площади сечения сачка S_c , времени его экспозиции t, скорости течения на входе в сачок V_{cl} и числа животных n_i , пойманных за время t:

$$N_d = (n_i/V_{cl}S_c)Sh. \quad (9)$$

Если допустить, что время дрефта (T_i) не меняется от часа к часу в течение суток, то количество животных, перешедших в толщу воды за один час, составляет ту же долю от перешедших в толщу воды за сутки (M), так же, как и количество пойманных животных за этот час сачком от общего числа организмов, пойманных за сутки, т.е.

$$n_i/\sum n_i = M_i/M \quad (10)$$

отсюда

$$M_i = M n_i / \sum n_i. \quad (11)$$

Подставляя выражения (9) и (11) в (8), получаем:

$$T_i = l' t_i h \sum n_i / t V_{cl} S_c M. \quad (12)$$

Исходя из уравнения (7), найдем среднюю дистанцию дрефта (L'_i) для i-го часа:

$$L'_i = l' V_{cl} h t_i \sum n_i / t V_{cl} S_c M. \quad (13)$$

где V_{cl} - средняя по глубине за i-час скорость течения реки.

Для расчета средней за сутки дистанции дрефта (L') бентосных организмов удобнее пользоваться упрощенной формулой:

$$L' = (N_d)l/M', \quad (14)$$

где N_d - количество организмов, снесенных за период дрефта через элементарную площадь живого сечения с шириной l и высотой, равной глубине h; M' - количество беспозвоночных, поселившихся за период дрефта на площади дна, равной l' , т.е. $M \equiv M'$.

Таким образом, предложенный метод расчета дистанции и времени дрейфа гидробионтов, в отличие от имеющихся, не требует полного перегорания потока сеткой, тем самым он может быть применен при большом диапазоне скоростей течения воды не только на малых водотоках, но и на мелководьях крупных рек.

Понятно, что предложенными выше методами в крупных реках из-за их значительных глубин и большого расхода воды измерить миграционную активность животных (М), а следовательно, оценить дистанцию (L') и время дрейфа (Т) гидробионтов невозможно. В связи с этим для больших водотоков нами разработан иной метод расчета этих параметров.

Известно, что в крупных, а иногда и в небольших реках уловы организмов, активно участвующих в дрейфе, выше в поверхностном слое воды по сравнению с придонным (Waters, 1965; Леванидова, Леванидов, 1965; Леванидов, Леванидова, 1979 и др.). Исходя из сказанного, допустим, что в период активного дрейфа животных придонная масса воды не является зоной активного сноса, и сетью здесь отлавливают гидробионтов, поднимающихся к поверхности для сплава, опускающихся на дно, а также тех животных, которые сносятся пассивно.

Для расчета миграционной активности (М) донных организмов предположим, что за время t сетью, площадью $l \times l \text{ м}^2$ в придонном слое отловлено n_1 экз. беспозвоночных, а в поверхностном - n_2 экз. При этом необходимо узнать, сколько нижняя сеть отлавливает особей, всплывающих к поверхности активно (n_3). Если допустить, что скорость передвижения животного в потоке к его поверхности и обратно (v_1) постоянна, а выеданием их хищниками пренебречь, тогда:

$$n_3 = (n_1 - n_4) / 2, \quad (15)$$

где n_4 - количество организмов пассивного дрейфа, отловленных нижней сетью за время t .

Зная v_1 , определим, сколько времени (t_1) понадобится животному, чтобы проплыть до поверхности воды расстояние, равное высоте сетки (l):

$$t_1 = l / v_1. \quad (16)$$

Измерив скорость течения потока (v_2) в придонном слое воды, определим, на какое расстояние (L'') за время t' переместится животное вместе с потоком:

$$L'' = v_2 t'. \quad (17)$$

Так как ширина сетки равна l , тогда n_3 будет соответствовать миграционной активности организмов (M'') за время t на площади дна, равной $l \times L'' \text{ м}^2$, что легко затем пересчитать для площади дна, равной 1 м^2 .

Из уравнения 14 следует: чтобы найти L' , надо рассчитать N_d . Для этого введем предположение, что величина сноса от нижней сетки до верхней увеличивается постепенно, а высота сетки l . Тогда:

$$N_d' = (n_1 h / 2l) + (n_2 h / 2l) = h(n_1 + n_2) / 2l, \quad (18)$$

где N_d' - количество организмов, снесенных за время t через элементарную площадь живого сечения потока с шириной l и высотой, равной глубине (h).

Рассчитав по уравнению 14 дистанцию дрейфа организмов, из уравнения 4 определим среднее время нахождения их в толще воды:

$$T = L' / V, \quad (19)$$

где V - средняя по глубине скорость течения воды.

Поскольку сделанные допущения и предложения правомочны - применение предложенного метода вполне оправдано.

Определение дистанции дрейфа мертвого органического вещества сносится на различных участках русла рек нами предложено оценивать по дистанции сноса экзвивей куколок хирономид (L_e). Для этого с помощью дрейтовых сеток необходимо определять количество экзвивей куколок хирономид (N_e), снесенных за сутки через площадь сечения потока с шириной l и высотой, равной глубине, а с помощью имагоуловителей - количество имаго хирономид (N_e'), вылетевших за сутки с поверхности потока, площадью $l \times l \text{ м}^2$. В этом случае:

$$L_e = N_e / N_e'. \quad (20)$$

Понятно, что время сноса экзвивей легко оценить по средней скорости течения потока (V) на исследуемом участке реки. При использовании данного метода необходимо учитывать, что вылет хирономид в течение суток происходит неравномерно, поэтому для получения более точных данных отбор проб дрейфа экзвивей в периоды наиболее интенсивного вылета имаго следует проводить как можно чаще.

Жизнедеятельность любых организмов и их сообществ определяется потоком энергии (Одум, 1975). При этом направление и скорость внутриэкосистемных процессов во многом зависят от величины органического вещества, созданного автотрофными организмами или, как их еще называют, продуцентами. В водотоках первичное органическое вещество может быть синтезировано в основном либо за счет фотосинтетической активности растений (автохтонное органическое вещество), либо поступать с площади водосбора (аллохтонное органическое вещество). В дальнейшем в экосистеме происходит трансформация запасенной продуцентами энергии организмами последующих трофических уровней - консументами. Например, в бентических сообществах рек может насчитываться до 4-5 таких уровней (Patrick, 1972).

В наиболее общем виде биотический баланс биологических систем выражают простым равенством:

$$A - R = \pm P,$$

где A - новообразование органических веществ в водоеме; R - деструкция органических веществ, связанная с процессами метаболизма; знак $(\pm)$ указывает на то, что баланс органических веществ в водоеме может быть положительным или отрицательным (Алимов, 1989).

При положительном балансе органических веществ отношение A/R будет больше 1, и тогда говорят об автотрофном типе метаболизма сообщества; при отрицательном балансе отношение A/R - меньше 1, в этом случае метаболизм сообщества называют гетеротрофным.

Как правило, различают продукцию продуцентов (первичную продукцию) и продукцию консументов (вторичную продукцию). При оценке вторичной продукции обычно имеют дело с продукцией популяций гидробионтов и продукцией их сообществ (биоценозов). Способы расчета продукции популяций учитывают динамику размерно-возрастного состава животных, а также особенности их роста и развития, а продукции биоценозов - принадлежность популяций или их отдельных размерно-возрастных групп к определенным трофическим уровням (Общие основы..., 1979).

К настоящему времени издано много крупных пособий и монографий, в которых накоплен огромный материал по количеству и скорости продукции пресноводных гидробионтов в водоемах разного типа, выявлены основные закономерности продукционного процесса и подробно рассмотрены термины, методы и проблемы продукционной гидробиологии (Винберг, 1960; Методы..., 1968; Заика, 1972; Общие основы..., 1979; Тодераш, 1979; Алимов, 1981, 1989; Бульон, 1983а; Хмелева, Голубев, 1984; Иванова, 1985; Балущкина, 1987; и др.). Однако подавляющее большинство продукционных исследований было выполнено на озерах или водохранилищах, при этом исследованию логических систем внимания уделялось явно недостаточно. Например, до недавнего времени была известна только одна сравнительно крупная обзорная статья Т. Уотерса (Waters, 1977), в которой он обобщил имеющийся в литературе материал по продукции популяций речных организмов.

Тем не менее накопленная к началу 80-х годов нашего столетия информация позволила коллективу американских специалистов разработать и выдвинуть на обсуждение концепцию речного континуума (Vannote et al., 1980), в которой отмечено, что в реке по мере продвижения от истоков к устью происходят закономерные изменения метаболизма сообщества, биотического разнообразия и размера пищевых частиц. В частности, в данной концепции утверждается, что в верховьях рек, водосборы которых покрыты лесом, русло потока затенено, процессы фотосинтеза не развиты, поэтому речное сообщество в большей степени зависит от аллохтонного органического вещества и имеет гетеротрофный тип метаболизма. Видовое разнообразие здесь наиболее низкое, и среди консументов преобладают "механические разрушители" листового опада. По мере продвижения к метаритралу русло реки становится менее затененным и метаболизм сообщества изменяется на автотрофный. Одновременно происходит увеличение видового разнообразия гидробионтов. Среди водных животных высокое развитие получают собиратели, фильтраторы и хищники. При дальнейшем продвижении к потамали увеличиваются глубина потока и его мутность, что ослабляет процессы фотосинтеза. Сообщество вновь становится гетеротрофным, видовое разнообразие на большинстве трофических уровней снижается, а среди беспозвоночных животных наибольшее развитие получают фильтраторы.

В настоящем разделе работы на основе собственных и литературных данных рассмотрены основные особенности распределения организмов в реках Дальнего Востока России, проведена оценка метаболизма речных сообществ, а полученные результаты сопоставлены с основными положениями концепции речного континуума. Была также предпринята попытка экспериментально выявить основные закономерности роста и продукции у массовых видов речных донных беспозвоночных. Особое внимание было уделено изучению особенностей изменения зольности, калорийности и соотношения сухой и сырой массы тела в межличинном интервале у амфипод и некоторых массовых личинок насекомых, что позволило более точно подойти к оценке продукции их популяций.

Первичная продукция

На всех исследованных реках из-за значительных колебаний уровня воды высшая водная растительность не развита. При этом на равнинных участках рек Приморья и бассейна Нижнего Амура значительные глубины потока и небольшая прозрачность воды в сочетании с частым колебанием уровня не позволяют развиваться и сообществам водорослевых обрастаний грунта. Основное количество первичной продукции здесь создается за счет фотосинтетической активности фитопланктона. Особенно большого количественного развития планктонные водоросли достигают на Нижнем Амуре ниже впадения р. Уссури. В теплый период года здесь встречается до 180 видов водорослей, из которых около 90% составляют диатомовые и зеленые водоросли (Сиротский, 1991).

Степень развития отдельных видов или групп водорослей зависит как от гидрологического режима водотоков, так и от температуры воды. Так, в половодье и в период летне-осенних паводков в водной массе Амура преобладают диатомовые водоросли из рода *Aulacoseira*. Концентрация хлорофилла "а" в этот

период колеблется в пределах 1,5-6,0 мг/м³ и по продольному профилю реки распределяется относительно равномерно. В летнюю межень в планктоне наряду с диатомовыми водорослями большого количественного развития достигают сине-зеленые водоросли из рода *Aphanizomenon*, *Anabaena* и *Microcystus*. Концентрация хлорофилла "а" в этот период на различных участках Нижнего Амура изменяется от 8 до 20 и более мг/м³. Наиболее низкие концентрации хлорофилла "а" (до 10 мг/м³) наблюдаются выше г. Хабаровска, а также в приустьевых участках основных притоков Амура: в Зее - до 4,5 мг/м³, Буре - до 2 мг/м³, Сунгари - до 10 мг/м³, Анжее - 1,5-3,0, Аргуни - 1,7-4,5 мг/м³ (Сиротский, 1991).

В верховьях Амура и на всех предгорных участках рек концентрация хлорофилла "а" в воде обычно не превышает 3 мг/л. Максимальные концентрации хлорофилла "а" (более 20 мг/л) чаще всего отмечаются на участке Амура ниже г. Комсомольска-на-Амуре, в устье Уссури, а также в местах впадения в Амур проток, связывающих его с большими пойменными озерами, являющимися основными поставщиками фитопланктона. В этих водоемах концентрация хлорофилла "а" может варьировать от 8 до 260 мг/м³. При этом степень развития водорослей увеличивается по мере снижения уровня воды. В целом, в теплый период года концентрация хлорофилла "а" в планктоне Амура в значительной степени связана с расходом воды и на определенном участке реки представляет собой четко выраженную обратнопропорциональную зависимость (рис. 5).

В Амуре перед ледоставом концентрация хлорофилла "а" на участке ниже Хабаровска снижается до 4-8 мг/м³, а в период ледостава, после образо-

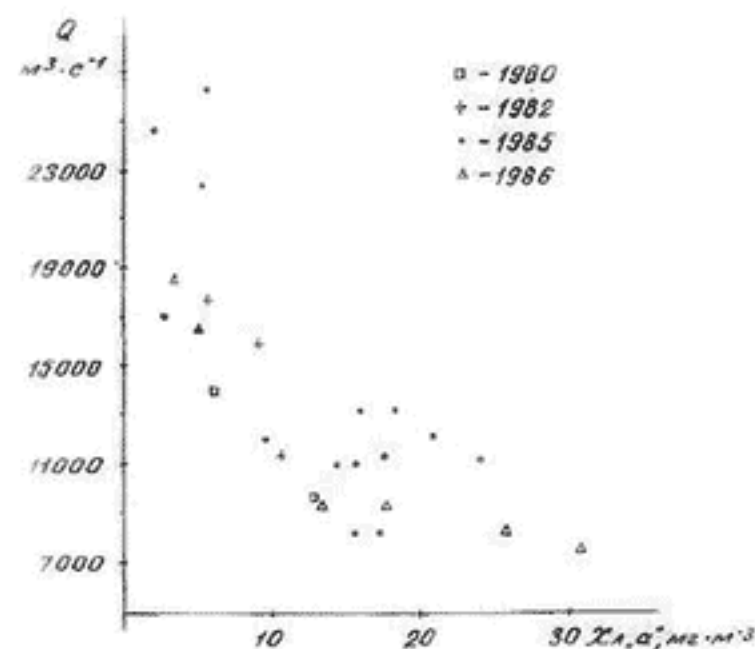


Рис. 5. Связь между концентрацией хлорофилла "а" и расходом воды (Q) в р. Амур на створе г. Комсомольска-на-Амуре (Сиротский, 1991)

Fig. 5. Concentration of the "a" chlorophyll related to the water discharge (Q) in the Amur river at the site of Komsomolsk-na-Amure (Sirotskiy, 1991)

вания снежного покрова, экранирующего свет, - до 0,3-1,5 мг/м³, в среднем - менее 1,0 мг/м³. Одновременно на нижней поверхности льда и в его нижних слоях начинается активное развитие криоэпифитона, водорослевый компонент которого представлен популяцией центрической диатомеи *Aulacosira islandica* (O. Mull.) Simonen (= *Melosira islandica* O. Muller) (Юрьев, Лебедев, 1988). Близ крупных городов отмечается также зеленая водоросль *Ankistodesmus* sp.

Исследованиями С.Е. Сиротского (1986, 1987) было установлено, что в русле Амура более 90% планктонных водорослей испытывают полное световое голодание, что автор объясняет большими глубинами реки (свыше 10 м) и низкой прозрачностью воды (0,1-0,8 м). В связи с этим в Амуре отмечаются сравнительно низкие показатели первичной продукции планктона (А), которые за теплый период года в зависимости от степени развития водорослей и условий освещенности изменяются от 0,06 до 0,3 гС/м² в сут. в период паводка и от 0,3 до 0,9 гС/м² в сут. в период летней межени. На отдельных участках Амура эта величина может в межень достигать 1,7 гС/м² в сут. В среднем за вегетационный сезон показатели первичной продукции на Нижнем Амуре составляют 40-50 гС/м².

По данным С.Е. Сиротского (1986, 1987, 1991) суточная величина деструкции органического вещества (R) в период паводка колеблется от 0,04 до 0,21 гС/м², а в период летней межени - от 0,03 до 1,0 гС/м². Соотношение валовой первичной продукции к деструкции органического вещества (A/R) под единицей водной поверхности в паводок обычно изменяется от 0,06 до 0,15, в период летней межени - от 0,2 до 0,6. При максимальном развитии фитопланктона отношение A/R может быть близким к 1 или превышать её. В это время в Амуре наблюдается пересыщение воды кислородом. В целом, за весь период открытой воды отношение A/R близко к 0,2.

В центральной и устьевой части пойменных озер показатели A и R обычно выше, чем в Амуре и в теплый период года изменяются, соответственно, от 0,12 до 2,31 гС/м² и от 0,12 до 2,0 гС/м² в сутки. Соотношение A/R в меженный период часто выше 1, однако в среднем за вегетационный сезон в разных озерах это отношение изменяется от 0,8 до 1,0, что в 4-5 раз выше, чем в Амуре (Сиротский, 1991).

В зимний период на равнинных участках Амура из-за низкой плотности водорослей в воде и плохих условий освещенности практически вся первичная продукция создается за счет водорослей, развивающихся на нижней поверхности льда. Величина A здесь в феврале-марте колеблется в среднем от 0,1 до 0,2 гС/м² в сутки, что вполне сопоставимо со средней величиной A, характерной для теплого периода года (Юрьев, 1992). Величина R зимой в среднем составляет около 0,68 гС/м² в сутки. Таким образом, среднее соотношение A/R для этого периода лежит в пределах 0,15-0,30.

В реках, имеющих горный или предгорный характер, планктон практически отсутствует. Здесь основную роль в образовании первичной продукции играют водорослевые обрастания камней, степень развития которых в основном зависит от гидрологических условий и характера освещенности водотока. Максимальная концентрация хлорофилла "а" в перифитоне наблюдается в период летней межени и на различных участках кренили и ритрали незагрязненных рек изменяется от 0,2 до 26 мг хл "а"/м² (таблица 1). В период весенне-летней межени в ритрали рек Приморья отмечается чрезвычайно высокое развитие нитчатых диатомовых и зеленых водорослей, биомасса которых к середине июня может достигать 1-7 г хл "а"/м² или 50-350 г/м² сухой массы водорослей (см. главу 5). Менее интенсивные обрастания субстрата нитчатыми водорослями могут также наблюдаться в осеннюю межень и в период ледостава в феврале-марте.

Таблица 1.

Количество хлорофилла "а" в перифитоне некоторых предгорных рек
Дальнего Востока

Место отбора проб	Дата	Шири- на ре- ки, м	Температура воды, град	Хл "а", мг/кв.м
р. Аян-Юрх, среднее течение	7.08.87	80-100	8,4	2,4
р. Аян-Юрх, верховья	7.08.87	10-12	7,2	0,3
р. Конгырах, 808-й км Колым- ской трассы	7.08.87	30	7,2	0,8
р. Индигирка, верховья (после па- водка)	8.08.87	30-40	7,0	0,9
р. Кубюме, 1152-й км трассы	9.08.87	80	10,8	1,8-6,0
р. Мундурччу	16.08.87	2,5	17,0	18,8
р. Амга у Якутского тракта	16.08.87	50	14,8	2,8-4,1
р. Якокит у Якутского тракта	17.08.87		10,4	11,9-25,7
приток р. Большой Нимыр	18.08.87	5	4,6	9,3
р. Большой Нимыр	18.08.87	70-80	10,1	25,8
р. Большой Дурай	18.08.87	20-30	9,6	13,7
р. Чульман у пос. Чульман	19.08.87	130-150	12,6	10,4
р. Иенгра у пос. Иенгра	19.08.87		11,2	7,8
р. Тимптон у моста	20.08.87	35	11,0	0,8
р. Гилюй в 40 км выше г. Тынды	21.08.87	50-60	15,0	0,2-0,7
р. Большой Уркан	23.08.87	60-70	12,5	8,9
р. Седанка (Пионерская) среднее течение	12.10.91	5-8	13,2	14,3
р. Седанка, верховья	12.10.91	1-2	12,8	1,9-2,8
притоки р. Седанка 1-го порядка, закрытые пологом деревьев	12.10.91	0,2-0,3	12,0-12,2	>0,3

Как видно из таблицы 1, наиболее низкие величины хлорофилла "а" (менее 0,3 мг/м²) характерны для водотоков 1-го порядка, водное зеркало которых закрыто плотным пологом деревьев. Основную роль в энергетике этих участков, очевидно, играет аллохтонное органическое вещество, поступающее с водосбора в виде листового опада. Наиболее наглядно значение аллохтонного и автохтонного органического вещества на различных участках русла можно проследить по его соотношению в речном сестоне. В частности, проведенное нами в конце летне-осенней межени 1991 г. обследование различных участков русла р. Седанки показало, что при размере частиц сестона до 1 мм доля сносимого аллохтонного органического вещества оказалась максимальной в крени, при этом мертвое органическое вещество организмов автохтонов здесь было представлено в основном не водорослями, а экзувиями водных беспозвоночных. По мере продвижения от истоков Седанки к зоне метаритрали все большее значение в сестоне потока приобретало автохтонное органическое вещество в виде отдельных групп клеток или обрывков нитей водорослей (таблица 2). Однако если учитывать снос макрочастиц органического вещества, то на всех участках русла доля аллохтонной органики в этот период оказалась близка к 100%, что было связано с осенним листопадом.

Таблица 2.

Соотношение аллохтонного и автохтонного органического вещества
в дневном сестоне р. Седанка 12 октября 1991 г.

Расстоя- ние от ис- тока, км	Шири- на ре- ки, м	Темпера- тура во- ды, град.	Доля аллохтон. орг.в-ва, % массы	Доля автохтон. орг.в-ва, % массы	Экзувии, % массы
0,03	0,1-0,2	11,5	85	0	15
8	1-2	12,2	60	30	10
9	1,5-2,0	12,8	65	15	20
10	2-3	13,8	50	35	15
16	4-5	13,2	40	50	10

Для сравнения отметим, что, например, в ритрали реки Кедровая в меженный период также отмечалось преобладание автохтонного органического вещества в сестоне, доля которого здесь, как правило, превышала 60%. Важно, что в период весенне-летней межени аллохтонное органическое вещество преобладало и в сносе макрочастиц. Однако в период паводков русло реки сравнительно быстро освобождалось от водорослевых обрастаний и в сносе крупных органических частиц (более 3 мм длиной) начинало преобладать аллохтонное органическое вещество (таблица 3).

Таблица 3.

Снос макрочастиц (более 3 мм длиной) аллохтонного и автохтонного органического вещества в р. Кедровая в июне 1986 г.

Дата	Уровень воды от условного 0, см	Снос аллохтонных частиц	Снос автохтонных частиц
		г.сух.массы за 1 час через 1 кв.м сечения потока	
05.06.	20	3	10
16.06.	36	28	87
17.06.	94	162800	0
18.06.	50	720	0
19.06.	32	205	0

Анализ литературных данных показывает, что для горных и предгорных рек Дальнего Востока свойствен отрицательный баланс органического вещества. Например, Ю.М.Лебедевым с соавторами (Лебедев, Веселкова, Жуков и др., 1978) был оценен баланс органического вещества для 9 станций предгорного участка р. Бурея, значения которого в летне-осенний период 1976 года изменялись от -0,79 до -1,66 мг O_2 /л в сут., при этом величина валового фотосинтеза перифитона в среднем за сутки колебалась в пределах 0,00-0,03 мг O_2 /л в час, а деструкция органического вещества - в пределах 0,04-0,08 мг O_2 /л в час. Таким образом, отношение A/R не превышало 0,45. В другой своей работе Ю.М.Лебедев (1979) приводит отношения A/R для некоторых рек бассейна озера Удиль, значения которых находились в пределах 0,14-0,8. Автор считает, что гетеротрофный тип метаболизма характерен для рек любого порядка, что связано с большей открытостью их экосистем по сравнению со стоячими водоемами (Лебедев, 1991). Лишь на отдельных участках рек наиболее высокого порядка, например, Нижнем Амуре, отношение A/R в определенные периоды может быть выше 1, т.к. аллохтонное органическое вещество, поступающее с водосбора, минерализуется в реках более низкого порядка. Отметим, что этот вывод подтверждается и в работах других авторов (Сиротский, Юрьев, 1985, 1989; Сиротский, 1986, 1987, 1991; Стрижова, Оглы, Горлачева и др., 1991; и др.).

Таким образом, для рек Дальнего Востока России характерно полное отсутствие макрофитов, а для горных и предгорных областей - фитопланктона. По имеющимся данным, содержание хлорофилла "а" в изученных реках колеблется от менее чем 0,2 до 26 мг/м² в области крени и ритрали и до 200 и более мг/м² в области потамали. Валовая первичная продукция дальневосточных рек изменяется от 0,00 (отсутствие фотосинтеза) до 1,7 гС/м² в сутки. В верховьях

рек, акватория которых закрыта пологом деревьев, основную роль в энергетике сообщества играет аллохтонное органическое вещество. Однако по мере удаления от истока все большее значение в биотическом балансе приобретают водорослевые обрастания камней. В области потамали автотрофные процессы в теплый период года осуществляются в основном фитопланктоном, а в период ледостава - сообществом криоперифитона. В целом, для дальневосточных рек отмечается отрицательный баланс органических веществ, в том числе и в области ритрали, что не соответствует положениям концепции речного континуума.

Распределение, численность и биомасса беспозвоночных животных в исследованных реках

В исследованных реках видовой состав, численность и биомасса беспозвоночных организмов изменялись с увеличением мощности потока. Наименьшее видовое разнообразие донных животных, как правило, наблюдалось в верховьях рек. Например, основу зообентоса р. Вторая Речка близ ее истока в период наших наблюдений составлял только один вид - *Gammarus koreanus* Ueno. Его средняя за год биомасса здесь достигала 40 г/м² и составляла 80% от всех остальных групп гидробионтов (рис. 6). В одном километре от истока биомасса бентоса в зависимости от сезона изменялась от 4 до 15 г/м². Здесь заметное развитие получали личинки амфибиотических насекомых, планарии и олигохеты, на долю которых в зависимости от сезона приходилось от 10 до 40% биомассы бентоса (рис. 7, 8). Среди личинок насекомых на этом участке русла наибольшего количественного развития достигали личинки поденок *Cinygmula* sp., ручейников *Neophylax ussuriensis* (Mart.) и *Glossosoma* (*Synatophora*) *altaicum* (Mart.). В небольшом количестве здесь также встречались личинки хирономид и веснянок.

В бассейне р. Кедровая наименьшее число видов донных организмов также отмечено в ее верховьях и ручьевых притоках. Например, по данным В.Я. Леванидова (1977) в устье одного из притоков р. Кедровая - ключе Горайском было обнаружено 43 вида гидробионтов, в 1 км выше устья - 34, в 2-х километрах - 12 и в 3-х километрах (близ истока ключа) - 5 видов беспозвоночных животных. Среднегодовая биомасса бентоса на разнородном грунте ключа в 1972-1973 гг. составила 20,5 ± 1,4 г/м², из которых более 60% приходилось на долю *G. koreanus*. Максимальное число видов (108) в р. Кедровой было отмечено на среднем течении в области метаритрали, при этом структура сообщества гидробионтов оказалась стабильной на протяжении 6 км (Леванидов, 1977). Среднегодовые численность и биомасса организмов здесь в 1972-1973 гг. составили соответственно 1,3 тыс. экз. (без учета ранней молоди гидробионтов) и 19,1 ± 1,2 г/м², большая доля которых пришлась на личинок амфибиотических насекомых. Из отдельных видов по биомассе здесь доминировали личинки ручейника *Stenopsyche marginata* Navas (28% биомассы), амфиподы *G. koreanus* (13,2%), личинки поденок *Ephemerella* (*Drunella*) *aculea* Allen (10,5%), *Cinygmula grandifolia* Tshern. (9%)

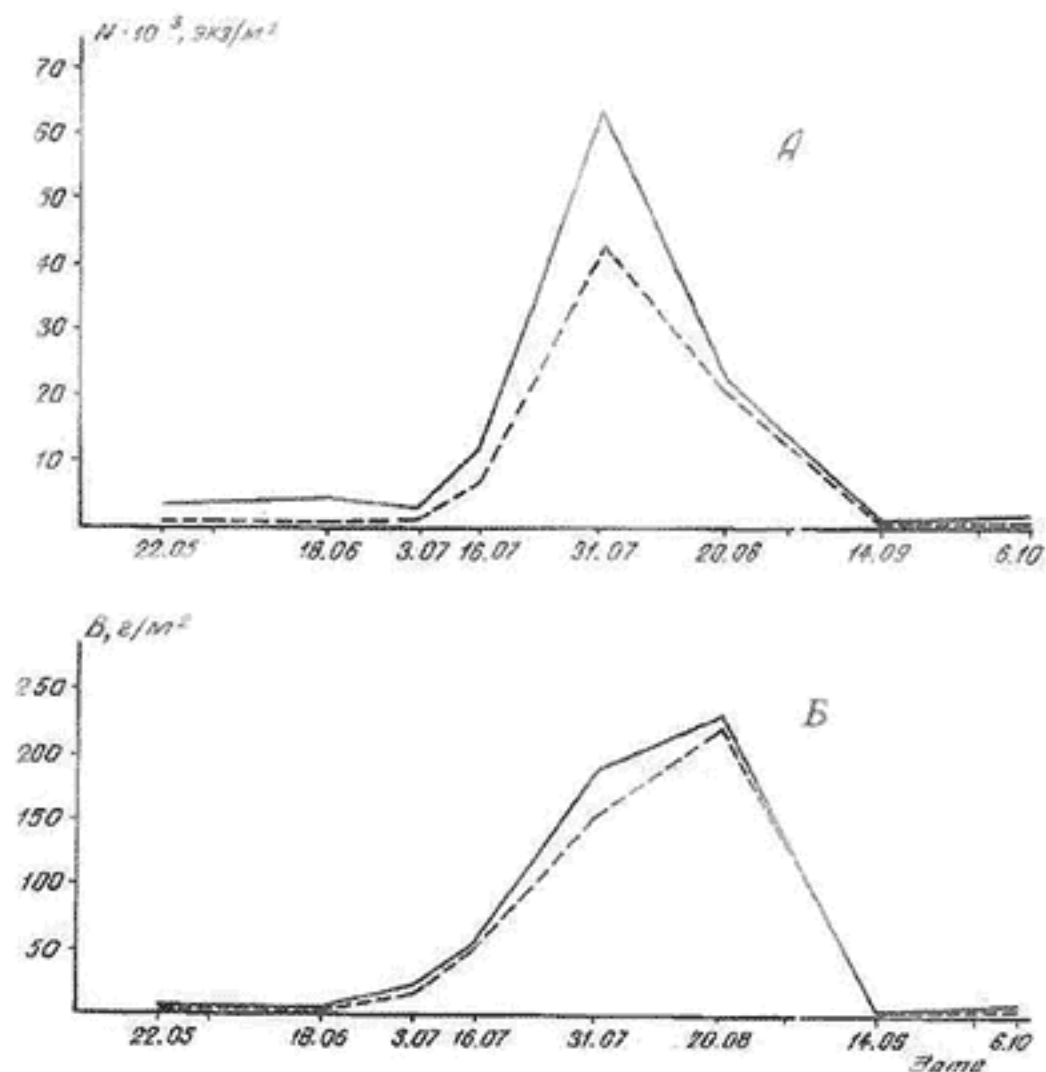


Рис. 6. Динамика численности (А) и биомассы (Б) зообентоса и амфипод в р. Вторая Речка близ истока в 1992 г.

— зообентос; - - - амфиподы

Fig. 6. Quantitative dynamics (A) and biomass (B) of zoobenthos and amphipods in the Vtoraya River at the headwaters in 1992

— зообентос; - - - амфиподы

и личинки веснянок *Kamimura luteicauda* (Klapalek) (9,5%) и *Stavsolus japonicus* (Okamoto) (5,7% биомассы). Следует отметить, что в нижней части метаритрали, в районе, примыкающем к глубокой, непересыхающей яме, заметное развитие получила популяция речного рака.

По материалам новой серии сборов, проведенных в р. Кедровая в 1979-1980 гг. сотрудниками лаборатории гидробиологии БПИ ДВНЦ АН СССР (ныне БПИ ДВО РАН), среднегодовая биомасса организмов на том же участке рит-

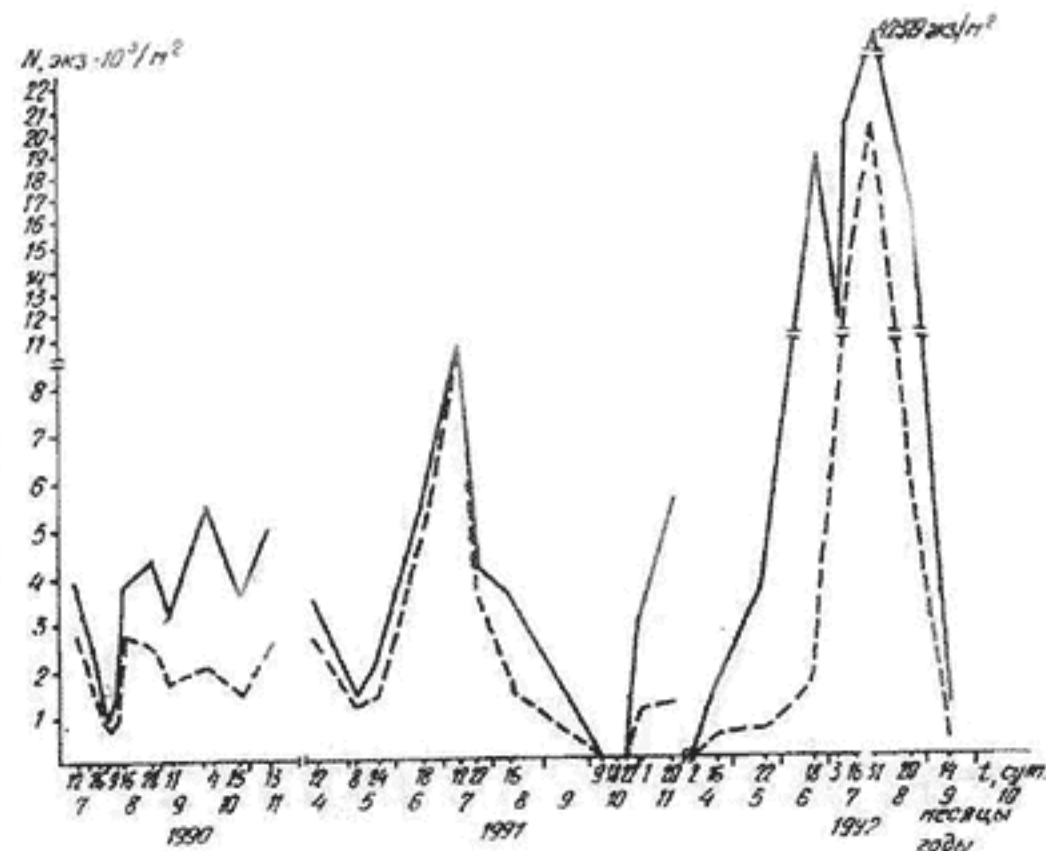


Рис. 7. Динамика численности зообентоса и амфипод в р. Вторая Речка в 1 км от истока

— зообентос; - - - амфиподы

Fig. 7. Quantitative dynamics of zoobenthos and amphipods in the Vtoraya River, 1 km from the headwaters

— зообентос; - - - амфиподы

рали оказалась выше и составила $34,3 \pm 6,2 \text{ г/м}^2$, что С.Л.Кочарина с соавторами объясняет более полным учетом ранней молодежи гидробионтов (Кочарина, Макаренко и др., 1988). Однако из опубликованных материалов видно, что столь высокая биомасса в 1980 г. определялась не молодью, а более высоким количественным развитием крупных личинок насекомых, главным образом, *St. parviflora*. Так, среднегодовая биомасса этого вида в 1972-1973 гг. составила $5,4 \text{ г/м}^2$, в то время как в 1979-1980 гг. эта величина возросла до $12,0 \text{ г/м}^2$ (Леванидов, 1977; Кочарина, Макаренко, Макаренко и др., 1988). Среднегодовая численность гидробионтов за период новой серии сборов составила $15,3 \text{ тыс.экз/м}^2$. Наиболее многочисленными оказались личинки поденок из родов *Drunella*, *Baetis* и *Cinygmula*, а также личинки хирономид *Diamesa tsutsui* Tok.

Важно отметить, что сезонная динамика биомассы бентоса р. Кедровой в оба периода наблюдений оказалась сходной. Ее максимум наблюдался в феврале - марте, что объясняется преобладанием в сообществе крупных личинок насекомых и их высокой концентрацией на грунте из-за низкой в этот период пло-

Численность и биомасса бентоса в р. Ухте (над чертой - экз/кв.м,
под чертой - г/кв.м)

Дата сбора	19-25.08.77 г.		20-22.08.78 г.		15.07.79 г.	18.09.79 г.	10.10.79 г.
Створ	в	н	в	н	н	н	н
Группы бентоса:							
Личинки							
<i>C. altaica</i>	$\frac{660}{1,38}$	$\frac{657}{2,03}$	$\frac{792}{1,97}$	$\frac{336}{1,31}$	$\frac{90}{0,50}$	$\frac{756}{3,55}$	$\frac{173}{0,29}$
<i>Am. montanus</i>	0	0	0	0	$\frac{324}{2,45}$	0	$\frac{42}{0,24}$
<i>Eph. aurivillii</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	$\frac{4212}{0,45}$	$\frac{567}{0,78}$	$\frac{158}{0,35}$
<i>Ps. fenestratum</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	$\frac{2106}{0,06}$	$\frac{4323}{0,65}$	$\frac{202}{0,13}$
других поденок	$\frac{367}{0,94}$	$\frac{131}{0,29}$	$\frac{216}{0,35}$	$\frac{515}{3,18}$	$\frac{54}{0,00}$	$\frac{108}{0,37}$	$\frac{43}{0,01}$
веснянок	$\frac{63}{0,09}$	$\frac{113}{0,18}$	$\frac{108}{0,07}$	$\frac{90}{0,09}$	$\frac{36}{0,00}$	$\frac{959}{0,19}$	$\frac{230}{0,30}$
ручейников	$\frac{427}{0,27}$	$\frac{543}{0,50}$	$\frac{144}{0,02}$	$\frac{403}{2,22}$	$\frac{234}{0,09}$	$\frac{1040}{0,86}$	$\frac{918}{1,13}$
хирономид	$\frac{6460}{0,22}$	$\frac{17125}{0,80}$	$\frac{450}{0,04}$	$\frac{1120}{0,23}$	$\frac{5112}{1,35}$	$\frac{1782}{0,11}$	$\frac{1440}{0,10}$
<i>G. lacustris</i>	$\frac{350}{1,78}$	$\frac{432}{3,09}$	$\frac{324}{1,21}$	$\frac{290}{1,81}$	$\frac{828}{13,82}$	$\frac{1998}{9,19}$	$\frac{1167}{22,79}$
Водные клещи	$\frac{394}{0,07}$	$\frac{69}{0,01}$	0	0	$\frac{504}{0,12}$	$\frac{351}{0,05}$	$\frac{100}{0,02}$
Другие организмы	$\frac{18}{0,10}$	$\frac{64}{0,08}$	$\frac{90}{0,03}$	$\frac{176}{0,05}$	$\frac{54}{0,09}$	$\frac{13}{0,12}$	$\frac{84}{1,35}$
ИТОГО:	$\frac{8740}{4,85}$	$\frac{19130}{7,04}$	$\frac{2120}{3,69}$	$\frac{2930}{8,86}$	$\frac{13550}{18,93}$	$\frac{8010}{15,87}$	$\frac{4560}{26,71}$

Примечание: в - верхний створ; н - нижний створ; ед. - единично

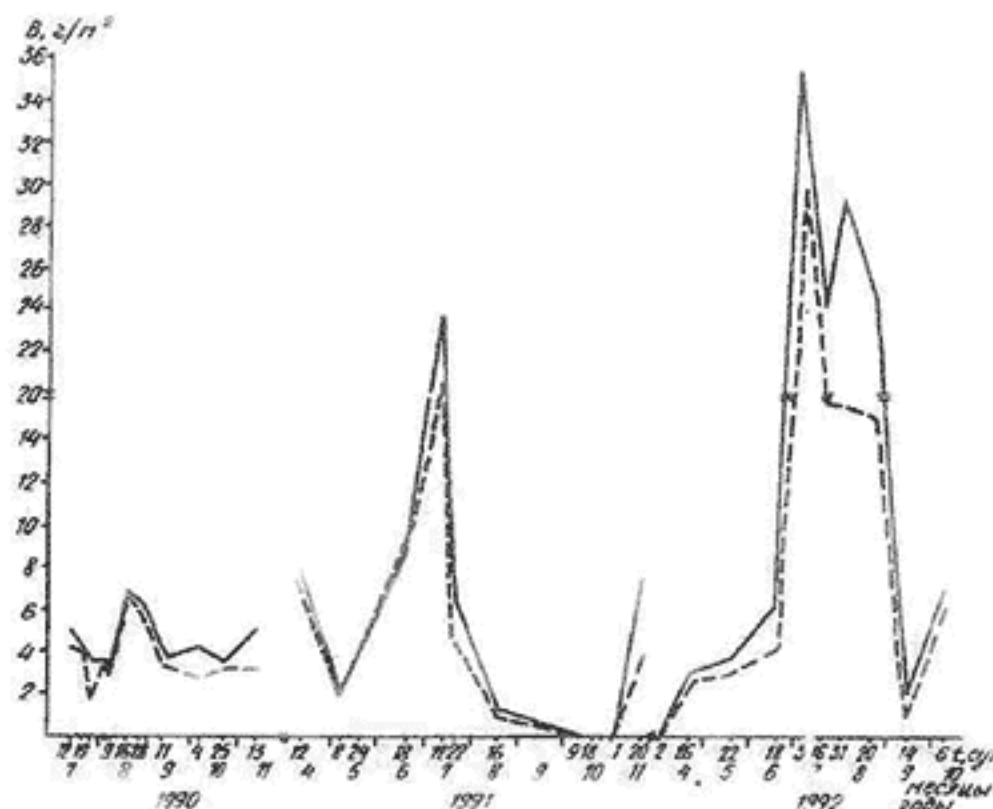


Рис. 8. Динамика биомассы зообентоса и амфипод в р. Вторая Речка в 1 км от истока

— зообентос; --- амфиподы

Fig. 8. Quantitative dynamics of zoobenthos and amphipods in the Vtoraya River, 1 km from the headwaters

"—" - zoobenthos; "----" - amphipods

щади дна водотока, а минимум - в августе, что связано с завершением массового вылета имаго насекомых, а также дрейфом и расселением по дну других беспозвоночных в результате обычного для этого времени повышения уровня воды.

В р. Ухте (бассейн Нижнего Амура) наши исследования проводились в области эпитритали. Как видно из таблицы 4 численность и биомасса бентоса в период наблюдений 1977-1979 гг. изменялись соответственно от 2,1 до 19 тыс. экз/м² и от 3,7 до 26,7 г/м². Среди донных беспозвоночных здесь доминировали *Gammarus lacustris* Sars., личинки поденок *Cinygmula altaica* Tshern., *Ameletus montanus* Iman., *Pseudocloeon fenestratum* Kazl., *Ephemerella aurivillii* Bengtss. и личинки хирономид *Corynoneura celeripes* Winn., *C. scutellata* Winn., *Tanytarsus* sp., *Orthocladius saxicola* Kieff., *Orth. saxosus* Tokunaga, *Cricotopus* sp. и др. В небольших количествах встречались различные виды личинок веснянок, ручейников; единично - водяные клещи, олигохеты, нематоды, личинки мух и вислокрылок.

В р. Пильде обследованием были охвачены области метаритрали (1-5-я станции) и гипоритрали (6-я станция). При этом среди всех обследованных нами предгорных рек в верховьях Пильды (1-я станция) в начале июля 1978 года была отмечена наиболее высокая биомасса бентоса, которая при численности животных в 12 тыс. экз/м² составила более 90 г/м². Около 50% этой биомассы приходилось на долю куколок и готовящихся к окукливанию личинок *N. ussuriensis* и 30% - на долю *G. lacustris* (таблица 5). На 2-й, 3-й, 4-й и 5-й станциях численность донных животных изменялась в пределах 8-36 тыс. экз/м², а биомасса - 12-62 г/м². На второй станции в сообществе донных организмов доминировали *N. ussuriensis*, на долю которых пришлось 7% численности и 65% биомассы бентоса, а на 3-й, 4-й и 5-й - *G. lacustris*. Среди других видов беспозвоночных на этих станциях заметного количественного развития также достигали личинки хирономид *Orthocladius* sp., *Cricotopus* sp., *Lauterbornia* sp., *Constempelina* sp. и личинки *Eph. aurivillii*, *Ps. fenestratum*, *C. altaica*, *Suwallia* sp., *Arcynopteryx* sp., *Gl. altaicum* и *Anisogamodes* sp. (см. табл. 5). На 6-й станции, расположенной в среднем течении реки в зоне гипоритрали, численность и биомасса бентоса оставались сравнительно высокими (11 тыс. и 23 г/м²), однако среди донных организмов произошли заметные структурные изменения. В частности, здесь резко снизилось значение личинок ручейников (до 3% численности и 0,8% биомассы), а в сообществе личинок поденок вместо *C. altaica* и *Ps. fenestratum* стали преобладать *B. bioculatus* (16% численности и 6% биомассы) и *Cinygmula* sp. (3,5 и 6%). Как и в верхнем течении, на 6-й станции значительной оказалась роль *G. lacustris* (30% численности и 83% биомассы) и *Eph. aurivillii* (15 и 2%).

Таблица 5

Численность и биомасса бентоса в р. Пильде (над чертой - экз/кв.м, под чертой - г/кв.м)

Дата сбора	2.07	5.07	6.07	8.07	8.07	9.07	16.07
N станции	1	2	3	4	4	5	6
Расстояние от начала реки, км	8	18	25	26	26	29	72
Скорость течения, м/сек	0,2-0,3	0,2-0,6	0,3-0,4	1,4-1,5	1,1-1,3	0,3-0,4	0,3-0,4
Группы бентоса:							
Личинки							
<i>C. altaica</i>	$\frac{332}{0,03}$	$\frac{910}{0,47}$	$\frac{266}{0,04}$	$\frac{140}{0,08}$	$\frac{800}{1,46}$	$\frac{1377}{0,81}$	0
<i>Cinygmula</i> sp.	0	0	0	0	0	0	$\frac{368}{1,32}$
<i>B. bioculatus</i>	ед.	ед.	$\frac{66}{0,02}$	0	0	0	$\frac{1752}{0,72}$

Дата сбора	2.07	5.07	6.07	8.07	8.07	9.07	16.07
N станции	1	2	3	4	4	5	6
Расстояние от начала реки, км	8	18	25	26	26	29	72
Скорость течения, м/сек	0,2-0,3	0,2-0,6	0,3-0,4	1,4-1,5	1,1-1,3	0,3-0,4	0,3-0,4
<i>Ps. fenestratum</i>	$\frac{16}{0,01}$	$\frac{1558}{0,92}$	$\frac{1625}{1,05}$	ед.	$\frac{4400}{3,02}$	$\frac{2727}{3,32}$	$\frac{15}{0,00}$
<i>Eph. aurivillii</i>	$\frac{215}{1,77}$	$\frac{1156}{1,03}$	$\frac{1755}{0,47}$	$\frac{1612}{1,16}$	$\frac{4840}{1,78}$	$\frac{2052}{0,54}$	$\frac{1721}{0,50}$
других поденок	ед.	$\frac{192}{0,78}$	$\frac{65}{0,66}$	$\frac{100}{0,01}$	$\frac{1000}{5,46}$	$\frac{761}{6,87}$	$\frac{217}{0,06}$
веснянок	$\frac{149}{0,29}$	$\frac{385}{0,19}$	$\frac{91}{0,04}$	$\frac{90}{0,01}$	$\frac{720}{0,10}$	$\frac{648}{1,81}$	$\frac{326}{0,17}$
<i>N. ussuriensis</i>	$\frac{2125}{55,3}$	$\frac{1208}{41,0}$	ед.	$\frac{25}{1,37}$	0	ед.	0
<i>M. altaica</i>	$\frac{48}{0,01}$	$\frac{473}{0,20}$	$\frac{79}{0,04}$	$\frac{115}{0,22}$	$\frac{320}{0,29}$	$\frac{486}{0,52}$	0
<i>Anisogamodes</i> sp.	$\frac{299}{1,17}$	$\frac{88}{0,49}$	$\frac{432}{3,85}$	$\frac{640}{4,30}$	$\frac{120}{0,82}$	ед.	0
других ручейников	$\frac{117}{1,30}$	$\frac{122}{4,13}$	$\frac{94}{0,32}$	$\frac{166}{0,68}$	$\frac{160}{4,34}$	$\frac{135}{2,29}$	$\frac{325}{0,18}$
хирономид	$\frac{531}{0,09}$	$\frac{6055}{0,59}$	$\frac{6510}{1,60}$	$\frac{4224}{0,75}$	$\frac{21200}{3,70}$	$\frac{6615}{2,04}$	$\frac{2403}{0,21}$
блефароцерид	$\frac{33}{0,29}$	ед.	$\frac{13}{0,12}$	0	0	$\frac{621}{6,49}$	$\frac{47}{0,49}$
мошек	ед.	$\frac{158}{0,24}$	$\frac{26}{0,00}$	0	$\frac{1160}{0,34}$	$\frac{2241}{1,73}$	0
<i>G. lacustris</i>	$\frac{7636}{30,53}$	$\frac{4340}{12,50}$	$\frac{4113}{32,30}$	$\frac{512}{3,11}$	$\frac{400}{1,29}$	$\frac{108}{0,93}$	$\frac{3534}{18,70}$
Водные клещи	$\frac{33}{0,01}$	$\frac{70}{0,04}$	$\frac{52}{0,02}$	$\frac{166}{0,06}$	$\frac{440}{0,12}$	$\frac{108}{0,01}$	$\frac{465}{0,09}$
Олигохеты	$\frac{398}{0,06}$	$\frac{17}{0,00}$	$\frac{406}{0,16}$	$\frac{179}{0,11}$	$\frac{40}{0,00}$	ед.	$\frac{62}{0,00}$
Другие организмы	ед.	$\frac{35}{0,01}$	$\frac{26}{0,82}$	$\frac{25}{0,00}$	$\frac{40}{0,00}$	0	$\frac{46}{0,16}$
ИТОГО:	$\frac{11920}{90,9}$	$\frac{16770}{62,7}$	$\frac{15640}{41,7}$	$\frac{7970}{11,9}$	$\frac{35640}{22,7}$	$\frac{17880}{26,4}$	$\frac{11300}{22,6}$

В зоне метаритрали р. Бомнак (бассейн р. Зеи) наиболее массовыми видами, местообитание которых было приурочено к плесам, перекатам и небольшим заливам, были личинки хирономид *Cr. gr. biformis*, *Cr. gr. algarum*; ручейников *Oligoplectrodes potanini* Mart., веснянок *Suwallia teleekoensis* Samal., *Skwala brewis* (Koronen) и поденок. Численность организмов без учета обитателей песчаного наполнителя в августе-сентябре на перекатах оказалась значительно меньше, а биомасса выше, чем на плесах (рис. 9). Такая разница обусловлена, главным образом, развитием на перекатах крупных личинок мошек *Gnus subvariegatum* Rubz. et Dor., *Gn. choldkovskii* Rubz., *Simulium* (?) *vulgare* Rubz. и ручейников *Gl. altaicum*. После прохождения паводковых вод и вылета в середине сентября имаго мошек биомасса гидробионтов на перекатах, по сравнению с таковой на плесах, стала ниже. Как видно из рис. 9 наибольшие численность и биомасса донных животных отмечены для небольшого залива, где течение практически отсутствовало. Разница численности и биомассы животных, по сравнению с руслом, создавалась за счет развития здесь личинок хирономид *Procladius* sp., *Chironomus* sp., *Cr. gr. biformis*; ручейников *Hydatophylax nigrovittatus* McL., веснянок *Carpnia* sp., поденок, а также моллюсков *Anisus baicalicus* (B. Dyb.).

В период стабильного гидрологического режима, наблюдавшегося в начале августа, на плесах и в заливе р. Бомнак оказалась значительная роль обитателей песчаного наполнителя. На плесе их биомасса ($1,6 \text{ г/м}^2$) была только в 1,5 раза ниже, а численность (29 тыс.экз/м^2) в 1,5 раза выше, чем у животных, обитающих на камнях. Таким образом, общая численность организмов на плесе в начале августа составляла около 50 тыс.экз/м^2 , а биомасса - 4 г/м^2 . В заливе обитатели песчаного наполнителя оказались ведущей группой. Их численность в начале августа была в 1,2 раза, а биомасса в 3 раза выше, чем у организмов, обитающих на поверхности камней. При этом на долю личинок хирономид приходилось 65% численности и 73% биомассы всех животных бентоса, остальное составляли олигохеты. На перекатах наоборот, роль обитателей песчаного наполнителя невелика. Как правило, здесь обитали мелкие формы личинок хирономид и олигохеты. Их доля в общей биомассе бентоса не превышала 2%, что, вероятно, связано с незначительной мощностью песчаного наполнителя и его большей подвижностью в условиях быстрого течения.

В зоне метаритрали р. Арга (левый приток р. Зеи) при стабильном уровне воды численность обитателей камней на плесе во второй половине июня 1975 г. составляла более 9 тыс.экз/м^2 , биомасса - $1,43 \text{ г/м}^2$, из которых на долю личинок хирономид пришлось 76% численности и 55% биомассы. Личинки поденок составили 4% численности и 27% биомассы всех животных. К концу июля в основном за счет роста личинок поденок биомасса бентоса увеличилась в 5 раз, при уменьшении численности организмов более чем в 2 раза. В 2 раза уменьшилась и плотность личинок хирономид. Уменьшение численности этих личинок про-

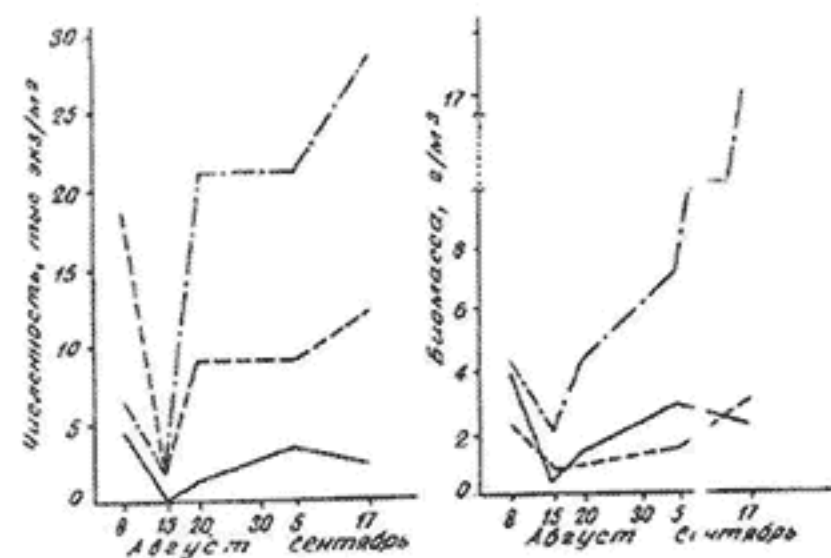


Рис. 9. Динамика численности и биомассы зообентоса на каменистом грунте р. Бомнак (без учета обитателей песчаного наполнителя)

— — — — — перекал; - - - - - плес; - · - · - · - залив

Fig. 9. Quantitative dynamics and biomass of zoobenthos on the stony bottom of the Bomnak River (the inhabitants of the sandy filler are not considered)

"— — — — —" - shallow; "- - - - -" - reach; "- · - · - ·" - bay

изошло, вероятно, благодаря частичному вылету их имаго, т. к. в конце июня наблюдалось массовое окукливание отдельных видов.

Во второй половине июля в р. Арга численность обитателей песчаного наполнителя составляла 6 тыс.экз/м^2 , биомасса - $2,2 \text{ г/м}^2$, из которых около 70% численности и 90% биомассы приходилось на долю олигохет, остальное количество составляли личинки хирономид. Таким образом, общая численность донных организмов в Арге достигала в конце июля 10 тыс.экз/м^2 , биомасса - 9 г/м^2 . Это наибольшие показатели развития бентоса, отмеченные в бассейне верховьев р. Зеи.

В зоне гипоритрали наиболее крупных левобережных притоков Амура р. Зеи и р. Буреи численность и биомасса бентоса оказались сравнительно невысокими и в значительной степени определялись скоростью течения. Так, на медленном течении р. Зеи общая численность и биомасса беспозвоночных в 1975 г. были примерно в 1,5-7,5 раз выше, чем на быстром и составили соответственно $2,5-10,5 \text{ тыс.экз.}$ и $1,2-4,5 \text{ г/м}^2$ (таблица 6). Среди донных животных здесь наиболее многочисленными оказались: *Arctopsyche ladogensis* Kol., *Mystacides* sp., *Limnophilidae* gen. sp. juv., *Diura* sp., *Cryptochironomus* gr. *defectus* Kieff., *Cladotanytarsus* gr. *mancus* v. d. Wulp., *Tanytarsus* gr. *gregarius* Kieff., *Cricotopus* gr. *algarum* Kieff., *Cr. biformis* Edw., *Nais behningi* Mich., *Enchytraeidae* gen. sp. juv., *Anisus centrifugus* West., *Lymnaea kamtschatica* Midd., *Valvata amurensis* Moskv.,

Musculium crepleni (Dunker), *Euglesa* sp., различные виды *Ephemeroptera*. На глубоководных участках русла были отмечены поселения жемчужницы *Dahurinaia dahurica* (Middendorff) и перловиц из родов *Nodularia* и *Middendorffinaia*. На участках с большими скоростями течения обычно поселялись молодь *Simuliidae*, личинки *Ephemeroptera*, *Limnophilidae* gen. sp. juv., *Phasganophora brevipensis* (Navas), в небольших количествах - *Cr. gr. algarum*, *Cr. gr. biformis*. Более слабое развитие сообщества донных беспозвоночных в условиях быстрого течения р. Зеи мы объясняем частым прохождением больших паводков, в период которых грунты на перекатах под воздействием мощного потока воды часто приходили в движение.

Таблица 6

Численность и биомасса бентоса в р. Зее

Дата сбора	8.06		20.06		2.07		15.07	3.08
Придонная скорость течения, м/с	0,1-0,2	0,6	0,1-0,2	0,5	0,1-0,2	0,6	0,6	0,5
Численность экз/кв.м	2460	1330	3940	1950	10480	1400	1070	1680
Биомасса, г/кв.м	1,3	0,9	4,5	1,1	1,2	0,5	0,7	0,9

В прибрежной зоне гипоритрали р. Буреи численность и биомасса бентоса в период наблюдений 1976 г. находилась в пределах 2-5 тыс. экз. и 0,8-1,2 г/м². (таблица 7). Наиболее многочисленными среди бентосных организмов оказались личинки поденок *Heptagenia soldatovi* Tshern., численность и биомасса которых, например, в начале сентября 1976 г. составляла соответственно 5 и 65% всех животных, и *Cerhiidae* gen sp. juv., на долю которых в этот период приходилось соответственно 26 и 8% численности и биомассы зообентоса. Заметную роль в донном сообществе играли также личинки *Heptagenia* sp., *Ps. fenestratum*, *Eph. aurivillii*, *B. bioculatus*, *B. sibiricus*, *Diura* sp., *Phasganophora* sp., *Skwala* sp. и др. На глубоководных участках русла отмечены крупные поселения жемчужницы *D. dahurica*. Наиболее интересной находкой в р. Бурее оказались олигохеты *Enchytraeidae* gen. sp. juv., обладающие способностью к внеклеточной люминесценции (Богатов, Жуков, Лебедев, 1980). Отметим, что среди кольчатых червей свечение ранее наблюдали у наземных олигохет и морских полихет (Браун, 1978). У пресноводных олигохет способность к свечению до настоящего времени была неизвестна.

Таблица 7

Численность и биомасса бентоса в р. Бурее (над чертой - экз/кв.м, под чертой - г/кв. м)

Дата сбора	18.07.76	1.09.76
Скорость течения, м/сек	0,5-0,6	0,2-0,3
Глубина, м	0,7	0,3
Группы бентоса:		
личинки поденок	$\frac{610}{0,78}$	$\frac{360}{0,78}$
веснянок	$\frac{450}{0,03}$	$\frac{1330}{0,29}$
хинономид	$\frac{540}{0,02}$	$\frac{3050}{0,11}$
водные клещи	$\frac{90}{0,00}$	$\frac{120}{0,01}$
олигохеты	$\frac{10}{0,00}$	$\frac{100}{0,00}$
другие организмы	$\frac{10}{0,00}$	$\frac{20}{0,00}$
ИТОГО:	$\frac{1710}{0,83}$	$\frac{4980}{1,19}$

Проведенные нами в конце сентября 1989 г. одноразовые сборы бентоса на однотипных участках русла в зонах мета- и гипоритрали р. Партизанской и Б. Уссурки показали, что сообщества донных животных здесь наиболее развиты в метаритрали. Например, в метаритрали р. Партизанской их численность и биомасса более, чем на порядок была выше, чем в гипоритрали и составила соответственно 17 тыс. экз. и 39 г/м² (таблица 8). Около 57% этой биомассы приходилось на долю личинок ручейника *St. marmorata*. Высокой плотности поселения здесь также достигали личинки поденок из семейства *Heptageniidae* (23% численности и 4% биомассы), личинки веснянок (7% численности и 1,3% биомассы) и личинки лимонид (4% численности и 10% биомассы). В области гипоритрали численность бентосных организмов находилась в пределах 3,5-4,5 тыс. экз/м², а биомасса - 3 г/м². На верхнем участке гипоритрали доминировали личинки поденок (53% численности и 43% биомассы), веснянок (11% чис-

ленности и 38% биомассы) и ручейников (30% численности и 17% биомассы), а на нижнем - личинки поденок (59% численности и 18% биомассы) и олигохеты (24% численности и 52% биомассы).

Таблица 8

Численность и биомасса бентоса в р. Партизанской (над чертой - тыс.экз/кв.м, под чертой - г/кв. м)

Зона реки	метаритраль	гипоритраль	
Место сбора, км от истока	45	85	110
Группы бентоса:			
лич. поденок	$\frac{8,70}{3,06}$	$\frac{2,48}{1,33}$	$\frac{2,11}{0,58}$
веснянок	$\frac{1,24}{0,51}$	$\frac{0,53}{1,19}$	$\frac{0,06}{0,23}$
ручейников	$\frac{4,35}{30,9}$	$\frac{1,43}{0,52}$	$\frac{0,21}{0,64}$
лимониид	$\frac{0,70}{3,98}$	ед.	0
хинономид	$\frac{1,34}{0,30}$	$\frac{0,18}{0,02}$	$\frac{0,30}{0,03}$
амфиподы	$\frac{0,03}{0,18}$	0	0
водные клещи	$\frac{0,38}{0,02}$	$\frac{0,05}{0,00}$	ед.
олигохеты	$\frac{0,34}{0,06}$	$\frac{0,05}{0,02}$	$\frac{0,86}{1,64}$
др.организмы	$\frac{0,18}{0,11}$	$\frac{0,04}{0,01}$	$\frac{0,01}{0,01}$
ИТОГО:	$\frac{17,26}{39,1}$	$\frac{4,76}{3,09}$	$\frac{3,55}{3,13}$

В р. Б.Уссура численность и биомасса водных беспозвоночных также оказались значительно выше в зоне метаритрали, и составили соответственно 35,5 тыс. экз. и 19,7 г/м² (таблица 9). Значительная доля биомассы здесь приходилась на личинок ручейников, главным образом *St. marmorata* (35%), и личинок поденок семейства *Heptageniidae* (18%). В зоне гипоритрали по численности и био-

массе заметно преобладали личинки поденок (до 40-50% численности и 40-60% биомассы), более половины из которых приходилось на *Ephemera orientalis* (семейство *Ephemereillidae*). Полностью из состава сообщества в гипоритрали исчезали амфиподы, резко, до десятых долей процента, снижалась доля личинок ручейников. На отдельных глубоководных участках русла были отмечены крупные поселения жемчужницы *D. dahurica*, практически повсеместно встречались единичные крупные личинки веснянок *Allonarcys sachalina* и *Kamimura exilis*, а также брюхоногие моллюски из рода *Juga*. На некоторых плесовых участках численность брюхоногих моллюсков могла возрастать до нескольких десятков особей на 1 м², а биомасса - до 30-100 г/м². В отдельных заиленных затонах в массе отмечались двусторчатые моллюски из родов *Anemina* и *Sinanodonta*.

Таблица 9

Численность и биомасса бентоса в р. Б.Уссура (над чертой - тыс.экз/кв.м, под чертой - г/кв. м)

Зона реки	метаритраль	гипоритраль			
Место сбора, км от истока	95	220	265	280	285
Группы бентоса:					
лич. поденок	$\frac{8,57}{4,73}$	$\frac{7,46}{4,66}$	$\frac{3,54}{2,74}$	$\frac{0,88}{4,92}$	$\frac{3,48}{2,87}$
веснянок	$\frac{1,30}{0,94}$	$\frac{1,66}{4,53}$	$\frac{0,22}{0,16}$	$\frac{0,14}{0,11}$	$\frac{1,46}{1,15}$
ручейников	$\frac{2,80}{7,34}$	$\frac{0,03}{0,01}$	$\frac{0,01}{0,00}$	$\frac{0,02}{0,01}$	$\frac{0,02}{0,00}$
хинономид	$\frac{20,6}{3,78}$	$\frac{3,97}{0,70}$	$\frac{2,80}{0,42}$	$\frac{7,86}{1,91}$	$\frac{0,65}{0,11}$
амфиподы	$\frac{0,51}{2,11}$	0	0	0	0
водные клещи	$\frac{0,72}{0,18}$	$\frac{0,26}{0,02}$	ед.	$\frac{0,04}{0,03}$	$\frac{0,54}{0,06}$
олигохеты	$\frac{0,43}{0,60}$	$\frac{0,20}{0,19}$	$\frac{0,10}{0,08}$	$\frac{0,03}{0,01}$	$\frac{0,18}{0,06}$
др.организмы	$\frac{0,61}{0,06}$	$\frac{0,48}{2,07}$	$\frac{1,02}{0,84}$	$\frac{0,13}{1,83}$	$\frac{0,89}{0,33}$
ИТОГО:	$\frac{35,5}{19,7}$	$\frac{14,1}{12,2}$	$\frac{7,69}{5,24}$	$\frac{9,10}{8,82}$	$\frac{7,22}{4,58}$

На равнинных участках дальневосточных рек в области потамали сообщества беспозвоночных животных были представлены организмами планктона и бентоса. Среди планктонных беспозвоночных здесь наиболее распространены Cladocera, Rotatoria и Copepoda. Например, в Амуре эти рачки в заметном количестве появлялись ниже впадения р. Сунгари и наибольшего развития достигали в пределах Нижнего Амура. Обычно, максимальные численность и биомасса зоопланктона здесь наблюдались в летнюю межень и в русле и рукавах реки достигали по данным В.В.Сафонова (1979), соответственно, 250-400 тыс. экз. и 2-2,5 г/м³. В этот период в составе зоопланктона насчитывалось более 40 видов рачков. В паводок численность и биомасса планктонных организмов были заметно ниже и составляли соответственно 1-3 тыс. экз. и 0,01 г/м³. Зимой зоопланктон Амура крайне обеднен и представлен 2-3 видами, численность и биомасса которых в русле реки не превышала 0,15-0,6 тыс. экз. и 0,002-0,004 г/м³, в протоках - 0,75-1,6 тыс. экз. и 0,003-0,024 г/м³ (Сафонов, 1979).

Среди бентосных форм ведущее значение на отдельных участках нижнего течения рек имели крупные двустворчатые и брюхоногие моллюски, а также личинки некоторых насекомых. Например, в потамали крупнейшей в южном Приморье реки Раздольной высокого количественного развития достигали Nodularia vladivostokensis Moskv., Sinanodonta fukudai Mod., Buldowskia sujfunensis (Shadin); а в потамали р. Уссури и Нижнего Амура - N. abbreviata (West.), S. amurensis Moskv., Juga amurensis (Gersif.), Amuropaludina praerosa (Gersif.) и др. (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). На отдельных участках русла их биомасса могла превышать 10 кг/м². В эстуарных частях рек Приморья и Амурском лимане, как правило, доминировали солоноватоводные моллюски Corbicula japonica Prime. (Затравкин, Богатов, 1987).

Количественный состав бентосных животных потамали в сильной степени зависел от типа грунта и гидрологического режима реки. Наиболее высокой плотности поселения донные беспозвоночные достигали на заиленных грунтах равнинных участков рек в межень. Здесь их численность, без учета крупных моллюсков, могла изменяться от 2 до 30 тыс. экз/м², биомасса - от 1,5 до 40 г/м². Наиболее низкие показатели численности и биомассы донных животных в этот период отмечались на плотных песках и составляли соответственно 50-100 экз/м² и 0,002-0,1 г/м². (Богатов, Богатова 1986; Богатов, Рензин, 1987). Среди беспозвоночных здесь преобладали личинки хирономид, поденок, ручейников и стрекоз, а также олигохеты и нематоды.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что характер распределения беспозвоночных животных в реках Дальнего Востока России в наиболее общих чертах оказался сопоставимым с концепцией речного континуума. Важно, что к такому же выводу пришли и ряд авторов, работы которых были специально посвящены изучению продольного распределения зообентоса в ряде рек Приморского края (Леванидова, 1986; Вшивкова, 1988; Леванидова, Лукьянченко, Тесленко и др., 1989). Как следует из полученных материалов минимальное видовое разнообразие в дальневосточных реках, как правило, отмечалось в их верховьях в зоне кренали. Наиболее массовой группой животных здесь оказались амфиподы - основные разрушители листового опада. Их доля от общей численности и биомассы всего бентоса могла достигать 80-90%. На отдельных участках ручьев большого количественного развития получали личин-

ки поденок из родов Heptagenia и Cinigmula, ручейников Neophylax ussuriensis и планарии.

По мере продвижения вниз по течению в сообществе донных беспозвоночных происходило увеличение видового разнообразия, заметно возрастала суммарная численность и биомасса бентосных организмов. В частности, здесь преобладали личинки амфиботических насекомых, главным образом, личинки сетеплетущих ручейников и поденки. На непересыхающих летом и непромерзающих зимой участках ритрали высокой численности могли достигать речные раки, а в бассейне Амура - жемчужницы D. dahurica. Максимальных численности и биомассы бентосные организмы достигали, как правило, в зонах эпи- и метаритрали. Здесь зафиксировано и наибольшее видовое разнообразие гидробионтов. В гипоритрали плотность донных беспозвоночных заметно снижалась. Из сообщества бентосных организмов обычно исчезали амфиподы и заметно уменьшалась доля личинок ручейников. На отдельных участках русла рек отмечались крупные поселения брюхоногих и крупных двустворчатых моллюсков. В зоне потамали высокое развитие в межень получали планктонные ракообразные. Среди организмов зообентоса преобладали крупные двустворчатые моллюски, личинки водных насекомых, олигохеты и нематоды.

В отдельных реках видовой состав гидробионтов в значительной мере определялся скоростью течения и составом грунта. При стабильном уровне воды динамика численности и биомассы бентоса в первую очередь зависела от периода развития и времени вылета имаго массовых видов личинок насекомых. После прохождения крупных паводков на всех без исключения участках рек отмечалось многократное снижение численности и биомассы гидробионтов (Богатов, 1978).

В целом, водные беспозвоночные в горных и предгорных реках юга Дальнего Востока имели сравнительно высокое количественное развитие. Например, максимальная биомасса бентоса в метаритрали р. Кедровая достигала 58 г/м², а средняя за год - 34 г/м². (Кочарина, Е.Макарченко, М.Макарченко и др., 1988). Наиболее высокая биомасса, равная 90 г/м², нами была зафиксирована в верховьях р. Пильды. В то же время для других регионов СНГ и сопредельных стран разными авторами были отмечены сопоставимые или более низкие показатели. Так, для рек Камчатки биомасса бентоса составила 11-13 г/м² (Леванидов, Леванидова, Николаева, 1978), Чукотского полуострова - 3,3 (Леванидов, 1977), о. Хоккайдо - 7,5 (Atoda, Imada, 1972), Тянь-Шаня - 2-12 (Бродский, 1976), бассейна оз. Иссык-Куль - 3,6-18,9 (Кустарева, Иванова, 1980), Татр - 10,7 (Pepaz, 1966), Северной Швеции - 1,0-7,9 (Ulfstrand, 1968), Латвии - 20-100 (Качалова, 1966), бассейна Онежского озера - 6,1-48,9 (Шустов, 1983), Коми - 0,6-3,6 (Заболоцкий, 1959; Корнилова, 1967; Никольский и др., 1947), 30-72 (Соловкина, 1964) и 0,04-90, в среднем 3,6-7,9 г/м² (Шубина, 1986), и т.д. Из изложенного следует, что в дальневосточных реках сообщества донных беспозвоночных, несмотря на периодическое воздействие частых летних паводков, обусловленных муссонным характером климата, оказались способными достигать более высокого или сопоставимого количественного развития по сравнению с регионами, где климат более умеренный.

Основные закономерности роста животных макробентоса

Известно, что для оценки продукции популяций водных беспозвоночных как суммы приростов, составляющих популяцию особей, в первую очередь требуются знания о средней массе тела организмов, принадлежащих к отдельным возрастным группам. Обычно возрастную группу выделяют по линейным размерам животного, на основе имеющихся гистограмм размерно-возрастного состава. Когда известна длина тела животного (L) определенного вида, его массу (W) можно рассчитать с помощью уравнения аллометрического роста:

$$W = aL^b,$$

где a и b - константы уравнения, причем a - константа, равная W при $L=1$; b - константа, отражающая степень аллометрии изменения формы организмов в процессе их роста. Когда рост протекает без изменения формы, то b равно 3, если же при росте организмов отношение линейного признака к массе снижается, то $b > 3$ (положительная аллометрия), в обратном случае - $b < 3$ (отрицательная аллометрия).

Практически все методы оценки продукции водных животных базируются на данных по скорости соматического и генеративного роста особей, составляющих популяцию. Важно, что для определения скорости роста организмов необходимо знать и тип роста, характерный для изучаемой группы животных. Для водных беспозвоночных различают три типа роста: экспоненциальный, параболический и S-образный или сигмоидальный, каждый из которых описывается определенным видом функций.

К сожалению, для большинства реофильных организмов сведения об особенностях аллометрического, соматического и генеративного роста особей до последнего времени отсутствовали, что, очевидно, было связано с рядом методических трудностей при определении параметров роста беспозвоночных в проточных условиях. В связи с этим в 1982 году группой специалистов лаборатории гидробиологии БПИ ДВНЦ АН СССР (ныне БПИ ДВО РАН) были организованы комплексные работы по изучению особенностей роста и продукции массовых видов бентосных реофильных организмов, первые результаты которых недавно были опубликованы (Тиунова, 1987а,б, 1989а,б,в; Кочарина, 1987а, 1989а,б, 1990; Алимов, Тесленко, 1988; Богатов, 1991; Тесленко, 1992).

В рамках общей программы изучение закономерностей роста бентосных животных нами проводилось в 1982-1986 гг. на среднем участке р. Кедровая, в районе усадьбы заповедника "Кедровая падь" (юг Приморского края Российской Федерации). В качестве объекта для исследования были выбраны амфиподы *Gammarus koreanus*, обладающие сравнительно жестким хитиновым покровом, и личинки *Stenopsyche marmorata* и *Diamesa tsutsui*, имеющие за исключением жесткой головной капсулы мягкий покров тела. Все эти три вида в метаритрале р. Кедровая относятся к числу доминирующих (см. предыдущий подраздел).

В результате проведенных исследований было установлено, что *G. koreanus* и *S. marmorata* в р. Кедровая имеют одногодичный жизненный цикл, а

D. tsutsui - зимнюю и летнюю генерации. Массовый вылет имаго *D. tsutsui* наблюдается в конце февраля-начале марта и в конце августа-начале сентября. Вылет имаго *S. marmorata* происходит с конца июня-начала июля по сентябрь, массовое отрождение молоди - в июле-августе. Зимуют личинки ручейника в 3-5 возрастах. В мае значительно увеличивается количество личинок 5-го возраста, а 3-я возрастная группа полностью переходит в 4-ю. К концу июня популяция *S. marmorata* состоит в основном из личинок 5-го возраста и куколок, которые встречаются до последней декады августа. Кладки у ручейников округлой формы, их размер - $2,0 \times 1,5$ см. Масса 1 яйца - 0,12 мг. Количество яиц в кладке - 600-700 шт.

Половозрелость амфипод наступает при массе тела 7-8 мг. Масса новорожденных особей составляет около 0,12 мг, а дефинитивная масса самцов и самок - соответственно около 75 и 33 мг. Размножаются гаммариды в течение всего теплого периода года. Половой состав популяции характеризуется постоянным преобладанием самцов. Количество пометов у одной самки за сезон около 7-8. Развившаяся молодь покидает марсупиальную сумку у крупных самок за 1-3 сут, у более молодых - за несколько часов. Затем самка линяет, после чего, примерно через 45-50 мин, происходит вымет новой порции яиц. Количество выметанных яиц тесно связано с массой тела рачков и может быть аппроксимировано уравнением прямой линии:

$$N_1 = -2,44 + 1,39W_f, \quad (21)$$

где N_1 - количество выметанных яиц, W_f - масса тела самок, мг.

Яйца при средней температуре $12-13^\circ$ вынашиваются около 30 суток, независимо от размера самок. У крупных самок межличинный интервал длится 35 суток. При этой же температуре первые линьки у новорожденной молоди происходят на 8-10-е сутки. Сбрасывание экзuvia совершается за 7-10 с. Масса экзоскелета обычно составляет 8-10% массы тела, однако у крупных самок эта величина может достигать 14%. Замечено, что если взвешивание самок проводилось непосредственно перед линькой и сопровождалось чрезмерной обсушкой тела, то у них происходила задержка сброса экзuvia, а в одном случае был отмечен пропуск очередной линьки.

По типу питания *G. koreanus*, личинки *S. marmorata* и *D. tsutsui* - первичные консументы. В их пищевом тракте обнаружены частицы детрита, сосудистых растений и водоросли. Амфиподы могли также быть хищниками, а при недостатке корма - каннибалами. У личинок *S. marmorata* было отмечено полное прекращение питания за несколько дней до окукливания.

Как видно из таблицы 10, для всех трех изученных нами видов, а также для большинства других массовых видов донных животных р. Кедровой форма тела в процессе роста становится более удлиненной, при этом наиболее заметно отрицательная аллометрия проявляется у *S. marmorata*. Важно отметить, что крайние величины показателя степени в уравнениях аллометрического роста находятся в пределах 2,29-3,03, что полностью укладывается в пределы, полученные ранее для основных групп лимнофильных бентосных животных (Алимов, Финогенова, 1983; Алимов, 1989).

Таблица 10

Параметры уравнений аллометрического роста для некоторых донных животных р. Кедровая

Гидробионт	a	b	Источник
<i>Gammarus koreanus</i>	$0,024 \pm 0,002$	$2,791 \pm 0,023$	Собственные данные
<i>Diamesa tsutsui</i>	$0,007 \pm 0,001$	$2,927 \pm 0,005$	"
<i>Stenopsyche marmorata</i>	0,056	2,288	Кочарина, 1987б
<i>Arctopsyche palpa</i>	0,059	2,541	"
<i>Hydropsyche orientalis</i>	0,039	2,416	"
<i>Drunella solida</i>	$0,031 \pm 0,005$	$2,914 \pm 0,058$	Тиунова, 1989в
<i>D. aculea</i>	$0,032 \pm 0,003$	$2,952 \pm 0,029$	"
<i>D. cryptomeria</i>	$0,026 \pm 0,002$	$3,028 \pm 0,036$	"
<i>D. triacantha</i>	$0,040 \pm 0,002$	$2,609 \pm 0,026$	"
<i>Cincticostella levanidovae</i>	$0,038 \pm 0,006$	$2,747 \pm 0,050$	"
<i>Cinygmula grandifolia</i>	$0,032 \pm 0,003$	$2,820 \pm 0,020$	"
<i>Epeorus gornostajevi</i>	$0,048 \pm 0,005$	$2,632 \pm 0,025$	"
<i>Baetis fuscatus</i>	$0,028 \pm 0,003$	$2,660 \pm 0,030$	"
Ephemerellidae и Heptageniidae	$0,036 \pm 0,002$	$2,806 \pm 0,030$	"
<i>Allonarcys sachalina</i>	0,030	2,79	Николаева, 1984
<i>Kamimura luteicauda</i>	0,040	2,73	"
<i>Stavsolus japonicus</i>	0,040	2,77	"
Plecoptera	0,013-0,04	2,695-3,003	Тесленко, 1992

Детальное изучение скорости соматического роста *G. koreanus* (dW/dt) показало, что у неполовозрелых особей и у половозрелых самцов изменение сырой массы тела в процессе развития имеет ступенчатый характер, определяемый периодическими линьками (рис. 10). При этом более 90% прироста массы тела в межлиночном интервале приходится на 1-е сутки. У половозрелых самок изменение сырой массы тела имеет свои особенности. Так, после вымета молодки масса самок резко уменьшается, но уже через сутки после сброса шкурки полностью восстанавливается и оказывается сопоставимой с той, которая была у них до вымета. Последующий сравнительно плавный прирост массы тела в значительной степени связан с развитием вынашиваемых самками яиц.

Интересно отметить, что в результате аналогичных наблюдений за ростом личинок *Drunella solida* и *Epeorus gornostajevi*, имеющих, как и амфиподы, сравнительно жесткий хитиновый покров, Т.М.Тиуновой (1989а) было показано, что в межлиночном интервале около 70% от общего прироста массы тела приходилось на первые сутки после сброса экзuvia. Таким образом, как и у амфипод, изменение сырой массы в процессе развития этих личинок имело ступенчатый характер.

Отмеченное скачкообразное изменение массы тела у рачков определило оценку средних значений dW/dt в интервалы времени (t_1, t_2), равные периодам между очередными линьками. Применение такого подхода позволило не только определить скорость соматического и генеративного роста амфипод, но и уточнить тип роста у этой группы животных. Так, в настоящее время принято, что большинство ракообразных, в том числе и амфиподы, независимо от пола обладают S-образным типом роста (Алимов, Финогенова и др., 1986; Арабина, 1986; Панов,

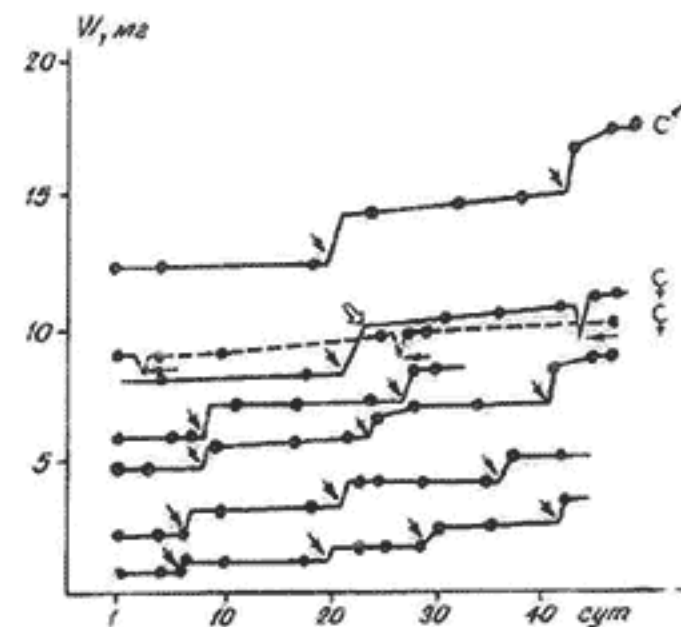


Рис. 10. Рост сырой массы тела (W) у отдельных амфипод (стрелкой показан момент сброса экзuvia; двойной стрелкой - момент первого вымета яиц у самок)

Fig. 10. The wet body weight increase (W) in certain amphipod species (the arrow indicates the instant of the exuvium shedding; the double arrow shows the first egg release in females)

1986; Хмелева, 1973 и др.), эмпирические кривые которого обычно описывают уравнением Бергаланфи:

$$dW/dt = mW^{1-n} - kW,$$

где $(-kW)$ - фактор, замедляющий скорость роста; m , n , и k - константы. Однако для ювенильного периода ракообразных, когда отторжения половых продуктов еще не происходит, зависимость dW/dt от W аппроксимируют степенной функцией (Винберг, 1986):

$$dW/dt = NW^K$$

где N и K - константы.

Полученные нами для самцов гаммарид значения скорости роста их массы, оцененные по полному ее приросту в межличиночном интервале, не показали у них какого-либо заметного замедления роста и с наступлением половозрелости (рис. 11). По-видимому, скорость генеративных отторжений у самцов

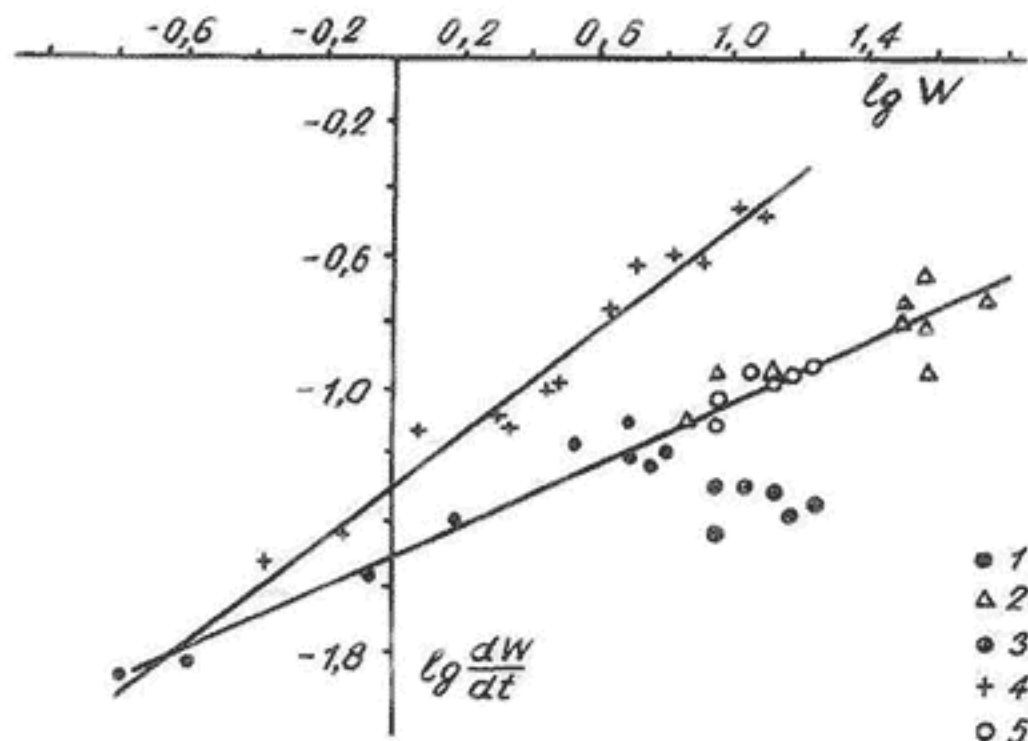


Рис. 11 Зависимость логарифма абсолютной скорости соматического роста ($\lg dW/dt$, мг/сут) неполовозрелых особей (1), половозрелых самцов (2), самок (3), самцов с высокой скоростью роста (4), а также логарифма скорости соматического и генеративного роста самок (5) амфипод от логарифма их массы ($\lg W$, мг) при температуре 12°C

Fig. 11. The logarithm of the absolute growth rate ($\lg dW/dt$, mg per day) for juveniles (1), adult males (2), females (3), males with a high growth rate (4) and also the logarithm of the somatic and germinative growth in amphipod females (5), both related to the logarithm of their weight 12°C

практически не отражается на скорости их соматического роста. В этом случае рост самцов исследованного вида может быть отнесен к параболическому типу.

В отличие от самцов у половозрелых самок скорость соматического роста в репродуктивный период резко замедляется. Однако суммарная скорость их соматического и генеративного роста достоверно не отличается от скорости соматического роста самцов. Поэтому связь суммарной скорости соматического и генеративного роста dW'/dt с массой тела гаммарид можно аппроксимировать единой степенной функцией (при средней температуре 13°):

$$dW'/dt = 0,031 \pm 0,003 W^{0,47 \pm 0,04} \quad (22)$$

Очевидно, что полученное выражение характеризует среднюю скорость роста амфипод в популяции. Помимо этого, нами была предпринята попытка оценить и максимально возможную скорость роста, которой при равных условиях среды могли обладать отдельные рачки. Для этого были проведены наблюдения за пометом одной самки, насчитывавшим десять рачков. Несмотря на то, что молодь содержалась в одинаковых условиях и имела избыток корма, уже при первых линьках две особи, впоследствии оказавшиеся самцами, по скорости роста заметно превосходили основную группу рачков и, например, через 2 месяца после вымета достигли 3,46 и 3,57 мг массы тела. Масса остальных животных к этому моменту времени составила 1,62, 1,63, 1,74, 1,93, 1,94, 2,00, 2,03 и 2,22 мг, в среднем - 1,9 мг, или в 1,8 раза меньше, чем у быстрорастущих рачков. Материалы, основанные на шестимесячных наблюдениях, позволили для выделенных рачков связь dW/dt с W аппроксимировать уравнением:

$$dW/dt = 0,049 \pm 0,003 W^{0,79 \pm 0,05} \quad (23)$$

из которого видно, что скорость их соматического роста достоверно выше средней скорости роста самцов в популяции и, например, в момент достижения половозрелости (около 7 мг массы тела) превышала ее почти в 3 раза (см. рис. 11).

Весовой рост личинок *S. marmorata* в отличие от амфипод и личинок поденок происходил сравнительно равномерно (рис. 12), что объясняется эластичностью покровных тканей тела этих животных. Было установлено, что у личинок 5-й, завершающей стадии развития за несколько суток до окукливания происходило замедление темпов роста, затем наблюдались его полная остановка и незначительная потеря массы тела. Таким образом, при строгом подходе рост личинок *S. marmorata* следует отнести к S-образному типу. Однако период замедления темпов роста по сравнению с годовым жизненным циклом личинки составляет крайне малую долю процента, что позволяет связь dW/dt с W при средней температуре воды в 13° аппроксимировать степенной функцией:

$$dW/dt = 0,048 \pm 0,003 W^{0,79 \pm 0,05} \quad (24)$$

Отметим, что в результате проведенной С.Л.Кочариной (1990) оценки зависимости скорости роста личинок *S. marmorata* от средней массы особи было получено сходное уравнение:

$$dW/dt = 0,050 W^{0,790} \quad (25)$$

Нетрудно заметить, что оба уравнения не имеют статистически достоверных отличий от аналогичного уравнения роста, полученного для быстрорастущих рачков *G. koreanus* (уравнение 23), что указывает на сходный темп роста у этих групп животных.

Изучение скорости соматического роста личинок *D. tsutsui* нами проводилось на примере их зимней генерации. На материале массовых промеров личинок из проб, отобранных в феврале и марте 1980 г. (рис. 13), с помощью гра-

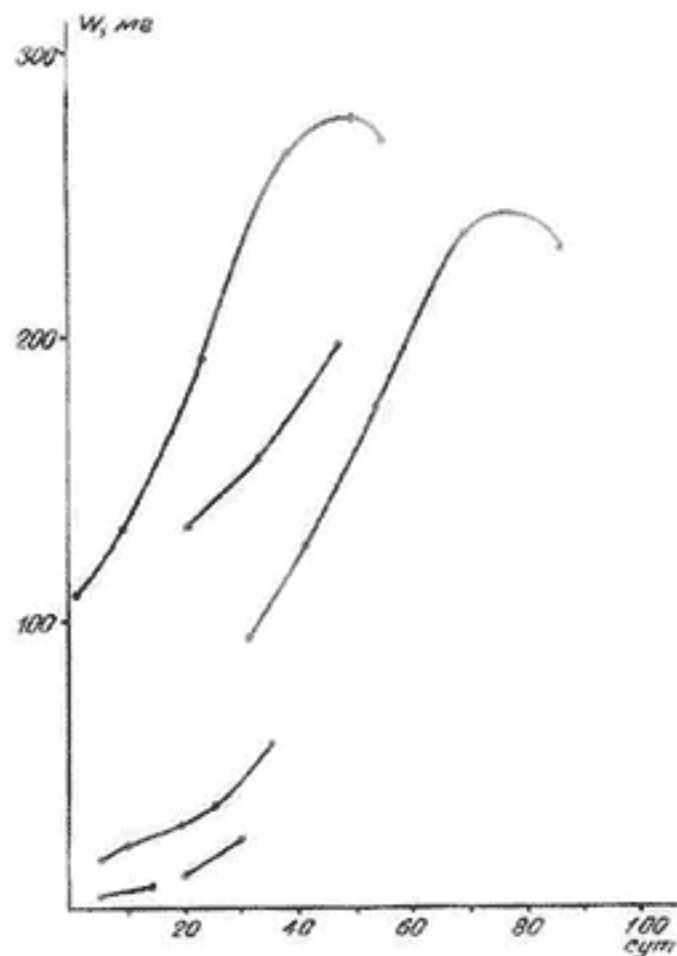


Рис. 12. Изменение сырой массы тела (W) у отдельных личинок *S. marmorata* в период их развития в р. Кедровая
Fig. 12. Wet body weight (W) changes in certain larvae of *S. marmorata* during their development in the Kedrovaya River

фического метода "вероятностной бумаги" нам удалось определить количество возрастных групп и модальные размеры одновозрастных особей. В результате для каждого месяца было выделено по 8 возрастных групп с модальными значениями для февраля: 1,9, 2,5, 3,0, 4,0, 5,3, 6,1, 7,1 и 8,3 мм; и с соответствующими модальными значениями для марта: 3,3, 4,0, 5,5, 6,9, 7,6, 8,5, 9,7 и 10,4 мм. Используя полученное ранее уравнение аллометрического роста (см. таблицу 10), проведена оценка прироста массы тела личинок, в результате чего было рассчитано уравнение зависимости dW/dt от W при температуре воды, близкой к 0° :

$$dW/dt = 0,038 \pm 0,002 W^{0,825 \pm 0,052} \quad (26)$$

Из полученного уравнения следует, что зимняя скорость роста личинок хирономид заметно превышает скорость роста амфипод при летних температу-

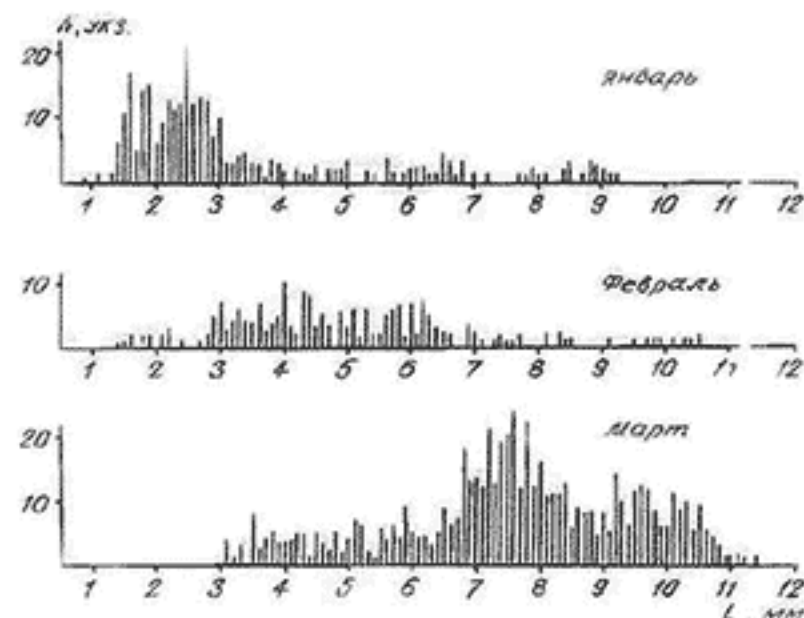


Рис. 13. Динамика размерного состава *D. tsutsui* в р. Кедровая в январе-марте 1980 г.

Fig. 13. Size structure dynamics of *D. tsutsui* in the Kedrovaya River in January-March, 1980

рах воды и близка к таковой для личинок *S. marmorata* и быстрорастущих гаммарид.

Е.В.Балушкина (1987) в специальных исследованиях не отметила достоверных различий в скорости роста у личинок хирономид, относящихся к разным видам, что позволило автору рассчитать единое для них уравнение (при температуре 17°):

$$dW/dt = 0,069 \pm 0,004 W^{0,633 \pm 0,037} \quad (27)$$

Сопоставление уравнения 26 с уравнением Е.В.Балушкиной позволяет сделать вывод, что средний уровень роста личинок *D. tsutsui* зимней генерации примерно в 1,8 раза ниже, чем у лимнофильных личинок хирономид, развивающихся при летних температурах. С учетом температурной поправки (Методы..., 1968) следовало ожидать, что рост личинок при температуре воды, близкой к 0° , должен быть ниже более чем в 3 раза. Однако темп роста личинок *D. tsutsui* зимней генерации оказался сравнительно высоким и вполне сопоставимым с темпом роста других гидробионтов, развивающихся при летних температурах воды.

В целом, исследования закономерностей роста у различных массовых видов донных животных из р. Кедровой, проведенные участниками комплексных работ, показали, что для большинства этих беспозвоночных характерен параболический тип роста (таблица 11). Лишь у личинок веснянок с темпорирующим жизненным циклом тип роста оказался экспоненциальным (Тесленко, 1992), а у личинок ручейника *S. marmorata* и самок *G. koreanus* - S-образный. Важно, что у многих гидробионтов зависимости скорости роста от массы тела не имели между

собой достоверных различий, что позволило для отдельных групп животных рассчитать общие уравнения роста. В частности, Т.М.Тиуновой (1987б, 1989в) были рассчитаны общие уравнения зависимости dW/dt от W для каждого семейства личинок поденок, а В.А.Тесленко (1992) – для личинок веснянок с перенирующим и темпорирующим жизненным циклом (см. таблицу 11).

Таблица 11

Параметры уравнений зависимости скорости роста (dW/dt) от массы тела (W) у некоторых донных животных р. Кедровая

Гидробионты	n	k	Источник
<i>Drunella solida</i>	$0,079 \pm 0,008$	$0,675 \pm 0,059$	Тиунова, 1987а
<i>D. solida</i>	$0,099 \pm 0,007$	$0,680 \pm 0,020$	Тиунова, 1989в
<i>Epeorus gornostajevi</i>	$0,047 \pm 0,008$	$0,694 \pm 0,069$	Тиунова, 1987а
Ephemerellidae	$0,056 \pm 0,002$	$0,814 \pm 0,019$	Тиунова, 1987б
Heptageniidae	$0,036 \pm 0,004$	$0,762 \pm 0,039$	—
Baetidae	$0,141 \pm 0,029$	$0,841 \pm 0,025$	—
<i>Stenopsyche marmorata</i> и <i>Arctopsyche palpa</i>	$0,050 \pm 0,002$	$0,805 \pm 0,016$	Кочарина, 1990
<i>Hydropsyche orientalis</i>	0,015	0,758	—
<i>Taenionema japonicum</i>	$0,015 \pm 0,003$	$1,160 \pm 0,017$	Тесленко, 1992
Лич. Plecoptera с темпорирующим жизн. циклом	$0,014 \pm 0,002$	$1,176 \pm 0,156$	—
Лич. Plecoptera с перенирующим жизн. циклом	$0,072 \pm 0,009$	$0,636 \pm 0,058$	—

Было также установлено, что среди изученных в р. Кедровая видов преобладали животные с отрицательной аллометрией роста. Важно, что у гидробионтов, имеющих сравнительно жесткий хитиновый покров, прирост сырой массы определялся периодическими линьками и имел ступенчатый характер. Выявленная закономерность указывает на необходимость при изучении скорости роста таких животных оценивать средние значения dW/dt в интервалы времени, равные периодам между очередными линьками.

Зольность, калорийность и соотношение сухой и сырой массы тела гидробионтов

Для сопоставления потоков энергии в разных популяциях животных необходимо выразить каждую составляющую балансового равенства в единицах энергии или эквивалентных единицах. По отношению к живым организмам различают энергетический эквивалент массы организма и его калорийность. Первая величина измеряется в единицах энергии, приходящейся на особь, вторая – в единицах энергии на 1 г сырого, сухого, или беззольного вещества ее тела.

Калорийность водных беспозвоночных находится в прямой зависимости от соотношения между органической и минеральной фракциями сухого вещества (Методы..., 1968). Поэтому, зная калорийность сухого вещества тела гидробионтов и содержание золы в исследуемом веществе, легко найти калорийность беззольного вещества, а по соотношению сухой и сырой массы нетрудно определить калорийность в расчете на сырую массу.

В литературе имеются обширные сведения о калорийности многих групп водных организмов (Остапеня, Сергеев, 1963; Алимов, Шадрин, 1977; Гигиняк, 1979; Шерстюк, 1971 и др.). Показано, что калорийность гидробионтов может различаться в зависимости от сезона, физиологического состояния животного, степени его генеративной активности и т.д. (Алимов, 1989). Однако работ, посвященных изучению калорийности реофильных организмов, практически не проводилось. Полностью отсутствовали в литературе сведения и об изменении калорийности, зольности и содержания сухого вещества в сыром у водных беспозвоночных в межличиночном интервале. Очевидно, что получение таких материалов позволило бы более точно оценивать продукционные характеристики их популяций. Несомненно, что постановка таких работ имеет и самостоятельное значение, в частности при решении специфических задач физиологии водных животных.

В задачу настоящего раздела работы входило изучение закономерностей динамики зольности, калорийности и соотношения сухого вещества к массе сырого в межличиночном интервале у речных амфипод *G. koreanus*. Выбор амфипод в качестве модельного объекта для исследований определялся сильно выраженным ступенчатым характером роста сырой массы тела (см. рис. 10), что предполагало высокую динамику изучаемых параметров. Немаловажное значение имело и то, что гаммариды – одна из наиболее массовых групп гидробионтов в верховьях исследованных нами рек, поэтому более точная оценка энергоемкости их тела повышала точность продукционных исследований в целом. Все работы проводились в 1984–1985 гг. на р. Кедровая, на базе заповедника “Кедровая падь”. Параллельно нашим работам аналогичные исследования были также проведены Т.М.Тиуновой (1989а) на личинках поденок *Drunella solida* и *Epeorus gornostajevi*.

При изучении зольности, калорийности и соотношения сухой и сырой массы тела амфипод было отмечено, что у одноразмерных особей значения этих параметров колеблются соответственно в пределах 7–37%, 2,6–4,4 кал/мг сухого вещества и 17–33%. Ранее заметный разброс некоторых из указанных параметров наблюдался и у других групп ракообразных (Шерстюк, 1980). Оказалось, что причины таких колебаний у амфипод определялись их полом, а также закономерными процессами, происходящими у этих животных в межличиночном

интервале. Так, зольность тела амфипод в межлиночном интервале, равном 28-30 сут, изменялась от 7 до 28% у самок и примерно от 10-15 до 37% у самцов. Минимальная зольность у обоих полов (рис. 14) наблюдалась сразу после сброса экзuvia, максимальная - на 7-12-й день. Затем отмечалось плавное снижение зольности, значение которой к очередной линьке составило 17% у самок и 22% у самцов. Очевидно, более низкую зольность тела самок в продолжение всего межлиночного интервала можно объяснить низкой зольностью вынашиваемых самками яиц, составляющей, по данным Н.П.Хмелевой и А.П.Голубева (1984), всего 2% их собственной сухой массы.

При сравнении калорийности тела у особей, принадлежащих к разному полу, установлено, что в продолжение межлиночного интервала у самцов эта величина была на 0,5-0,8 кал/мг сухого вещества ниже, чем у самок. Такая раз-

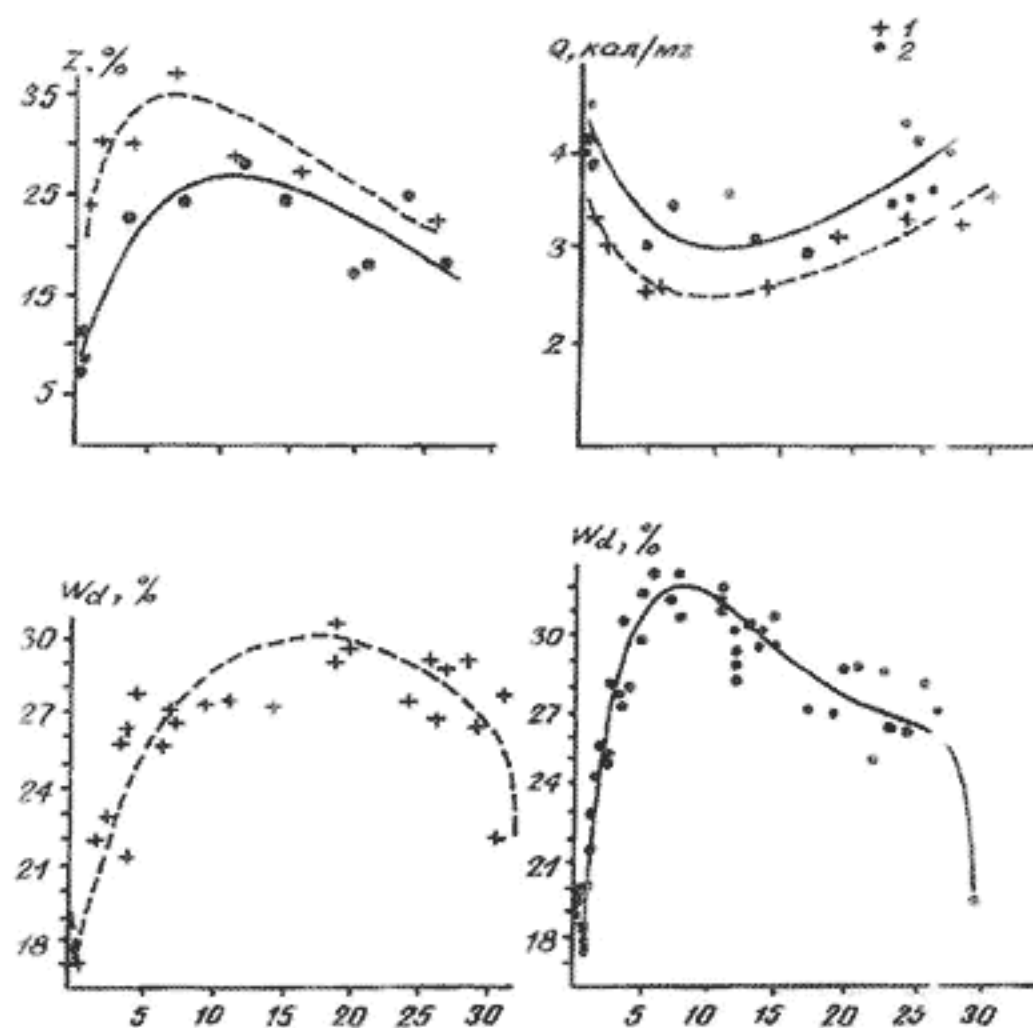


Рис. 14. Изменение зольности (Z), калорийности (Q) и доли сухой массы тела в сырой (W_d) у самцов (1) и самок (2) амфипод в межлиночном интервале
Fig. 14. Changes in the ash content (Z), calorific value (Q), and dry to wet body weight ratio (W_d) in the amphipod males (1) and females (2) in an intermoult interval

ница объясняется высокой калорийностью вынашиваемых самками яиц. Однако, независимо от пола, калорийность тела у самцов и самок оказалась максимальной в период линьки и минимальной - на 8-13-й день после нее (см. рис. 14).

Из полученных материалов видно, что у амфипод калорийность и зольность их тела находятся между собой в обратной зависимости. При этом рассчитанная калорийность органического вещества с увеличением содержания золы также уменьшалась (рис. 15).

Соотношение сухой и сырой массы тела у особей обоего пола сразу после сброса экзuvia практически не различалось и составляло около 20%, а через час достигало минимальных значений, около 16-17% (см. рис. 14). В последующие часы и дни доля сухой массы заметно возрастала и становилась максимальной у самок на 6-10-е, у самцов - на 17-22-е сутки после линьки. Затем происходило постепенное снижение доли сухой массы, причем более раннее по времени начало уменьшения соотношения сухой и сырой массы у самок определялось значительным набуханием в этот период вынашиваемых ими яиц. Важно отметить, что за несколько часов до очередной линьки доля сухой массы у особей обоих полов составляла 26-27% и резко снижалась примерно до 20-22% непосредственно перед сбросом шкурки. Полученные результаты указывают, что заметное снижение доли сухой массы тела непосредственно перед линькой, разрыв сбрасываемого экзоскелета и затем резкое увеличение массы животного в первые часы межлиночного интервала происходят за счет обводнения тканей тела. При этом у рачков в момент сброса экзuvia наблюдалось заметное распреснение гемолимфы (рис. 16). Однако уже через 15 ч после линьки соленость внутренней среды гаммарид полностью восстанавливалась.

Очевидно, изменение доли сухой массы тела за счет прямой накачки воды происходит только в период сброса экзuvia и в последующие примерно 60 мин. В дальнейшем этот процесс, вероятно, усложняется и зависит, в частности, от изменения зольности и калорийности тела животных.

Выявленный ход изменения зольности, калорийности и соотношения сухой и сырой массы тела амфипод в межлиночном интервале позволил определить средние значения этих параметров, которые в дальнейшем использовались при расчете продукции популяции. Зольность тела самцов гаммарид составляла 27%, калорийность в пересчете на 1 мг сухого вещества - 2,92 кал, а

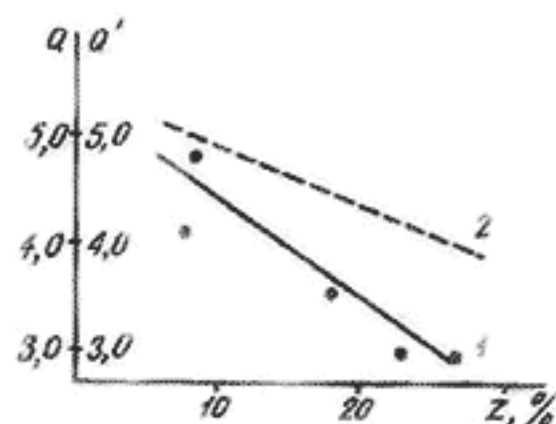


Рис. 15. Связь между зольностью (Z) и калорийностью сухой массы тела (Q , кал/мг органического вещества, 2) у самок амфипод

Fig. 15. Ash content (Z) related to calorific value (Q , kcal/mg organic matter, "2") for dry body weight in amphipod females

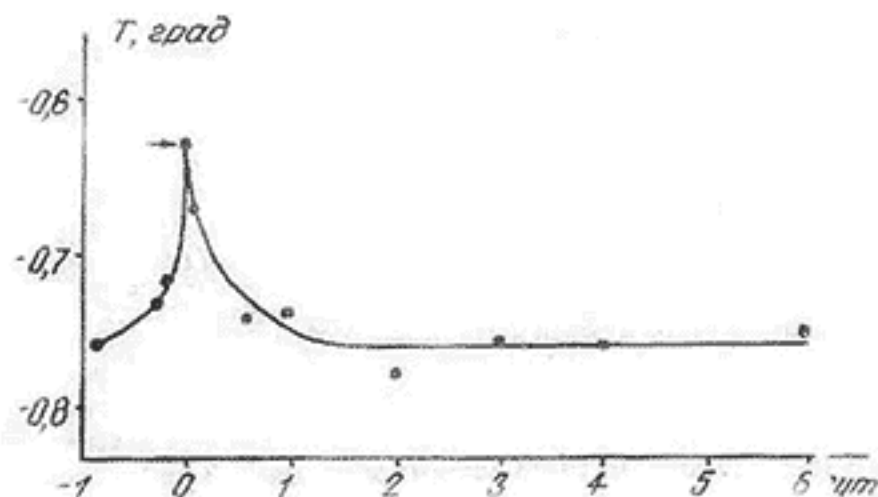


Рис. 16. Изменение солености гемолимфы, измеренной по температуре (T) ее замерзания, у самок амфипод в межлиночном интервале (стрелкой отмечен момент сброса экзuvia)

Fig. 16. Changes in hemolymph salinity measured by its freezing temperature (T) in amphipod females in an intermoult interval (the arrow indicates the instant of the exuvium shedding)

на 1 мг органического вещества - 4,05 кал, сухая масса - 27,2%. Соответствующие значения для самок: 21,7%, 3,46 и 4,42 кал, 27,8%.

Для сравнения отметим, что по полученным Т.М.Тиуновой (1989а) данным зольность тела личинок *D. solida* между линьками изменялась от 8 до 14%, а у *E. gornostajevi* - от 3,7 до 9% сухой массы тела. Минимальная зольность у этих личинок отмечена сразу после сброса шкурки, максимальная - соответственно на второй и третий день. Калорийность тела этих личинок в межлиночном интервале также заметно изменялась от 3,0 до 3,6 кал/мг сухого вещества у *D. solida* и от 3,5 до 5,0 кал/мг сухого вещества - у *E. gornostajevi*. Максимальная калорийность тела у личинок отмечена перед сбросом экзувия, минимальная - на второй день после линьки. Соотношение сухой массы тела от сырой в межлиночном интервале изменялось от 15 до 26% у *D. solida* и от 16 до 22-33% у *E. gornostajevi*. Минимальное соотношение сухой массы тела от сырой у обоих видов наблюдалось через 15-20 мин после сброса экзувия, максимальное - соответственно, на седьмые и четвертые сутки.

Во многих случаях при продукционных исследованиях полезны ориентировочные расчеты, при которых используются средние значения калорийности водных животных. Проведенная в рамках комплексных исследований экосистемы р. Кедровая оценка зольности, калорийности и содержания сухого вещества в сыром у основных групп реофильных личинок насекомых позволила для каждой из этих групп получить средние значения данных параметров, которые оказались близки между собой и не выходили за пределы известных из литературы величин, установленных для лимнофильных организмов (таблица 12).

Таблица 12

Средняя калорийность некоторых групп личинок насекомых р. Кедровая

Гидробионты	Сухое вещество, %	Зольность, %	Калорийность кал/мг сух. вещества	Источник
Ephemeroptera:				
личинки без учета последних стадий	23,8	6,4	4,1	Тиунова, 1989б
экзувии			3,5	—
имаго			5,4	—
кладки			5,5	—
Trichoptera:				
личинки без учета последних стадий	20,7	8,3	4,2	Кочарина, 1989
экзувии			3,7	—
кладки			5,2	—
Plecoptera	23,5	8,6-13,6	4,3	Тесленко, 1992

Интересно отметить, что проведенные С.Л.Кочариной (1989а) и Т.М.Тиуновой (1989б) исследования показали, что калорийность многих личинок ручейников и поденок на последних стадиях развития резко возрастает до 4,5-5,5 ккал/г сух. в-ва, что скорее всего связано с накоплением и созреванием генеративных продуктов. Аналогичные результаты ранее также были получены С.М.Голубковым (1979) на личинках поденок семейства Baetidae. Важно, что, например, резкое повышение калорийности тела личинок *S. marginata* совпадает с отмеченным нами в этот период замедлением темпов прироста сырой массы их тела (см. рис. 12). Исходя из сказанного можно допустить, что по отношению к энергетическому эквиваленту массы тела личинок отмеченное замедление темпов прироста их массы перед окукливанием, очевидно, будет сглажено.

Из всего изложенного в разделе следует, что в процессе роста водных беспозвоночных, обладающих жестким хитиновым покровом, происходят значительные закономерные изменения зольности, калорийности и соотношения

сухой и сырой массы тела, определяемые периодическими линьками. Например, у одноразмерных *G. koreanus* зольность тела в межлиночном интервале могла изменяться в 5 раз, а калорийность сухой массы тела и содержание сухой массы тела в сырой - примерно в 1,8 раза. Установлено, что зафиксированное нами заметное снижение доли сухой массы тела амфипод непосредственно перед линькой, разрыв сбрасываемого экзоскелета и затем резкое увеличение сырой массы тела животного в первые часы межлиночного интервала происходят за счет обводнения тканей тела, сопровождающегося распреснением гемолимфы. Полученные для реофильных беспозвоночных животных средние значения калорийности их массы тела не выходят за рамки значений, полученных ранее для лимнофильных организмов.

Продукция популяций беспозвоночных животных и их биоценозов

Продукция популяций гетеротрофных организмов за определенное время представляет собой сумму приростов всех составляющих популяцию особей, как бывших в наличии к началу рассматриваемого отрезка времени, так и рожденных за это время, причем в продукцию включают не только особей, оставшихся к концу данного периода, но и тех особей, которые в силу выедания, отмирания или других причин не вошли в конечную биомассу популяции (Алимов, 1989). Обычно выделяют соматическую и генеративную продукции, представляющих собой, соответственно, прирост массы (энергии) тела и прирост массы (энергии) выметанных половых продуктов. В продукцию также входит и прирост массы других отторгаемых продуктов (экзувии, слизи, метаболиты).

Следует различать скорость продукции в момент времени t - $P'(t)$ и количество продукции за некоторый период (t_1, t_2) - $P(t_1, t_2)$ (Иванова, Уминов, 1979). Скорость продукции популяции выражается равенством:

$$P'(t) = dB/dt + dAl/dt,$$

где dB/dt - скорость прироста биомассы популяции в результате соматического роста, dAl/dt - скорость отчуждения, включающая в себя скорости прироста половых продуктов, экзувиев, метаболитов, а также скорость элиминации. При этом количество продукции за интервал времени (t_1, t_2) численно равно интегралу скорости продукции в этом интервале:

$$P(t_1, t_2) = \int_{t_1}^{t_2} P'(t) dt.$$

Выбор способа определения продукции популяций животных зависит от типа роста и биологии размножения изучаемых организмов, т.к. эти характеристики во многом определяют различия размерно-возрастной структуры популяций разных видов, классификация которых приведена в работе М.Б.Ивановой и А.А.Уминова (1979). Однако в условиях функционирования речных экосистем размерно-возрастная структура гидробионтов в определенной точке биотопа, а также динамика их численности и биомассы могут определяться и миграциями организмов, вызванными периодическими изменениями расхода и уровня во-

ды. Например, при спаде уровня воды биомасса донных животных за счет таких миграций может резко повышаться, а при подъеме уровня - резко снижаться. При этом заметно может изменяться и размерная структура популяции (см. главу 4, а также главу 5). В этом случае применение классических способов расчета продукции (например, метод Бойсен-Иенсена), при которых используют данные двух наблюдений в моменты времени t_1 и t_2 , может привести либо к завышению величины продукции, например, в случае концентрации гидробионтов на грунте в период падения уровня, либо к получению ее отрицательных значений, например, в случаях расселения или дрейфа организмов в периоды подъема уровня воды, что было показано В.Я.Леванидовым (1982).

Очевидно, что при крайне высокой динамике численности и биомассы организмов наиболее универсальным методом оценки продукции их популяций является метод интегрирования скорости прироста составляющих популяцию особей, при котором необходимо заранее знать количественные характеристики скорости роста животных. В этом случае по исходным данным рассчитывают среднюю скорость продукции популяции (P'), наблюдаемую в дату отбора проб, как сумму скорости продуцирования отдельных возрастных групп (P_i):

$$P' = \sum_{i=1}^n P_i.$$

Скорость продуцирования каждой возрастной группы рассчитывается как произведение ее (dW/dt) на среднюю численность (N_i) животных этой группы:

$$P_i = (dW/dt) N_i.$$

Если принять, что найденное значение P_i , например, за сутки, близко к средней скорости продукции за равный период времени (t_1, t_2) , тогда количество продукции $P(t_1, t_2)$ за это время можно найти путем умножения P_i на продолжительность данного периода. Если допустить, что изменение P' между отдельными датами наблюдения идет линейно, тогда количество продукции за достаточно продолжительный период времени, например, за сезон, можно найти по уравнению:

$$P(t_1, t_n) = 1/2[P'(t_1) + P'(t_2)] + \dots + 1/2[P'(t_{n-1}) + P'(t_n)](t_n - t_{n-1}).$$

При таком способе расчета показателя $P'(t)$ отражают состояние популяции в даты наблюдений, поэтому полученная величина количества продукции включает изменение возрастного состава популяции в результате пополнения и элиминации в периоды между отдельными наблюдениями (Иванова, Уминов, 1979). Понятно, что чем чаще проводятся наблюдения, тем точнее они отражают изменения состояния популяции во времени и тем точнее рассчитывается количество продукции.

При оценке продукции биоценозов беспозвоночных животных учитываются трофические связи между организмами. В наиболее упрощенном виде популяции гидробионтов или их отдельные размерные группы разделяются на нехищных и хищных животных. Поскольку часть продукции отдельных популяций потребляется внутри биоценоза входящими в него хищниками, тогда продукция биоценоза (P_b) может быть представлена как разность между продукцией нехищных животных (P_f), выраженной в единицах энергии, и энергией (R_p), рассеиваемой хищниками в процессе обмена (Алимов, 1989):

$$P_b = P_f - R_p.$$

Как указывает А.Ф.Алимов (1989) в более узком смысле продукцию биоценоза животных можно рассматривать при определении продукции биомассы конкретных видов, доступной для непосредственного потребления хищниками, не входящими в состав данного сообщества, например, рыбами. Тогда:

$$P_b = P_f + P_p - C_p$$

где P_f и C_p - соответственно, продукция и рацион хищников, входящих в состав биоценоза.

При оценке продуктивности речных систем следует иметь в виду, что в области кренали и ритрали беспозвоночные животные представлены в основном бентосными организмами. Во многих дальневосточных реках их основу в области кренали и эпитритрали составляют амфиподы, а в области мета- и гипотритрали - личинки амфибиотических насекомых, главным образом, личинки ручейников, поденок, веснянок и хирономид.

На Дальнем Востоке России наиболее детально продукция донных беспозвоночных была изучена на участке метаритрали р. Кедровая. В частности, по материалам количественных сборов бентоса 1979-1980 гг. был проведен расчет годовой продукции для массовых видов гидробионтов, где продукция личинок поденок была рассчитана Т.М.Тиуновой, личинок ручейников - С.А.Кочариной, личинок веснянок - В.А.Тесленко, а амфипод и личинок хирономид - автором настоящей рукописи.

Продукция амфипод за вегетационный сезон нами оценивалась с конца апреля по вторую половину ноября, когда температура воды превышала 4°C, поскольку ниже этого значения заметного роста у гаммарид не обнаружено. В результате проведенных расчетов оказалось, что суммарная за год соматическая и генеративная продукция изученных животных в метаритрали р. Кедровая составила 11,9 г/м², или 10,2 ккал/м². При средней за год биомассе рачков, равной 4,4 г/м², годовой Р/В-коэффициент составил 2,7, что вполне согласуется с приводимыми в литературе для *G. lacustris* данными (Николаев, 1980; Панов, 1986, 1988). Однако для разных видов речных амфипод известны и более высокие значения годовых Р/В коэффициентов. В частности, для унивольтинных амфипод значения Р/В коэффициентов могут составлять 4,1-6,2 по данным Т. Уотерса (Waters, 1977), 6,8 по данным Р.Мартина и А.Бенке (Martien, Benke, 1977), 5,7-6,6 по данным Т.Уотерса и Дж. Хокенстрема (Waters, Hokenstrom, 1980), 4,65 по данным Маршанта и Хайнса (Marchant, Hynes, 1981) и пр.

Среди личинок хирономид наиболее высокая продукция в р. Кедровой нами была отмечена у популяции *Diamesa tsutsui*, имевшей зимнюю и летнюю генерации. Средняя биомасса в зимнюю генерацию у этого вида составляла 0,45 г/м², а в летнюю - почти в 3,5 раза меньше (0,13 г/м²). Однако значения продукции для этих генераций оказались близкими и соответственно составили 1,62 и 1,57 ккал/м². Суммарная продукция всех видов хирономид за год достигала 9,0 ккал/м². Средний за год Р/В-коэффициент для личинок хирономид оказался близок к 14, при этом для зимней генерации личинок *D. tsutsui* Р/В-коэффициент составил 4,3. Приняв, что длительность развития зимней генерации составляет около 160-180 суток, средняя удельная продукция личинок (C_b) окажется близка к 0,02-0,03 сут⁻¹, что сопоставимо с аналогичными показателями, приве-

денными в сводке В.Е.Заики (1982) для личинок хирономид, популяции которых развиваются в теплый период года. В целом, Р/В-коэффициенты у личинок хирономид могут изменяться в широких пределах. Так, Е.В.Балушкиной (1987) было показано, что Р/В-коэффициенты у различных лимнофильных видов за вегетационный сезон могли изменяться от 3,6 до 13,7. У реофильных личинок из ключа Карымайский (Камчатка) значения Р/В-коэффициентов составили 3,3-7,2 (Чебанова, 1983), равнинной реки провинции Альберта (Канада) - 3,7-7,7 (Soluk, 1985), метаритрали р. Свратка (Чехословакия) - 9,4-10,2 (Losos, Drapala, 1985), рек штата Юта (США) - 13,6-14,1 (Behmer, Hawkins, 1986), одного из водотоков 3-го порядка зоны умеренного климата (США) - 4,7-21,9 (Berg, Hellenthal, 1991), двух равнинных рек Польши - 14,5-82,0 (Grzybkowska, 1989) и т.д.

Расчет продукции доминирующих видов личинок насекомых р. Кедровая, проведенный другими участниками работ, показал, что максимальная продукция за сезон 1979-1980 гг. оказалась у личинок поденок *Baetis fuscatus* и *Drunella aculea*, а также личинок ручейников *Stenopsyche marmorata* и *Arctopsyche palmeta*, которые за год соответственно составили 18,8, 14,6 (Тиунова, 1987б, 1989в), 13,5 и 7,14 ккал/м² (Кочарина, 1990). Суммарная продукция всех видов личинок веснянок не превышала 21,9 ккал/м², из которых 74% продукции приходилось на долю хищных личинок (Тесленко, 1992).

Годовые значения Р/В-коэффициентов у доминирующих видов личинок ручейников р. Кедровая оказались близки и изменялись в пределах 3,0-4,0 (Кочарина, 1990). Среди личинок поденок максимальный за год Р/В-коэффициент, равный 25,1 (рассчитано нами по данным Т.М.Тиуновой (1987б)), отмечен для популяции *B. fuscatus*, минимальный, составивший 1,41, - для популяции *Cinigmula grandifolia* (Тиунова, 1987б). Значения Р/В-коэффициентов хищных личинок веснянок превышали таковые мирных и у популяций разных видов в выделенных трофических группах изменялись в пределах 4,4-8,1 и 1,6-3,6, соответственно (Тесленко, 1992).

Ранее было показано, что величина удельной продукции (C_b , сут⁻¹) водных организмов, представляющая собой отношение скорости продукции популяции к ее биомассе, и средняя масса особи в популяции (W , мг) связаны между собой обратной зависимостью (Заика, 1972):

$$C_b = cW^{-d}$$

где c и d - константы. Как и ожидалось, для многих популяций бентосных животных р. Кедровой связь C_b и W не имела достоверных различий. Рассчитанные по материалам комплексных исследований параметры соответствующих уравнений (для средней температуры близкой к 12-13°) сведены в таблицу 13. Таким образом, зная среднюю массу особи беспозвоночных, которая находится простым делением биомассы на численность, можно с заданной вероятностью (в нашем случае 0,95) определить удельную продукцию популяций водных животных, которую затем использовать в качестве экспресс-метода для оценки продукции исследуемых популяций.

Таблица 13

Параметры уравнений зависимости удельной продукции от средней массы особей у некоторых донных животных р. Кедровая

Гидробионт	n	m	Источник
<i>Gammarus koreanus</i>	$0,051 \pm 0,002$	$-0,81 \pm 0,03$	Собственные данные
<i>Diamesa tsutsui</i>	$0,036 \pm 0,003$	$-0,23 \pm 0,07$	-
<i>Stenopsyche marmorata</i>	$0,071 \pm 0,011$	$-0,37 \pm 0,04$	Кочарина, 1990
<i>Arctopsyche palpa</i>	$0,092 \pm 0,019$	$-0,35 \pm 0,07$	-
<i>Hydropsyche orientalis</i>	$0,077 \pm 0,005$	$-0,69 \pm 0,05$	-
Ephemereidae	$0,063 \pm 0,004$	$-0,20 \pm 0,03$	Тиунова, 1987б
Heptageniidae	$0,041 \pm 0,003$	$-0,25 \pm 0,03$	-
Baetidae	$0,136 \pm 0,004$	$-0,18 \pm 0,02$	-
Plecoptera	$0,042 \pm 0,004$	$-0,30 \pm 0,03$	Тесленко, 1992

Проведенная нами на основе собственных материалов и материалов других авторов оценка составляющих энергетического баланса донных биоценозов показала, что в речном континууме могут происходить заметные изменения их Р/В-коэффициентов. Например, В.А.Тесленко (1992) для донного биоценоза метаритрали реки Кедровой было установлено, что значительное количество продукции мирных беспозвоночных расходуется на пищевые потребности хищников (около 91 ккал/м²). С учетом рациона хищников годовая продукция сообщества беспозвоночных и соответствующий Р/В-коэффициент оказались на этом участке реки сравнительно низкими и составили соответственно 35,4 ккал/м² и 1,03.

В работе А.Ф.Алимова и В.А.Тесленко (1988) приведены составляющие энергетического баланса для четырех станций р. Рудная (Приморский край), верхняя из которых была расположена в незагрязненной зоне метаритрали, а три последующих - в зоне гипоритрали, испытывающей антропогенную нагрузку. Как следует из приведенных данных, средняя за сезон биомасса донного сообщества на верхнем участке реки составляла 15,8 г/м², из которой 88% пришлось на долю личинок ручейников, поденок и веснянок. Используя данные таблицы 12 примем, что средняя калорийность тела гидробионтов на верхней станции составляла 4,2 ккал/г. сух. в-ва, а содержание сухого вещества в сыром

- 23%. Учитывая, что средняя за сутки продукция биоценоза на этой станции, по данным авторов, составляла 150,7 ккал, а продолжительность сезона - около 180 суток, тогда продукция биоценоза за сезон составит 27 ккал, а соответствующий Р/В-коэффициент - 1,8. На последующих трех станциях Р/В-коэффициенты были выше и составили соответственно 3,1, 3,1 и 7,1, что очевидно было связано с упрощением структуры биоценоза из-за сильного антропогенного загрязнения.

Проведенный нами на основе сборов 1990-1992 гг. (см. рис. 8) и полученных значений удельной продукции основных групп зообентоса (см. таблицу 13) расчет Р/В-коэффициентов биоценоза верховьев р. Вторая Речка (зона примыкающая к кренали), показал, что их величина за два года наблюдений оказалась заметно выше, чем таковых в зоне метаритрали рек Кедровая и Рудная, и изменялась в пределах 2,5-3,0. Из сказанного следует, что в речном континууме по мере удаления от истоков к зоне метаритрали может происходить уменьшение Р/В-коэффициента биоценоза, что, очевидно, связано с увеличением сложности сообщества и возрастанием в его составе доли хищников. Следует ожидать, что в зоне потамали на участках, где численное преимущество получают фильтраторы, значение хищных животных вновь может снижаться, а величина Р/В-коэффициента соответственно возрастать.

Вместе с тем в верховьях отдельных рек доля хищных беспозвоночных может быть сравнительно высокой, что определяет низкое значение Р/В-коэффициента биоценоза. Например, для зоны гипокренали и метаритрали р. Флоровка (бассейн р. Партизанской, Приморье) И.М.Леванидова с соавторами (1989) указывает на крайне высокую долю хищников, составивших примерно от 1/4-1/3 биомассы сообщества гипокренали до 5/6 биомассы на валунах пересыхающего участка кренали. Понятно, что длительное существование сообщества, в котором доминируют хищники, просто невозможно. По-видимому, отмеченное в р. Флоровке столь высокое значение хищников связано с недостоверным определением типа питания беспозвоночных, которое авторами работы производилось по американским литературным источникам.

Однако в литературе имеются и вполне корректные сведения о высоком значении хищников в биоценозах верховий рек. Например, Т.Иверсен (Iversen, 1988) для небольшого лесного ручья Дании, ложе которого выстлано песком, приводит основные составляющие энергетического баланса биоценоза донных животных. Так, среднегодовая биомасса бентосных организмов в водотоке по данным автора в расчете на обеззоленное сухое вещество составила 3,62 г/м², из которых 10,2% пришлось на долю хищников. Продукция мирных животных в ручье оказалась равной 8,66, а хищных - 0,88 г/м². Примем, что отношение продукции хищных животных к их дыханию близко к 0,4, а усвояемость - к 0,8, тогда рацион хищников за год составит 3,85 г/м², а продукция биоценоза ручья - 5,69 г/м²:

$$P_5 = (8,66 + 0,88) \cdot 0,85 = 5,69$$

В этом случае отношение продукции биоценоза (5,69 г/м²) к его средней биомассе (3,62 г/м²) окажется равным 1,57. Таким образом, в данном ручье около 40% суммарной продукции мирных и хищных животных или 45% продукции мирных расходовалось на пищевые потребности хищников, что определило сравнительно низкие значения Р/В-коэффициента биоценоза.

В речном континууме по мере продвижения к зоне потамали все большее значение в потоках энергии сообществ беспозвоночных животных приобретают зоопланктонные организмы. Особенно велико значение зоопланктона в пойменных озерах, где на долю обитателей толщи воды может приходиться до 96% от энергии, ассимилированной всеми беспозвоночными животными (Иванова, 1985). Важно, что именно пойменные озера являются основным поставщиком организмов зоопланктона в реки.

Как и среди бентосных организмов в планктонных сообществах выделяют мирных и хищных животных. На большом фактическом материале М.Б.Ивановой (1985) было показано, что в незагрязненных озерах и водохранилищах различных климатических зон отношение продукции первичных консументов зоопланктона к продукции фитопланктона составляет в среднем 8%, а продукции планктонных хищников к продукции мирного зоопланктона - 14%. Поскольку полученные соотношения полностью соответствуют теоретическим положениям современной экологии, то нет оснований считать, что в речных системах могут быть получены принципиально иные соотношения. Так, В.Н.Кузьмич и З.М.Дзюменко (1983), исследуя в течение 3-х лет (1979-1981) баланс энергии зоопланктона р. Виллой, показали, что на незагрязненном участке этой реки продукция хищного зоопланктона составляла от 1,6 до 13,7% продукции мирного, при этом среднее значение Р/В-коэффициента биоценоза планктонного сообщества за сезон оказалось близко к 11.

Используя приведенные выше параметры, попробуем оценить среднюю биомассу зоопланктона в потамали Нижнего Амура исходя из величин первичной продукции планктона, а полученные результаты сопоставить с реально наблюдаемыми показателями. Как было показано ранее, первичная продукция за год на Нижнем Амуре составляет около 45 гС/м^2 или с учетом переходных коэффициентов (см.: Алимов, 1989) - 480 ккал/м^2 . Исходя из этой величины годовая продукция мирного зоопланктона в Амуре будет равна 38 ккал/м^2 , а хищного - $5,3 \text{ ккал/м}^2$. Примем, что коэффициент K_2 и усвояемость для хищных планктонных животных равны соответственно 0,35 и 0,8 (Кузьмич, Дзюменко, 1983), тогда рацион хищников в Амуре составит почти 19 ккал/м^2 , а продукция биоценоза - $24,3 \text{ ккал/м}^2$. Учитывая, что Р/В-коэффициент биоценоза равен 11, средняя биомасса планктона окажется равной $2,2 \text{ ккал/м}^2$ или с учетом средней калорийности сырого вещества планктона, равного $0,4 \text{ ккал/г}$ сырой массы, - $5,5 \text{ г/м}^2$. С учетом средней глубины Амура, равной 10 м, средняя биомасса планктона в 1 м^3 воды будет составлять около 0,5 г. По данным В.В.Сафонова (1979), биомасса зоопланктонных животных в разные гидрологические фазы Амура изменяется от 0,01 в период паводка до $2-2,5 \text{ г/м}^3$ в период межени и с учетом значительно большей продолжительности паводкового периода в среднем близка к $0,6-0,8 \text{ г/м}^2$. Таким образом, полученная нами расчетным путем величина биомассы зоопланктона оказалась соответствующей наблюдаемым в природе значениям, что указывает на сходный характер потоков энергии через планктонные сообщества в стоячих водоемах и в реках.

Продукция популяции рыб, как и беспозвоночных животных, представляет собой сумму прироста массы составляющих ее особей за определенное время. Как указывает А.Ф.Алимов (1989), некоторые исследователи часто отождествляют рыбопродукцию с такими понятиями, как рыбопродуктивность, уловы рыб или прирост ихтиомассы выживших за год особей, что приводит к возникновению путаницы и противопоставлению гидробиологии рыбохозяйственной науке, а также свидетельствует об отставании последней в исследовании биологической продуктивности. Основная сложность при расчетах продукции рыб заключается в трудности определения численности рыб конкретных возрастов. Имеющиеся способы их оценки (Засосов, 1976; Риккер, 1979; Руденко, 1985 и др.) не позволяют непосредственно определить абсолютную численность рыб, особенно младших возрастов. Особая сложность в оценке абсолютной численности рыб возникает при работе на реках, являющихся по сравнению с озерами более открытыми системами.

В то же время сообщества рыб представляют собой один из важнейших компонентов речных экосистем и наиболее значимы в хозяйственной деятельности человека как источник пищевых продуктов, в том числе высококачественных. Многие популяции рыб относятся к высшим звеньям трофической цепи и таким образом могут оказывать существенное стабилизирующее воздействие на структурно-функциональные характеристики сообществ речных гидробионтов в целом (Смит, 1976). Давно замечено, что в речном континууме происходит достаточно четкая смена сообществ рыб, на основе которой часто проводят региональную классификацию текущих вод. В частности, в европейских реках зоны ритрала и потамали хорошо сочетаются с областями, названными по наиболее характерным видам рыб (Illies, 1961; Леванидова, 1982): эфиритраль - верхняя форелевая область; метаритраль - нижняя форелевая область; гипоритраль - хариусовая область; эпипотамаль - усачевая область; метапотамаль - лещевая область; гипопотамаль - ершово-камбальная область.

Аналогичная закономерность в распределении рыб прослеживается и в дальневосточных реках (Никольский, 1948, 1953, и др.). Например, в верховьях обследованной нами р. Пильды (бассейн Нижнего Амура) среди рыб наиболее многочислен оказался амурский хариус *Thymallus arcticus grubel* Dyb., в зоне гипоритрала - ленок *Brachymystax lenok* (Pall.) и таймень *Hucho taimen* (Pall.), а в зоне потамали - серебряный карась *Carassius auratus gibelio* Bl. и амурская щука *Esox reicherti* Dyb. Важно отметить, что характерной особенностью ихтиофауны потамали бассейна Нижнего Амура является также наличие большого количества мелких бентосоядных рыб, питающихся инфауной, а также рыб, которые по типу питания не находят себе аналогов в водах Европы и Сибири: толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* Val., питающегося фитопланктоном, и белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.), питающегося высшей растительностью (Никольский, 1950).

Тем не менее для многих видов пресноводных рыб характерны крупномасштабные сезонные миграции, позволяющие им использовать для нагула, нереста или проведения зимовки различные участки речного бассейна, часто расположенные за многие десятки и сотни километров друг от друга. Например,

для большинства видов амурских рыб русло Амура, его притоки и пойменные озера представляют собой единый экологический комплекс. В частности, многие фитофильные промысловые рыбы Амура на лето заходят в крупные пойменные озера для размножения и нагула. Зимовка же их, из-за промерзания озер, возможна только в русле Амура. На зиму в основное русло Амура также заходят обитатели более мелких горных и предгорных притоков (Никольский, 1953).

Наиболее далекие миграции из амурских рыб совершают проходные лососи. Крупная осенняя кета *O. keta* inf. *autumnalis* Berg. в большом количестве поднимается по Амуру выше Хабаровска, более мелкая летняя кета *Oncorhynchus keta* typ. обычно не идет выше г. Комсомольска-на-Амуре. У горбуши *O. gorbuscha* (Walb.) основные нерестовые реки располагаются в бассейне лимана Амура, много горбуши идет в крупный приток Амура - р. Амгунь. Во время миграции вверх по реке амурские лососи прекращают питание. Достигнув своих нерестилищ и отложив икру, все они погибают. Скат молоди лососей приурочен к темному периоду суток и совпадает с активным дрейфом речного бентоса (Леванидова, Леванидов 1962). Большая часть скатившейся молоди кеты, выйдя из лимана Амура, погибает с севера о. Сахалин и вдоль его восточного берега движется на юг к берегам Японии. Часть молоди горбуши после ската уходит на север в Охотское море, другая часть через пролив Невельского идет для нагула в Японское море (Никольский, 1953). Осенью в Амур из моря также входит минога *Lampetra japonica* (Mori.), а весной - корюшка-зубатка *Osmerus eperianus dentex* Steind.

Состояние запасов как жилых, так и проходных видов рыб во многом определяется состоянием их кормовой базы и характером реки. В верховьях рек, в зоне ритрали, в основном нагуливается молодь лососевых рыб. Основу их корма составляют бентосные организмы и попадающие на поверхность потока наземные беспозвоночные. Годовая продукция лососевых рыб на участках ритрали может изменяться в широких пределах и, например, в реках Северной Норвегии колеблется от 0,09 до 8 г/м² (Power, 1973), в ручьях Дании - от 10 до 18,6 г/м² (Mortensen, 1977), в р. Уай (Уэльс) - от 2,9 до 19,7 г/м² (Milner et al., 1978), в реках Англии - от 3 до 12 г/м² (Le Cren, 1969), в некоторых реках США - от 10 до 20 г/м² (Waters, 1977), в одном из небольших водотоков бассейна Миссисипи - до 17 г/м² (Waters, Hokenstrom, 1980), а в р. Упины (Западная Литва) может достигать 33,4 г/м² (Сукацкас, 1978). Важно, что столь высокие показатели продукции лососевых рыб в реках вполне сопоставимы со средними за год показателями биомассы донных животных (см. раздел главы 3 "Распределение, численность и биомасса беспозвоночных животных в исследованных реках"). Учитывая, что P/B-коэффициент биоценоза бентосных организмов на участках ритрали обычно не высок и составляет около 1-2,5, можно сделать вывод, что значительная доля в обеспеченности кормовых потребностей лососевых рыб, здесь может принадлежать наземным беспозвоночным.

Действительно, многие авторы указывали на высокую долю наземных беспозвоночных в пищевом рационе молоди лососевых и некоторых других видов рыб (Needham, 1928; Константинов, 1950; Боруцкий, 1952; Thomas, 1962; Смирнов и др., 1978; Шустов, 1983, и др.). Нами, при контрольных отловах в 1992 г. в зонах эпи- и метаритрали р. Седанка молоди мальмы *Salvelinus alpinus malma* Walbaum, симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) и китайского голяна *Phoxinus lagowskii oxycephalus* (Saurage et Dabry) было установлено, что в

конце мая, июне и первой половине июля рацион этих рыб состоял только из наземных беспозвоночных, в основном из цикад. Таким образом, обеспеченность кормом рыб, обитающих в верховьях лососевых рек во многом связана с развитием наземных сообществ, что указывает на высокую открытость этих речных систем и тесную их связь с наземными системами практически на всех трофических уровнях.

По мере увеличения мощности потока и его ширины происходит смена ихтиологических комплексов, при этом роль аллохтонного органического вещества в общих потоках энергии речных сообществ очевидно снижается, а питание многих видов рыб становится менее зависимым от наземных организмов. Например, известно, что амурский хариус, обитающий на верхних участках ритрали бассейна Амура, питается исключительно воздушными насекомыми (Константинов, 1950), а то время как у молоди ленка и тайменя, обитающих в гипоритрали, основной пищей служат личинки водных насекомых (Боруцкий, 1952). Следовательно, в зонах гипоритрали и эпипотамали следует ожидать снижения продукции рыб, т.к. здесь обычно наблюдаются низкие значения биомассы донных животных, а планктонные сообщества еще не развиты. В частности, в бассейне Верхнего Амура продукция рыб в таких зонах обычно не превышает 3 г/м² (Стрижова и др., 1991).

В зонах потамали особое значение в функционировании ихтиоценозов приобретают планктонные сообщества. Например, Е.В. Боруцкий (1952) специально указывал на колоссальное, по его словам, значение планктона в жизни амурских рыб. Он отмечал, что "... те участки бассейна, которые отличаются наибольшим богатством планктона, имеют наиболее богатую качественно и количественно ихтиофауну и являются наиболее ценными промысловыми угодьями." (Боруцкий, 1952, с. 223).

В предыдущем разделе этой главы нами было показано, что потоки энергии в речном планктоне имеют сходный характер с таковыми стоячих водоемов. Учитывая же особенности питания амурских рыб (Никольский, 1950) очевидно следует ожидать и достаточно строгую зависимость величины рыбопродукции потамали от уровня трофности водотока. Если это допущение принять в качестве правомерного, тогда продукцию рыб на участках потамали и в пойменных озерах в первом приближении можно оценить по величине первичной продукции планктона, а в водотоках и водоемах, где прозрачность воды не определяется минеральной взвесью, - по величине прозрачности воды.

При ориентировочных расчетах продукцию рыб обычно находят по среднегодовому вылову, учитывая, что

$$Y_f = (1/3) P_f \quad (28)$$

где Y_f - вылов рыб; P_f - продукция рыб (Бульон, Винберг, 1981).

Известно, что среднегодовой вылов рыб независимо от их видового и возрастного состава, а также от видового состава кормовых организмов в континентальных водоемах находится в зависимости от величины их первичной продукции и в первом приближении может быть оценен как:

$$Y_f = (1,8 \cdot 10^{-3}) A \quad (29)$$

где Y_f - вылов рыб в ккал/м² в год; A - суммарная первичная продукция в ккал/м² в год (Бульон, Винберг, 1981).

Соотношение между прозрачностью воды в водоеме и среднегодовым выловом рыбы

S, м	Yf, кг/га	Pf, кг/га	S, м	Yf, кг/га	Pf, кг/га
0,6	95,2	286	3,2	13,4	40
0,8	68,0	204	3,4	12,5	38
1,0	52,4	157	3,6	11,7	35
1,2	42,3	127	3,8	11,0	33
1,4	35,4	106	4,0	10,3	31
1,6	30,2	91	4,2	9,8	29
1,8	26,3	79	4,4	9,3	28
2,0	23,3	70	5,0	8,0	24
2,2	20,8	62	6,0	6,4	19
2,4	18,8	56	7,0	5,4	16
2,6	17,1	51	8,0	4,6	14
2,8	15,7	47	9,0	4,0	12
3,0	14,5	44	10,0	3,5	10

Важно отметить, что для водоемов, где измерения прозрачности воды, оценка вылова рыбы и рыбопродуктивности проведены достоверно, отмечаются хорошие совпадения по соотношению перечисленных параметров, наблюдаемых в природе и найденных по таблице 14. Например, в оз. Шучьем (Бурятия) при средней прозрачности воды 3,7 м вылов рыбы в среднем за 1980-1982 гг. составил 12 кг/га (Бульон, 1983б), а рыбопродуктивность - около 33 кг/га (Исследование взаимосвязи..., 1986). При средней многолетней прозрачности воды в Псковском и Чудском озерах, соответствующей 1,5 м и 2,8 м, в среднем 2,1 м (Куллус, Мерила, 1966), средний вылов рыбы в них составил 24,6 кг/га (Пиху, 1966). Интересно, что в оз. Жемчужное (Ленинградская обл.) после внесения в водоем минеральных удобрений произошло усиленное развитие фитопланктона, вызвавшее снижение прозрачности воды в среднем за сезон до 0,6 м и соответствующее ему повышение вылова рыбы до 106 кг/га (Баранов, Лихарева, 1981).

В свою очередь А обычно связана с прозрачностью воды в водоеме через величину содержания хлорофилла "а" в планктоне и суточное ассимиляционное число (САЧ). Действительно, В.В. Бульоном (1977) было показано, что прозрачность воды по диску Секки в неокрашенных водоемах связана с содержанием хлорофилла "а" в планктоне уравнением:

$$Ch = 57,7S^{-2,17}, \quad (30)$$

где S - прозрачность воды в м; Ch - содержание хлорофилла "а" в мг/м³.

Зная САЧ на оптимальной глубине и Ch, легко найти максимальную скорость фотосинтеза в единице объема воды:

$$A_{max} = Ch(САЧ), \quad (31)$$

где A_{max} - максимальная скорость фотосинтеза в мгС/м². При этом важно, что A_{max} с величиной первичной продукции находится в простой связи (Бульон, 1983б):

$$A' = (A_{max})S, \quad (32)$$

где A' - суммарная первичная продукция в мгС/м² в сутки. Учитывая продолжительность вегетационного сезона на определенной широте, оценим суммарную первичную продукцию за год:

$$A'' = A'T, \quad (33)$$

где A'' - суммарная первичная продукция в мгС/м² в год; T - продолжительность вегетационного сезона с сутках. Используя известный коэффициент 11,2 ккал/мгС, получим величину А в ккал/м² в год:

$$A = 0,0112A'', \quad (34)$$

Существенно, что в нашем случае Y_f, как и А, имеют размерность ккал/м² в год. Чтобы оценить вылов рыбы (Yf) в кг/га в год, примем, что средняя калорийность рыб (С) составляет 1000 ккал/кг сырой массы (Исследование взаимосвязи..., 1986). Поскольку 1 га = 10 000 м², тогда:

$$Y_f = (Y_f'/C)10000, \text{ или } Y_f = 10Y_f', \quad (35)$$

Отметим, что в приведенной схеме счета имеются два переменных параметра, значения которых нам неизвестны: САЧ и Т. В этой связи заметим, что среднее за сезон САЧ обычно изменяется в небольших пределах, и, например, для планктона умеренных широт его максимальные значения на оптимальной глубине близки к 30 мгС/мг (Бульон, 1983а). При этом в определенных широтах вегетационный сезон также изменяется в небольших пределах и, например, для средних широт имеет продолжительность около 150 суток. Таким образом, открывается возможность Y_f и S связать напрямую. При принятых допущениях эта связь для умеренных широт в первом приближении может быть выражена уравнением:

$$Y_f = 52,35S^{-1,17}, \quad (36)$$

где Y_f - вылов рыбы в кг/га в год; S - прозрачность воды в м.

Используя равенства 28 и 36, нами проведена оценка Y_f и P_f при разных значениях S, результаты которой сведены в таблицу 14. Еще раз отметим, что уравнение 36 применимо только к водоемам и водотокам, прозрачность воды которых не определяется минеральной взвесью и находится в пределах от 0,5 до 11 м. В частности, это уравнение справедливо для водных объектов с высокой прозрачностью воды и низкой цветностью, или для эвтрофированных водоемов с менее прозрачной водой, окрашенность которой, если она есть, "затеняется" развитым фитопланктоном.

Заключение

Исходя из всего изложенного можно заключить, что для рек, расположенных в зоне муссонного климата, характерно практически полное отсутствие высшей водной растительности, а для горных и предгорных областей - фито и зоопланктона. Однако в таких реках сообщества донных беспозвоночных, несмотря на периодическое воздействие частых летних паводков, оказались способными достигать более высокого количественного развития по сравнению с многими другими регионами, где климат более умеренный.

В целом для дальневосточных рек отмечен отрицательный баланс органических веществ, в том числе и в зоне ритрали, что указывает на гетеротрофный тип их метаболизма. Сообщества организмов на верхних участках речных систем практически на всех трофических уровнях оказались наиболее тесно связанными с наземными системами, при этом развитие водных беспозвоночных во многом определялось уровнем поступления allochthonного органического вещества, а рацион рыб - количеством наземных беспозвоночных, попадающих на поверхность водотока. По мере возрастания порядка реки происходило усиление значения внутренних связей между гидробионтами, а в области потамали потоки энергии в речных системах в основном определялись величиной первичной продукции планктона и имели сходный характер с таковыми в стоячих водоемах.

В наиболее общих чертах распределение гидробионтов в исследованных реках соответствовало основным положениям концепции речного континуума. Так, в верховьях рек лесной зоны в сообществах донных животных преобладали амфиподы - основные разрушители листового опада. По мере увеличения порядка потока и улучшения условий освещенности все большее значение в биотическом балансе речных экосистем приобретали водорослевые обрастания камней. В сообществах зообентоса наблюдалось увеличение видового разнообразия организмов, а также преобладание личинок амфибиотических насекомых, главным образом, личинок поденок и сетеплутущих ручейников. Чаще всего наибольшее видовое разнообразие и наиболее высокую биомассу донные животные имели в области метаритрали. В зоне гипоритрали численность и биомасса бентосных организмов заметно снижались. Из состава биоценоза, как правило, исчезали амфиподы и резко уменьшалась плотность поселения личинок ручейников. Среди гидробионтов здесь доминировали личинки поденок, а на отдельных участках русла - моллюски. В области потамали высокое развитие в межень получали планктонные ракообразные. Среди организмов зообентоса преобладали крупные двустворчатые моллюски, личинки водных насекомых, олигохеты и нематоды.

Выявленные количественные закономерности роста массовых видов донных животных, а также средние значения калорийности их тела позволили оценить продукцию популяций водных беспозвоночных и их биоценозов. В результате проведенных расчетов было показано, что в речном континууме по мере удаления от истоков реки может происходить уменьшение P/B -коэффициентов донных биоценозов, что, очевидно, связано с увеличением сложности этих систем и возрастанием в их составе доли хищников. Наиболее низкопродуктивными биоценозы бентосных организмов оказались в зоне метаритрали, при этом их годовой P/B -коэффициент находился в пределах 1,0-1,8. Однако, как следует из литературных источников, рыбопродукция на низкопродуктивных участках рек могла иметь достаточно высокие значения, что, очевидно, связано с высокой долей наземных беспозвоночных в пищевом рационе обитающих на таких участках рыб. В зоне гипо-

ритрали продукция рыб, вероятно, снижалась, а в области потамали - в основном определялась трофностью водотока. Очевидно, что установленные в речном континууме закономерности изменения составляющих энергетического баланса экосистем носят предварительный характер и требуют более строгой эмпирической проверки.

Almost total absence of higher water vegetation is characteristic of the rivers situated in the monsoon climate zone. The almost total absence of phyto- and zooplankton is also characteristic of those in mountain and foothill areas. But despite the repeated influence of summer floods the bottom invertebrate communities in such rivers appear to be able to a higher quantitative development compared with many other regions with the climate more moderate.

In general, far-eastern rivers show a negative balance of organic matter including also the ritral zone. This indicates a heterotrophic type of their metabolism. The organism communities in the upper parts of the rivers appeared to be linked closely with the terrestrial systems almost in all trophic levels. The development of the water invertebrates in this case was mainly defined by the level of the allochthonous organic matter input, while the fish ration did by the amount of terrestrial invertebrates getting at the water surface. As the rank of the river increases, the importance enlarges of the internal links between hydrobionts. In the potamal zone the energy flows in the river systems depend mainly upon the size of the primary plankton production and are similar to those in stagnant water reservoirs.

The most general pattern of the hydrobiont distribution in the rivers examined agrees well with the main points of the River Continuum Concept. Thus, in the headwaters of rivers of the forest zone amphipods, the main disruptors of leaf litter, dominated the communities of bottom animals. As the rank of the stream increases and the lighting conditions are enhanced, the significance of algal fouling on the stones increases in the biotic balance of the river ecosystems. Within the communities of zoobenthos the specific diversity of organisms enlarges and the larvae of amphibious insects begin dominate there, mainly the larvae of mayflies and web-building caddisflies. The highest specific diversity and biomass of benthic animals were found primarily in the metaritral zone. In the hyporitral zone the abundance and biomass of the benthic animals considerably decreased. Amphipods usually disappeared from the biocenoses and the density of settling of the caddisfly larvae felt down. The mayfly larvae usually dominated the hydrobiont structure there (in the certain parts of the river bed it was dominated by molluscs). In the potamal zone the plankton crustaceans represented during low water periods a highly developed group. The large pelecypods, larvae of water insects, oligochaetes and nematodes dominated the zoobenthos.

The quantitative characteristics of the growth of common species of bottom animals ascertained here and mean values of their body calorific value allow to estimate the population production of water invertebrates and their biocenoses. The calculations showed that within the river continuum as farther from the headwaters, the P/B ratio for bottom biocenoses may decrease. This is probably related to the increase of the complexity of these systems and enlarging of the share of predators in their structure. The biocenoses of benthic animals in the metaritral zone revealed the lowest production size and their P/B ratio value varied within the limits of 1.0-1.8. But as it follows from the existing literature sources, the fish production in these low productivity parts of rivers may reach relatively high values. This is evidently due to the large share of terrestrial invertebrates in the ration of fishes inhabiting these areas. In the hyporitral zone the fish production probably decreased while in the potamal zone it was mainly defined by the stream trophic pattern. The peculiarities of the variations in components of the ecosystem balance of energy ascertained here for the river continuum may be considered obviously as preliminary results only and need more careful examination and confirmation.

Под дрейфом гидробионтов в настоящее время понимают перемещение беспозвоночных животных в речном потоке вниз по течению (Waters, 1972). Мигрирующими в толще воды донными животными питаются мальки лососей и другие ценные виды рыб. За счет дрейфа беспозвоночных обеспечивается транспорт кормовых организмов с высокопродуктивных мелководных участков реки в места массового скопления рыбы, например, в заводи (Mason, Chapman, 1965). Важно, что скат молоди лососей рода *Oncorhynchus* совпадает с периодом максимальной интенсивности бентостоя (Леванидова, Леванидов, 1962), вследствие чего донные организмы могут выполнять роль "буфера", смягчающего выедание мальков хищниками. Таким образом, повышение кормовой базы рыбохозяйственных водотоков, разработка эффективных охранных мероприятий невозможны без знания экологии бентосных животных и особенно их дрейфа. Очевидно, что посредством дрейфа как бентосных организмов, так и взвешенного органического вещества осуществляется прямая взаимосвязь сообществ на нижележащих по течению участках русла с вышележащими. Следовательно, оценка масштабов таких взаимосвязей является одним из важнейших элементов в развитии теории речных сообществ.

В настоящем разделе монографии рассмотрены основные особенности дрейфа массовых видов гидробионтов в условиях муссонного климата Дальнего Востока. Предпринята попытка количественно выразить значение дрейфа животных в функционировании реофильных сообществ, в том числе в процессах их биологического продуцирования. Для различных участков рек проведены расчеты дистанции дрейфа гидробионтов и взвешенного органического вещества сестона. Особое внимание в работе уделялось поиску количественных оценок дрейфа организмов, учитывающих не только гидрологию водотока, но и динамику популяций, величину их продукции. Основные работы по изучению закономерностей дрейфа были проведены в бассейне Амура на реках Бурее, Пильде и Ухте. Отдельные исследования проводились также на р. Кедровая (Южное Приморье) и некоторых реках Магаданской области.

Видовая и размерная структура реосиртона

Активный дрейф гидробионтов в исследованных реках происходил в основном в ночные часы, а у некоторых видов в период вечерних и утренних сумерек. Пассивный снос беспозвоночных, как правило, был незначительным и, например, в р. Бурее в конце лета 1976 г. от общего дрейфа гидробионтов составлял 17% по численности и 5% по биомассе. Среди дрейфующих организмов в Бурее преобладали личинки поденок (51% по численности и 49% по биомассе), хирономид (соответственно по 18%) и веснянок (15 и 14%). Доминирующие на грунте *H. soldatovi* составляли 28% от общего числа беспозвоночных в дрейфе и 30% биомассы, а *Capniidae* gen. sp. juv. - соответственно 9 и 2%. Снос *H.*

soldatovi происходил только в ночные часы, а ночной дрейф личинок капниид по численности составил 85% суточного.

В р. Ухте в конце лета 1977 г. в дрейфе доминировали личинки хирономид, составляя 60-80% от общего числа мигрантов и 2-8% их биомассы, амфиподы (10-30 и 50-80%) и *C. altaica* (3-6 и 6-20%). В конце лета 1978 г. численность личинок хирономид в реке была ниже, до 10-20% уменьшилась и их доля в дрейфе. Соответственно увеличилась в дрейфе доля гаммарусов (55-70% по численности и 54-65% по биомассе) и *C. altaica* (5-7 и 10-12%). Иная структура реосиртона оказалась в р. Ухте в июле 1979 г. Как и на грунте (см. табл. 4) среди дрейфующих животных в этот период доминировали 5 групп беспозвоночных: личинки мошек (32 и 23%), *G. lacustris* (15 и 35%), *Ps. fenestratum* (25 и 4%), *Am. montanus* (6 и 30%) и *Eph. aurivillii* (7 и 1%). Незначительной в середине лета оказалась роль дрейфующих личинок хирономид (4,5% численности и 1% биомассы) и *C. altaica* (1 и 3%). В сентябре того же года, после вылета имаго некоторых видов насекомых, в бентостое вновь возросла роль *G. lacustris* (66 и 58%), *C. altaica* (4 и 24%) и личинок хирономид (19 и 1,5%). После вылета в конце сентября имаго *C. altaica* и некоторых видов хирономид, в дрейфе стали доминировать *G. lacustris* (57 и 72%) и молодые личинки веснянок (23 и 10%), среди которых преобладали капнииды. Единично в дрейфе участвовали олигохеты, клещи, личинки мух.

В р. Пильде в июле 1978 г. в бентостое на каждой из исследованных станций (см. табл. 5) доминировали 5-7 видов или групп видов. На 1-й станции это были *G. lacustris* (20% численности и 38% биомассы), личинки мошек (21 и 29%), хирономид (13 и 2%), *Eph. aurivillii* (13 и 11%), *Ps. fenestratum* (12 и 5%) и *C. altaica* (10 и 5%). На 4-й станции - *G. lacustris* (31 и 47%), личинки хирономид (26 и 9%), *Eph. aurivillii* (21 и 18%), *C. altaica* (6 и 9%) и *Ps. fenestratum* (5 и 2%). На 5-й - *G. lacustris* (20 и 38%), *Eph. aurivillii* (33 и 13%), личинки мошек (11 и 13%), хирономид (12 и 2%), *C. altaica* (5,5 и 6%) и *Ps. fenestratum* (6 и 5%); на 6-й - *Eph. aurivillii* (37 и 27%), *G. lacustris* (14 и 23%), *B. bioculatus* (12 и 15%), личинки хирономид (10 и 4%), мошек (6 и 7%), веснянок (6 и 7%), ручейников (5 и 2%). Те же виды достигали значительного количественного развития и на грунте (см. табл. 5).

Результаты измерения длины тела донных беспозвоночных из проб грунта и дрейфа показали, что у разных видов разные размерные группы особей могут проявлять неодинаковую склонность к дрейфу. Так, в р. Бурее ювенильные, длиной до 2,5 мм, личинки *H. soldatovi* при вероятности 0,95 на грунте составили $45 \pm 18\%$ популяции, а в дрейфе их доля увеличилась до $95 \pm 3\%$ (рис. 17, I). При $t_{\alpha}=5,6$ (критерий достоверности разности) и $\nu=322$ (число степеней свободы разности) разность оказалась в высшей степени достоверной. На гистограммах размерного состава *Capniidae* gen. sp. juv. (рис. 17, II) видно, что популяция в р. Бурее состояла из двух размерных групп, и самые крупные личинки достигали длины всего 3 мм. Особи 1-й размерной группы, длина которых не превышала 1,6 мм, на грунте составили $50 \pm 9\%$, а в дрейфе - $60 \pm 11\%$. Однако в этом случае разница оказалась недостоверной ($t_{\alpha}=1,5$; $\nu=191$).

Популяции личинок *Eph. aurivillii* на 4-й станции в р. Пильде состояла из трех основных размерных групп: недавно отрожденной молоди длиной от 0,7 до 1,5 мм; особей, длина которых составляла от 2 до 6 мм, и единично встречающихся взрослых личинок длиной более 8,5 мм (рис. 17, III). Личинки первой

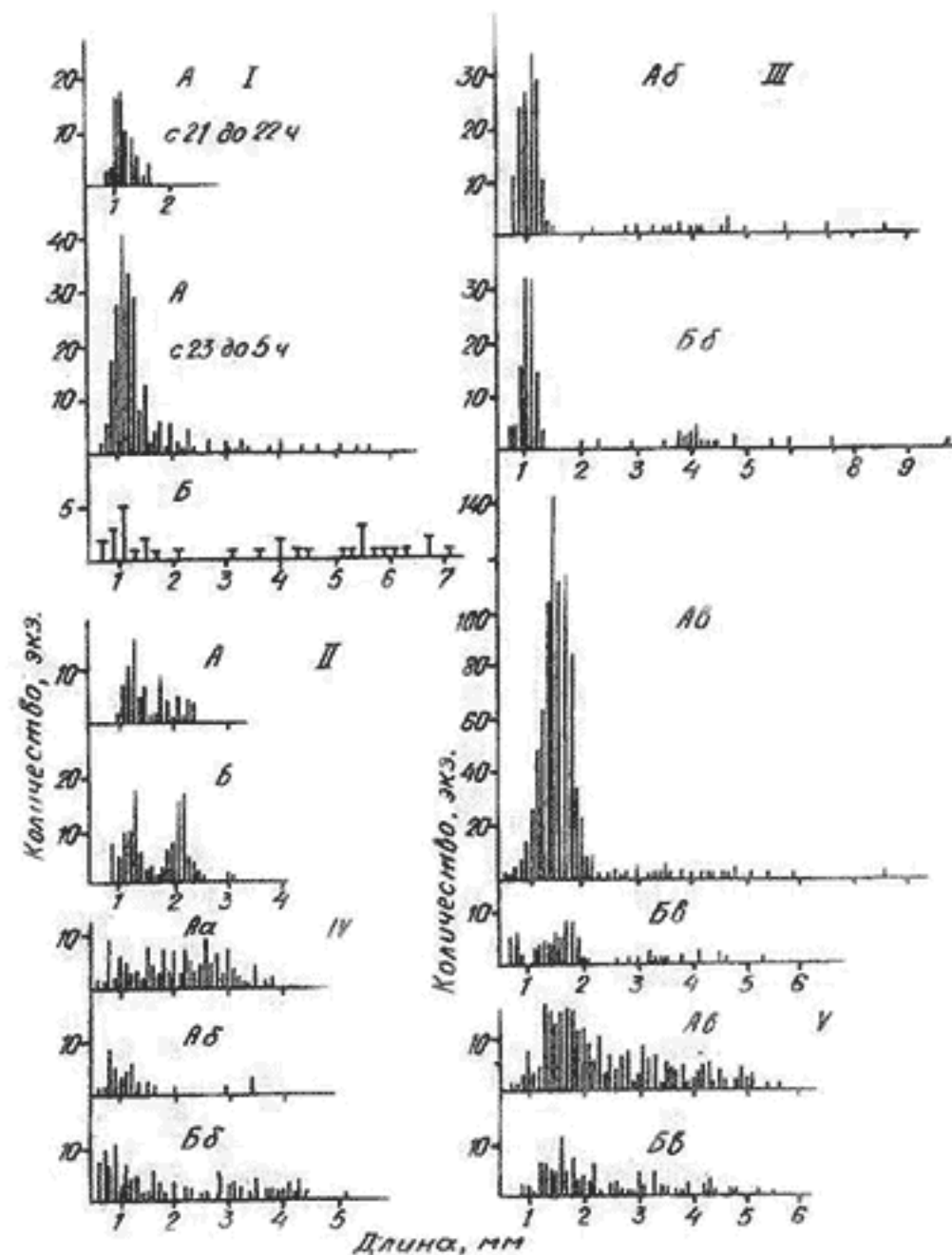


Рис. 17. Размерный состав *H. soldatovi* (I), *Capniidae* gen. sp. juv. (II) в р. Бурея и *Eph. aurivillii* (III), *Ps. fenestratum* (IV) и *B. bioculatus* (V) в р. Пильде: А - дрифт; Б - грунт (а - 1-я, б - 4-я, в - 6-я станции р. Пильды)
 Fig. 17. Size structure in *H. soldatovi* (I), *Capniidae* gen. sp. juv. (II) in the Bureya River; *Eph. aurivillii* (III), *Ps. fenestratum* (IV), and *B. bioculatus* (V) in the Pilda River: "А" - the drift; "Б" - the substrate ("а" - the first, "б" - the fourth, and "в" - the sixth stations on the Pilda River respectively)

возрастной группы на грунте составляли $81 \pm 7\%$ численности. В дрифте их доля увеличилась до $85 \pm 5\%$, но разница оказалась недостоверной ($t_d=1,8$; $v=274$). На 6-й станции длина личинок первой возрастной группы не превышала 2,3 мм (рис. 17, III), и их доля на грунте составляла $81 \pm 9\%$, а в дрифте - $96 \pm 1\%$, причем такая разница оказалась вполне достоверной ($t_d=3,3$; $v=920$).

В р. Пильде в популяции *Ps. fenestratum* не было отмечено четко выраженных размерных групп (рис. 17, IV), что, вероятно, связано с длительным периодом размножения этого вида и сравнительно небольшими размерами взрослых личинок (около 5 мм). Однако, если условно особей *Ps. fenestratum* разделить на две возрастные группы: до 2 мм и более 2 мм, то на 4-й станции более молодые личинки на грунте составили $58 \pm 10\%$, а в дрифте их роль оказалась значительно выше: $86 \pm 12\%$ ($t_d=3,7$; $v=139$).

Не было отмечено в р. Пильде четко выраженных размерных групп в популяции *B. bioculatus* (рис. 17, V). По мере увеличения размеров личинок от 0,7 до 5,6 мм их численность в пробах закономерно снижалась. Условно разделив популяцию на ювенильных (длиной до 2,5 мм) и более взрослых личинок (длиной более 2,5 мм), мы не обнаружили между ними различий по степени участия их в сносе. Доля молоди на грунте составила $65 \pm 9\%$ и почти столько же ($66 \pm 6\%$) среди дрейфующих особей.

Отличались по активности в дрифте разные размерные группы *G. lacustris*. Например, в р. Ухте в июле 1979 г. популяция амфипод наиболее четко различалась на особей длиной от 2,5 до 6,6 мм и свыше 6,6 мм, при этом доля более мелких особей на грунте составляла $62 \pm 14\%$, в дрифте - $86 \pm 4\%$ и полученная разница оказалась вполне достоверной ($t_d=3,4$; $v=437$). Более высокая активность ювенильных рачков по сравнению с более взрослыми особями была отмечена в р. Ухте и в осенние месяцы (рис. 18). Сходные результаты были получены и на р. Пильде (рис. 19).

Таким образом, основу эконисиртона в исследуемых реках составляли подвижные беспозвоночные, доминирующие и на грунте. Прикрепленные к субстрату организмы, такие как *N. ussuriensis*, *Gl. altaicum*, бляфароцериды, либо способные передвигаться по грунту, но имеющие массивные домики личинки *Anisogamodes* sp., в активном дрифте участия не принимали. По-видимому, случайный характер имел дрейф клещей и обитателей песчаного наполнителя - олигохет, нематод, личинок мух. Из сказанного следует, что речных донных беспозвоночных можно разделить на две группы: способных к активным миграциям и не участвующих в них. Следовательно, структуру реосиртона нельзя рассматривать как зеркальное отражение структуры донного биоценоза.

Летом, в июньских пробах дрифта, так же как и на грунте, доминировало большее число видов и групп животных по сравнению с осенним периодом. В водной массе рек наблюдались совместные миграции видов, высокое количественное развитие которых на грунте отмечалось либо на плесах (например, *G. lacustris*), либо исключительно на перекатах (например, личинки мошек). В исследованных популяциях донных животных наибольшую склонность к дрейфу имели более молодые организмы. Реже размерный состав мигрирующих особей достоверно не отличался от такового на грунте.

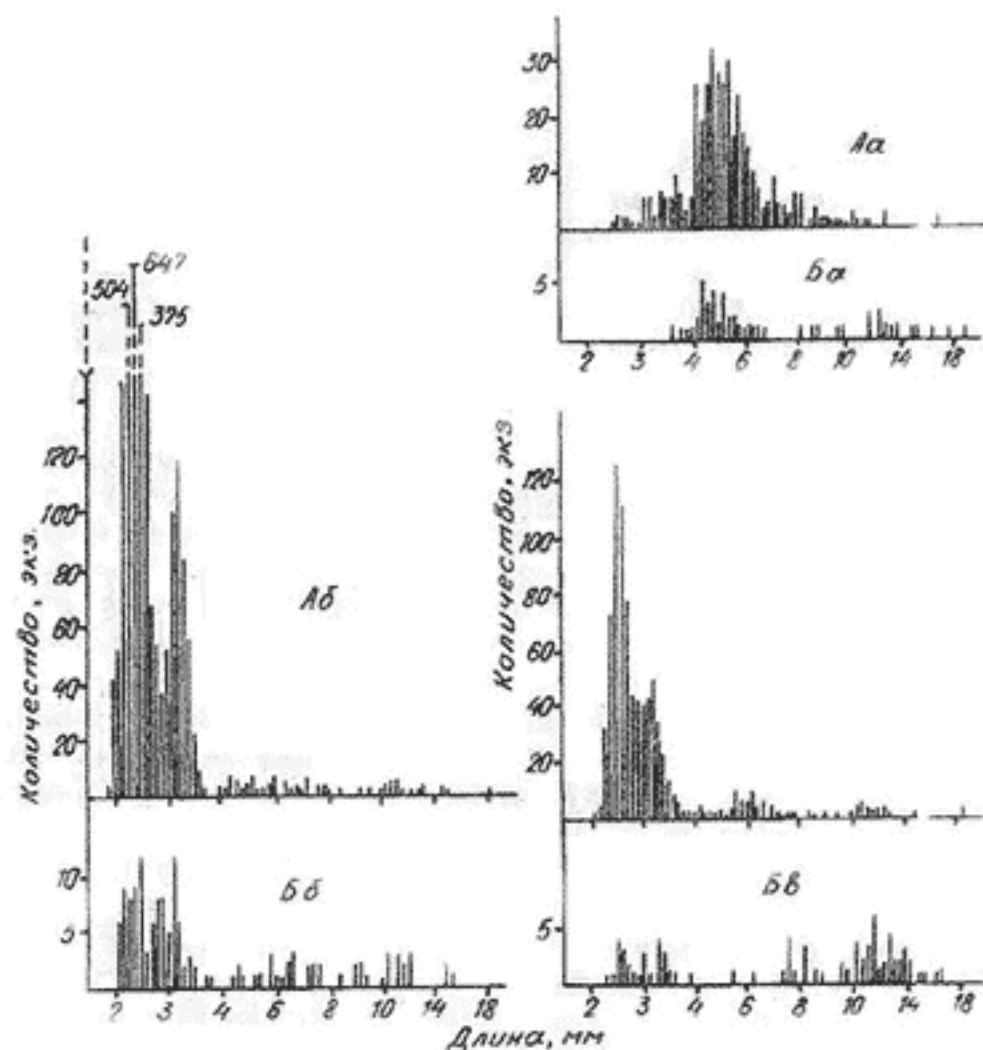


Рис. 18. Размерный состав *G. lacustris* в р. Ухте: А - дрейф; Б - грунт (а - 15-16 июля, б - 18-19 сентября, в - 9-10 октября 1979 г.)

Fig. 18. Size structure of *G. lacustris* in the Uhta River: "А" - the drift; "Б" - the substrate ("а" - July, 15-16; "б" - September, 18-19; "в" - October, 9-10, 1979)

Суточная динамика дрейфа

Активный дрейф - процесс чрезвычайно динамичный, и при исследовании поведения в нем различных групп гидробионтов важное значение приобретает фактор времени. При исследовании структуры дрейфующего бентоса, снесенного не за сутки, а в более короткие промежутки времени (например, 5-10 мин), мы в каждый отдельный период миграций можем получить результаты, резко отличающиеся от интегральных показателей. Это объясняется тем, что у разных гидробионтов в определенные периоды суток во многих случаях наблюдается разная ритмика активности и подъема в толщу воды. Для выявления закономерностей су-

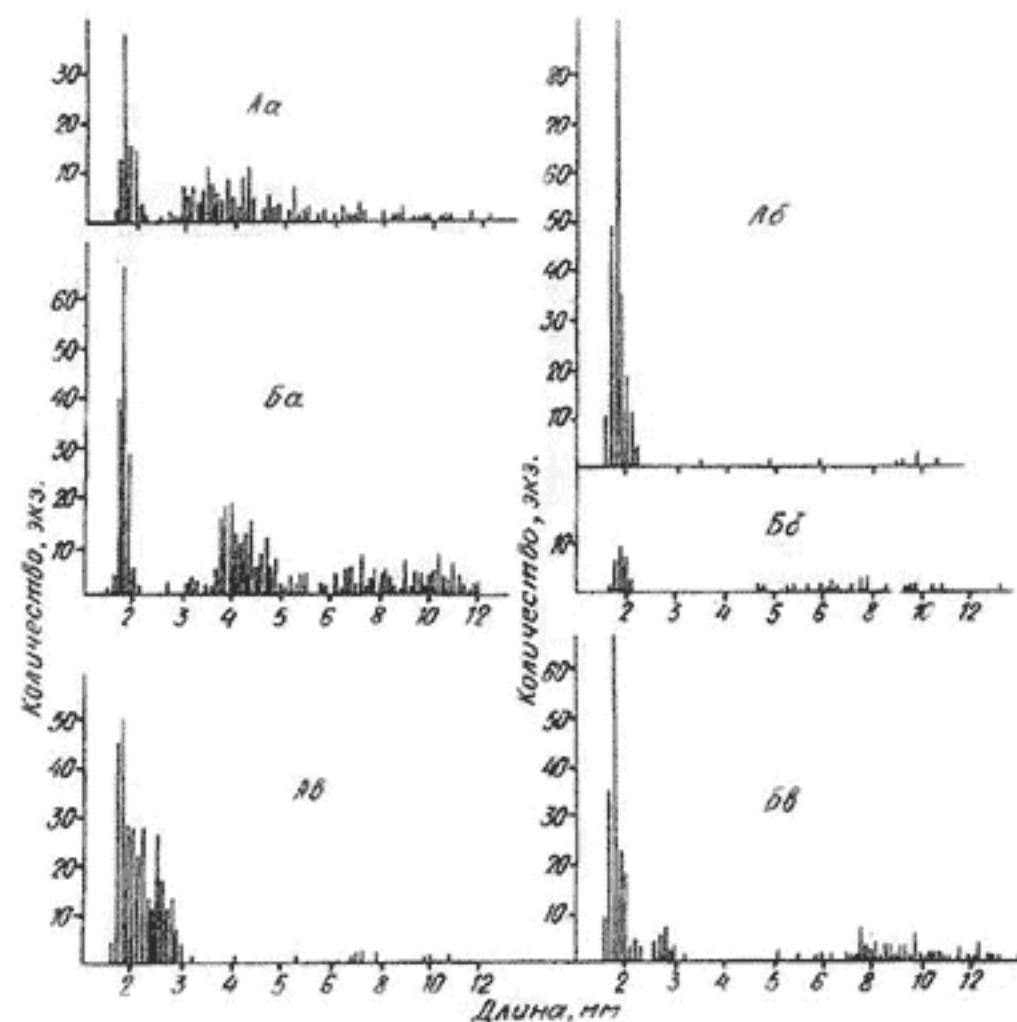


Рис. 19. Размерный состав *G. lacustris* в р. Пильде: А - дрейф; Б - грунт (а - 1-я, б - 4-я, в - 6-я станции)

Fig. 19. Size structure of *G. lacustris* in the Pilda River: "А" - the drift; "Б" - the substrate ("а" - the first, "б" - the fourth, and "в" - the sixth stations respectively)

точной ритмики дрейфа рассмотрим снос наиболее доминирующих в исследованных реках видов или их отдельных групп.

Например, в р. Бурее в начале сентября 1976 г. у *H. soldatovi* в ночь отмечалось два подъема в толщу воды. Из рисунка 20, 1 видно, что первый подъем начинался сразу после наступления темноты и через 1,5 часа (в 22 ч.) достигал максимума. В это время с грунта поднимались в основном личинки ранних возрастных стадий развития. Их численность в этот период составила $24 \pm 5\%$ от хептагений, снесенных за сутки. С 23-х часов отмечался новый подъем личинок, который достигал максимума в 1 час ночи. Этот пик численности совпадал с пиком биомассы, т.к. во втором подъеме участвовали и взрослые особи. После второго подъема в продолжении 4,5 часов наблюдалось достаточно равномерное уменьшение актив-

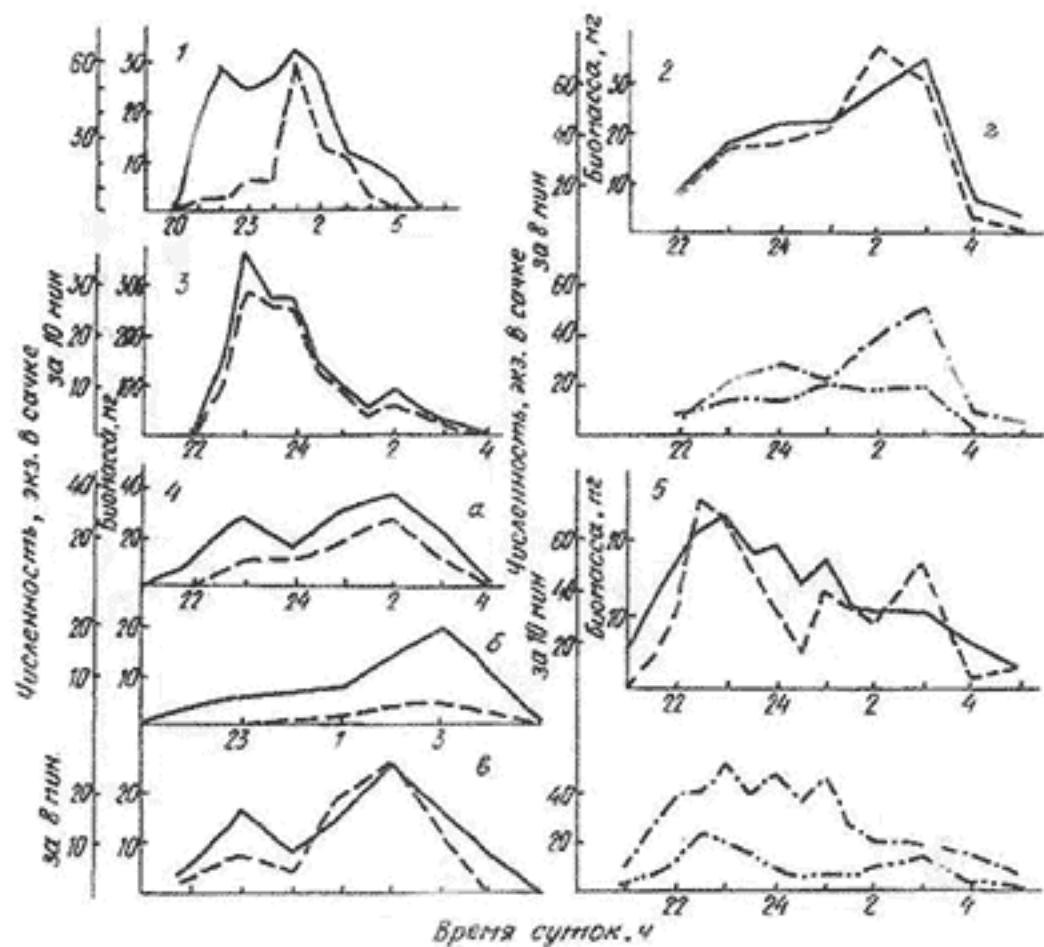


Рис. 20. Дрифт *H. soldatovi* (1) в р. Бурея, *B. bioculatus* (2) в р. Пильде, *Am. montanus* (3) в р. Ухте и *Ps. fenestratum* в р. Пильде (4) и Ухте (5) (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я, г - 6-я станции р. Пильды)

— — — — — общая численность; - - - - - общая биомасса;

· · · · · численность ювенильных личинок;

- · - · - численность взрослых личинок

Fig. 20. Drift of *H. soldatovi* (1) in the Bureya River, *B. bioculatus* (2) in the Pilda River, *Am. montanus* (3) in the Uhta River, and *Ps. fenestratum* in the Pilda (4) and Uhta (5) Rivers ("a" - the first, "b" - the fourth, "c" - the fifth, and "d" - the sixth stations on the Pilda River respectively)

"— — — — —" - total amount; "- - - - -" - total biomass

"· · · · ·" - amount of juvenile larvae

"- · - · -" - amount of full-grown larvae

ности мигрантов. С восходом солнца (между 5 и 6 час.) дрифт личинок прекращался.

Снос *B. bioculatus*, в массе наблюдавшийся на 6-й станции р. Пильды, начинался в вечерние сумерки после 21 ч. (рис. 20, 2). Наибольшим снос личинок оказался во второй половине ночи (после 1 ч.), составив $66 \pm 6\%$ по числен-

ности от их суточного дрифта. От суммарной за сутки численности сносимых взрослых особей (длина личинок более 2,5 мм) до 1 ч. ночи было снесено $39 \pm 10\%$ взрослых личинок, а доля ювенильных особей в этот период, относительно их суммарного дрифта, оказалась несколько меньше - $32 \pm 7\%$, однако такая разница оказалась недостоверной ($t_d=1,1$; $v=227$).

Массовый дрифт *Am. montanus* в р. Ухте в июле 1979 г. начинался около 22 ч. и в течение часа по численности животных и их биомассе достигал максимума (рис. 20, 3). Сравнительно высокий снос организмов продолжался до 24 ч., затем резко уменьшался, а после 3 ч. прекращался полностью. Таким образом, основной снос амелетусов происходил в первую половину ночи и составил в этот период $75 \pm 7\%$ по численности от их суточного дрифта.

В июле в реках Пильде и Ухте наблюдались достаточно крупные миграции *Ps. fenestratum* (рис. 20, 4-5). В р. Ухте активный снос личинок начинался за час до наступления темноты (в 21 ч.) и достигал наибольшей интенсивности по численности животных в 23 ч., по биомассе - в 22 ч. 30 мин. Несовпадение на рис. 20, 5 хода численности и биомассы мигрирующих особей в течение всего периода дрифта, исключая небольшой пик в 1 ч., объясняется разным поведением молоди и взрослых личинок. Из этого рисунка видно, что ювенильные особи имели ночью 3 примерно одинаковых по интенсивности пика-подъема в толщу воды (в 23, 24 и 1 ч.), затем, в два этапа (с 1 ч. до 2 ч. и с 3 ч. до 5 ч.), их численность в потоке уменьшалась. При этом снос молоди в период наибольшей активности личинок (до 2 ч.) составил $75 \pm 4\%$ по численности от их суточного дрифта. Увеличение активности в дрифте взрослых личинок происходило в начале ночи, достигало максимумов в 22 ч. 30 мин. и в 3 ч. В первый подъем снос взрослых особей оказался наибольшим, составив $55 \pm 8\%$ по численности от их суточного дрифта, при втором подъеме - только $31 \pm 7\%$.

В р. Пильде активный дрифт *Ps. fenestratum* в июле начинался, как и в р. Ухте, в 21 ч. Максимум численности личинок в потоке приходился на 23 и 2 ч., наибольшая биомасса - на 2 ч. (рис. 20, 4). Отсутствие в первой половине ночи пика биомассы объясняется участием в это время в миграциях большого количества мелких животных (до 2 мм), численность которых в дрифте от суммарной численности личинок, мигрировавших в первой половине ночи, составила $63 \pm 16\%$. Во второй половине ночи дрейфующие организмы на $67 \pm 10\%$ состояли из крупных особей ($t_d=3,2$; $v=125$). В этот период оказался наиболее высоким и общий снос личинок, составивший от суммарного за ночь $61 \pm 8\%$ по численности и 70% по биомассе. Аналогичные результаты получены на 4-й и 5-й станциях, где от суммарного ночного дрифта после 1 ч. было снесено соответственно $70 \pm 13\%$ и $72 \pm 9\%$ особей, биомасса которых от биомассы снесенных за ночь личинок составила соответственно 74 и 80%. Как и в верховьях реки, повышение численности организмов в дрифте на 5-й станции отмечалось в 23 и 2 ч., биомассы животных - в 2 ч.

Одним из наиболее активных мигрантов в р. Пильде были личинки *Eph. aurivillii* (рис. 21, а-г). Их дрифт начинался около 22 ч., достигая в течение часа высокой интенсивности. В дальнейшем численность мигрирующих особей распределялась по времени равномерно и первую половину ночи от суммарного за темный период суток составила около 50-60%. Сравнительно равномерно в течение ночи проходил дрифт и отдельных размерных групп, за исключением дрифта молоди эфемерелл на 6-й станции, которых в период первого часа активности (22-

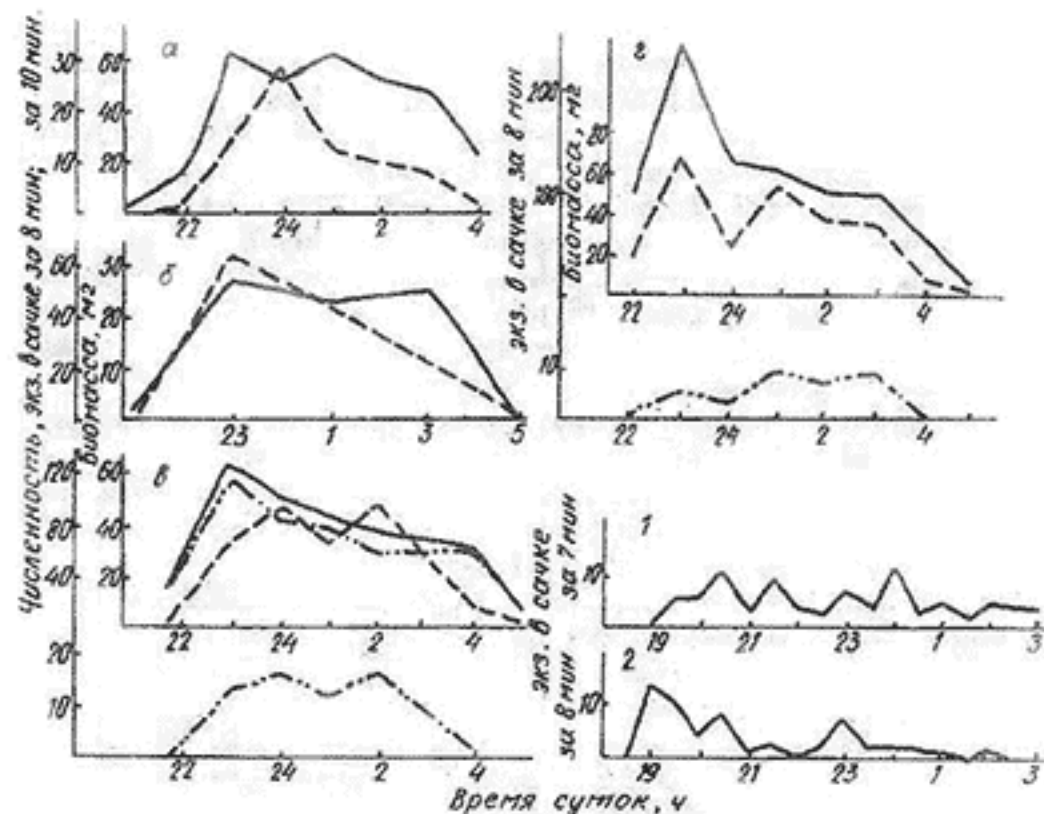


Рис. 21. Дрифт *Eph. aurivillii* в р. Пильде в июле 1978 г. (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я, г - 6-я станции) и в р. Ухте в сентябре (1) и октябре (2) 1979 г.

— общая численность; — — — — — общая биомасса;
 численность ювенильных личинок;
 - · - · - · численность взрослых личинок

Fig. 21. Drift of *Eph. aurivillii* in the Pilda River in July, 1978. ("a" - the first, "б" - the fourth, "в" - the fifth, and "г" - the sixth stations) and in the Uhta River in September (1) and October (2), 1979

"—" - total amount; "—" - total biomass

"....." - amount of juvenile larvae

"- · - · - ·" - amount of full-grown larvae

23 ч.) было снесено $49 \pm 5\%$ их суммарной численности. В р. Ухте личинки *Eph. aurivillii* в активном дрифте обычно не доминировали, и только в сентябре и октябре 1979 года удалось наблюдать некоторое усиление их миграций в начале и середине ночи (рис. 21, 1-2).

Дрифт личинок *C. altaica* на разных станциях р. Пильды оказался сходным, что указывает на возможное наличие у этих животных циркадных ритмов (рис. 22, а-в). Их дрифт начинался сразу после наступления темноты и к 23 ч. по численности организмов достигал наивысшей активности. Биомасса дрейфующих животных оказалась максимальной в середине ночи (24-2 ч.) в результате повышенной активности в этот период более крупных личинок. В р. Ухте наиболее интенсивный дрифт цинигмус был отмечен в августе 1978 и сентябре 1979 гг. (рис. 22, 1-3). Так же как и в р. Пильде, миграции организмов начинались сразу после

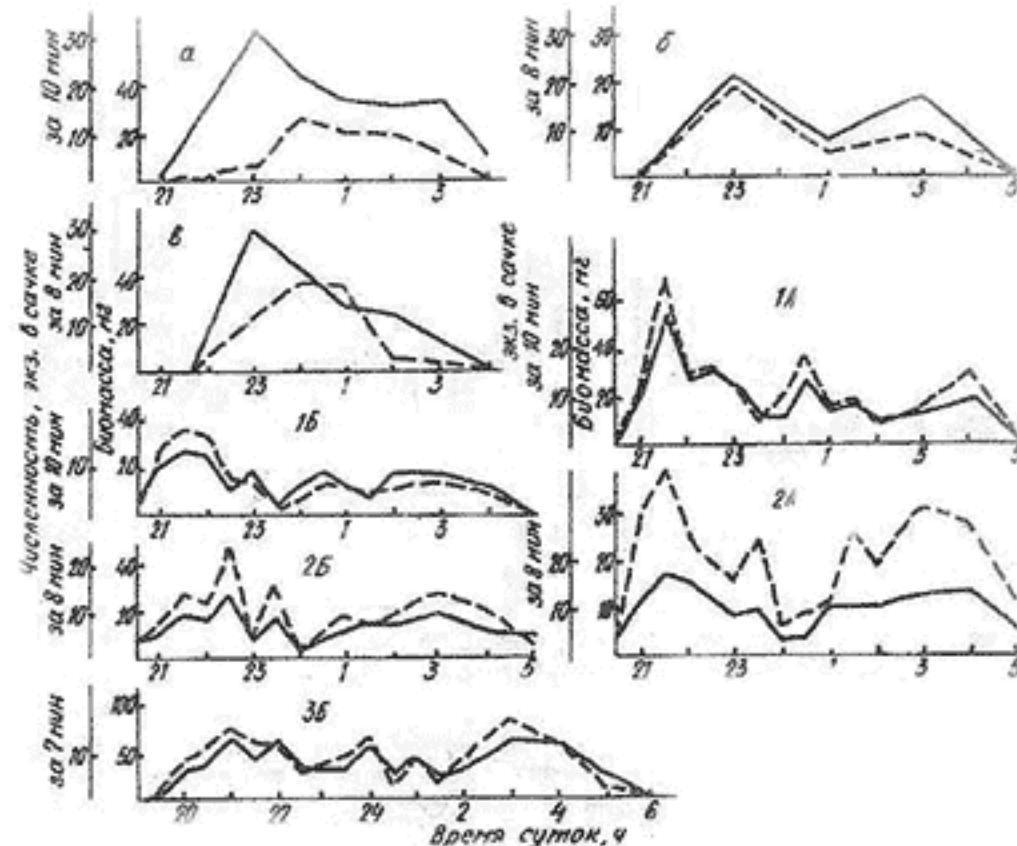


Рис. 22. Дрифт *C. altaica* в р. Пильде в июле 1978 г. (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я станции) и в р. Ухте с 20 на 21 (1), с 21 на 22 августа 1978 г. (2) и с 18 на 19 сентября 1979 г. (3) (А - верхний; Б - нижний плесы)

— численность; — — — — — биомасса

Fig. 22. Drift of *C. altaica* in the Pilda River in July, 1978 ("a" - the first, "б" - the fourth, "в" - the fifth stations) and in the Uhta River in August 20-21 (1), and August 21-22, 1978 (2) and in September 18-19, 1979 (3) ("А" - upper reaches; "Б" - lower reaches)

"—" - amount; "—" - biomass

наступления и имели основные периоды активности в начале и второй половине ночи. Изменение биомассы дрейфующих беспозвоночных в этой реке соответствовало изменению их численности, что указывает на сходное поведение особей, относящихся к разным возрастным группам.

Среди личинок веснянок наиболее активный дрифт наблюдался в р. Буреи среди *Capnidae* gen. sp. juv. и р. Пильде среди *Suwallia* sp. и некоторых других видов. Из рисунка 23, 1 видно, что в период активных миграций капниид, начавшихся сразу после наступления темноты, отмечалось три подъема организмов в толщу воды. Самый большой пик численности в дрифте достигал максимума в 22 ч. В час ночи наблюдался второй подъем личинок в толщу воды, и третий подъем организмов происходил в 5 ч. утра. С восходом солнца численность мигрантов резко снижалась.

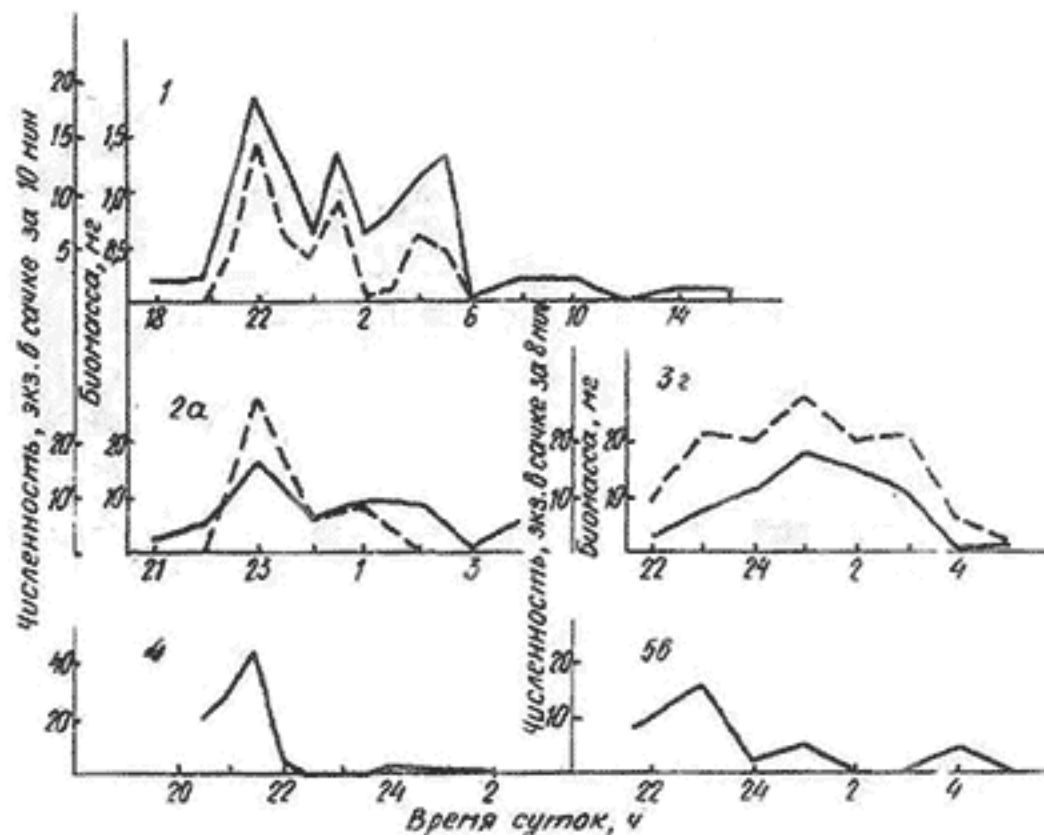


Рис. 23. Дрифт *Capniidae* gen. sp. juv. (1) в р. Бурее, *Suwallia* sp. (2), личинок веснянок (3) в р. Пильде и личинок вислокрылок в р. Ухте (4) и Пильде (5) (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я, г - 6-я станции р. Пильды)

— — — — — численность; - - - - - биомасса

Fig. 23. Drift of *Capniidae* gen. sp. juv. (1) in the Bureya River; *Suwallia* sp. (2), caddisfly larvae (3) in the Pilde River, and alderfly larvae in the Uhta River (4) and Pilde River (5) ("a" - the first, "b" - the fourth, "v" - the fifth, and "g" - the sixth stations of the Pilde River)

"— — — — —" - amount; "- - - - -" - biomass

Дрифт *Suwallia* sp. происходил в основном в первой половине ночи, с максимумом в 23 ч. После 1 ч. дрифт крупных особей прекращался, а снос мелких организмов был незначительным (рис. 23, 2). На 6-й станции р. Пильды личинки веснянок увеличивали свою численность в потоке с 22 ч. и достигали наибольшей активности к середине ночи (1 ч.). Затем их активность снижалась, и к 4 ч. утра массовый дрифт веснянок прекращался (рис. 23, 3).

Несколько необычным оказалось в дрифте р. Ухта поведение молодых личинок вислокрылок. В июле их дрифт происходил только в вечерние сумерки. Начавшись, вероятно, около 20 ч., снос беспозвоночных к 21 ч. 30 мин. достигал максимального значения, и затем, с наступлением темноты, подъем личинок в поток прекращался (рис. 23, 4). В р. Пильде миграции молоди вислокрылок удалось наблюдать только на 5-й станции. Здесь значительные переме-

щения в потоке этих животных происходили в начале ночи, с максимумом их активности в 23 ч. (рис. 23, 5).

Снос личинок хирономид, в котором, как правило, одновременно участвовало большое количество видов, в каждой реке имел свои особенности. В р. Ухте у мигрирующих хирономид ночью в основном наблюдались периодические колебания численности около некоторых их средних значений (рис. 24). В р. Пильде у личинок хирономид наблюдалось два пика активности: до 24 ч. и после 2 ч. (рис. 25, 1). В р. Бурее у личинок также наблюдались два периода активности: в первой и второй половине ночи, включая утренние сумерки (рис. 25, 2). В этой реке от суммы дрейфующих за сутки хирономид подавляющее количество личинок было снесено при первом подъеме ($76 \pm 6\%$ по численности и 81% по биомассе), а в ночные часы сносилось $89 \pm 4\%$ личинок от их дрейфа за сутки. Таким образом, в р. Бурее ночной дрейф личинок хирономид носил активный характер.

Как уже отмечалось, в середине лета на исследуемых реках в пробах было обнаружено большое количество личинок мошек. На каждом из участков изученных рек их дрейф имел свои особенности. В верховьях р. Пильды (1-я станция) миграции личинок происходили только в темное время суток, с хорошо выраженным пиком численности и биомассы мигрантов в середине ночи (рис. 25, 3а). На 5-й станции личинки мошек также мигрировали в темное время. Однако здесь у них наблюдалось два пика активности: в начале и во второй половине ночи (рис. 25, 3в). На 6-й станции р. Пильды наибольшая миграция личинок наблюдалась в вечерние сумерки (рис. 25, 3г). К часу ночи снос мошек заметно снижался и, при незначительном увеличении активности гидробионтов к 2 ч., оставался низким до рассвета. После восхода солнца активные миграции мошек прекращались. В р. Ухте дрейф симулид также начинался в вечерние сумерки и достигал наибольшей активности к 3 ч. (рис. 25, 4).

Дрифт одного из наиболее активных мигрантов *G. lacustris* происходил только в темное время суток. Например, в р. Пильде на 1-й станции снос рачков наиболее интенсивным оказался в 24 ч. Из рисунка 26, а видно, что в отличие от взрослых организмов, имевших в середине ночи четко выраженный пик активности, дрейф молоди амфипод на протяжении всей ночи был сравнительно постоянным. На 4-й и 5-й станциях снос более мелких амфипод достигал наибольшей интенсивности в 23 час. (рис. 26, б-в), а на 6-й станции их дрейф в течение всей ночи был сравнительно постоянным (рис. 26, г).

В р. Ухте в середине июля 1979 г. миграции амфипод начинались после 22 часов и к 23 ч. достигали максимальной интенсивности. Затем, к середине ночи, снос организмов заметно снижался, а после 2 ч. прекращался (рис. 26, 1). Таким образом, активный дрейф гаммарусов происходил в основном в первую половину ночи, составляя в этот период от суточного дрейфа амфипод $93 \pm 3\%$ по численности и 94% по биомассе. В августе-октябре при удлинении темного периода суток в Ухте наблюдалось от 3 до 5 периодов активности у разных размерных групп рачков (рис. 26 а-ж). Показательно, что отмеченные ритмы подъемов наблюдались нами в разные годы и сохранялись при изменении расхода воды.

Из приведенных данных видно, что один и тот же вид или размерная группа организмов могут иметь разный тип поведения. Наиболее часто высокая активность гидробионтов в дрифте наблюдалась в первой половине ночи, очень редко - в сумеречный период. При анализе имеющихся материалов обращает на себя внимание, что в середине лета на определенных станциях у разных орга-

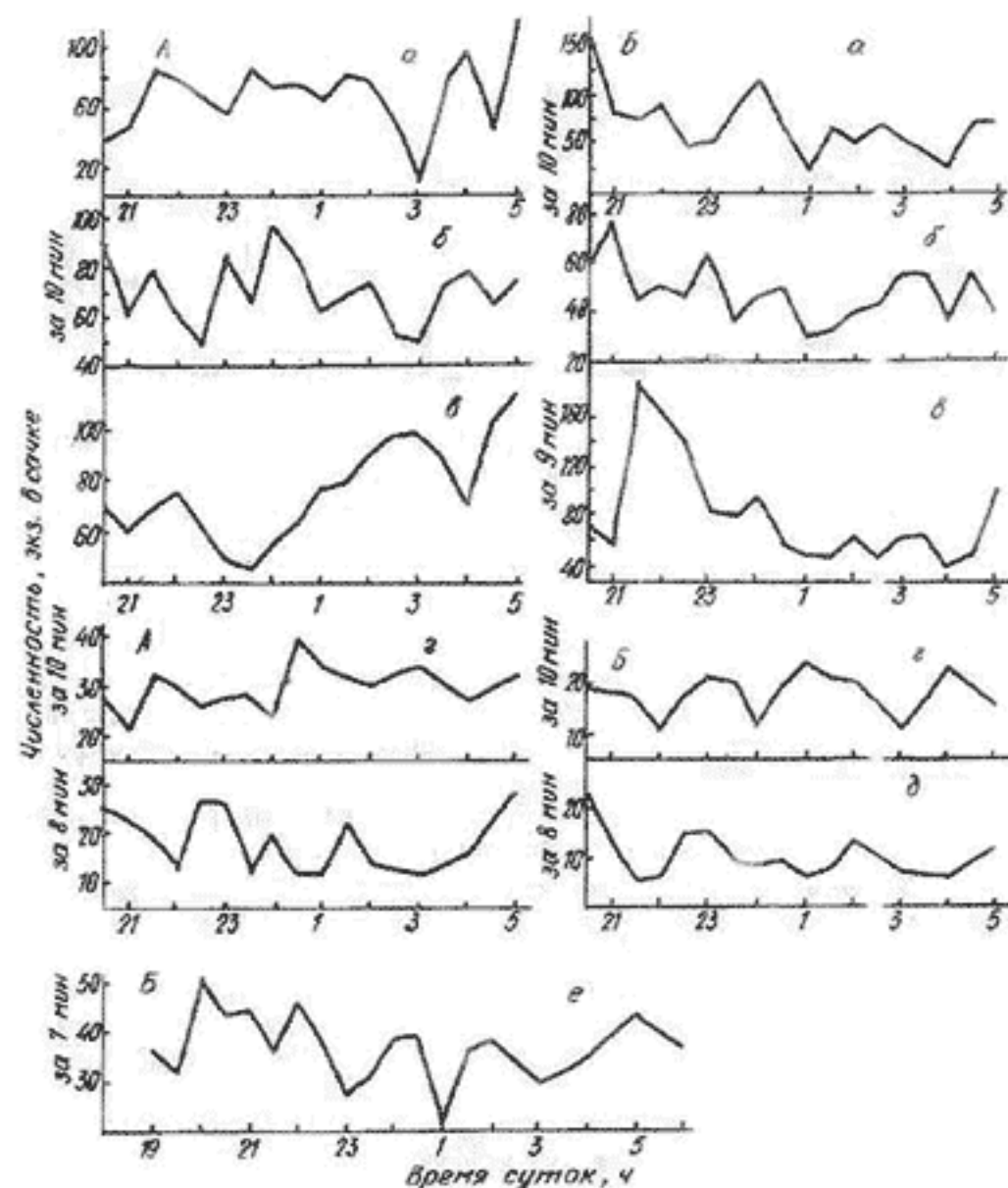


Рис. 24. Дрифт личинок хирономид в р. Ухте: А - верхний; Б - нижний плесы (а - с 19 на 20, б - с 23 на 24; в - с 24 на 25 августа 1977 г.; г - с 20 на 21, д - с 21 на 22 августа 1978 г.; е - с 18 на 19 сентября 1979 г.)

Fig. 24. Drift of the larvae of Chironomidae in the Uhta River: "А" - the upper and "Б" - the lower reaches respectively ("а" - August 19-20, "б" - August 23-24, "в" - August 25-26, 1977; "г" - August 20-21, "д" - August 21-22, 1978; "е" - September 18-19, 1979)

низмов, как правило, наблюдалось разное поведение. Так, на 1-й станции р. Пильды к 22 часам высокой активности по численности достигали личинки мошек. В 23 ч. пик численности отмечался для *C. altaica*, *Ps. fenestratum*, *Suwallia*

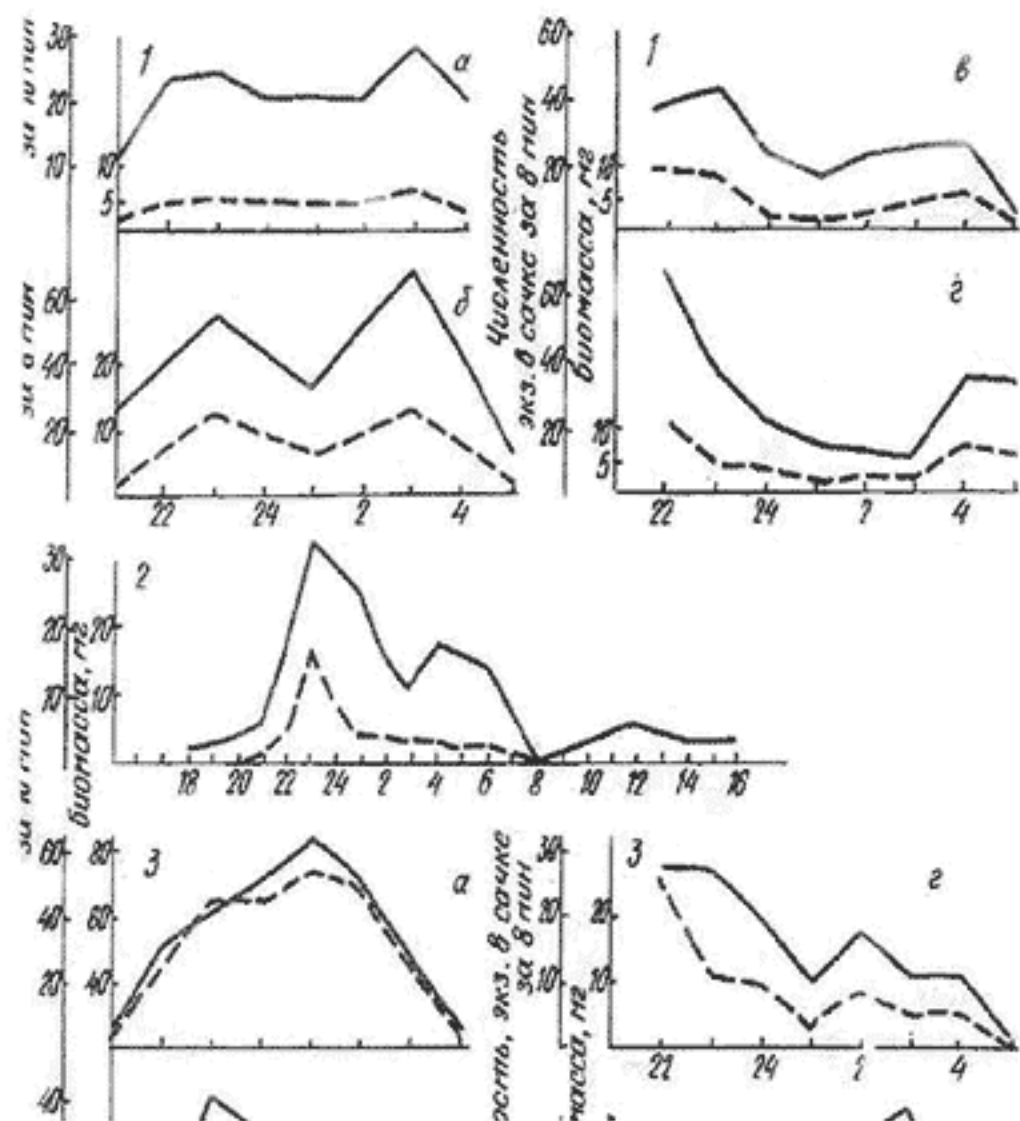


Рис. 25. Дрифт личинок хирономид в р. Пильде (1) и Буреи (2), личинок мошек в р. Пильде (3) и Ухте (4) (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я, г - 6-я станции р. Пильды) ———— - численность; - - - - - биомасса

Fig. 25. Drift of the larvae of Chironomidae in the Pilde River (1) and Bureya River (2); larvae of Simuliidae in the Pilde (3) and Uhta (4) Rivers ("а" - the first, "б" - the fourth, "в" - the fifth, and "г" - the sixth stations of the Pilde River) ———— - amount; - - - - - biomass

sp., *Eph. aurivillii*. В 24 часа высокая интенсивность сноса наблюдалась для *G. lacustris*, а в 1 ч. - для личинок мошек. Затем в 2 ч. отмечался второй пик активности у *Ps. fenestratum*, а в 3 ч. - у личинок хирономид. Высокая биомасса у сносимых *Suwallia* sp. отмечена в 23 ч.; у *G. lacustris*, *C. altaica* и *Eph. aurivillii* - в 24 ч.; у личинок мошек и *Ir. maculatus* - в 1 ч., а у *Ps. fenestratum* - в 2 ч. Общий же, суммарный снос беспозвоночных, начавшийся после 21 часа, постоянно увели-

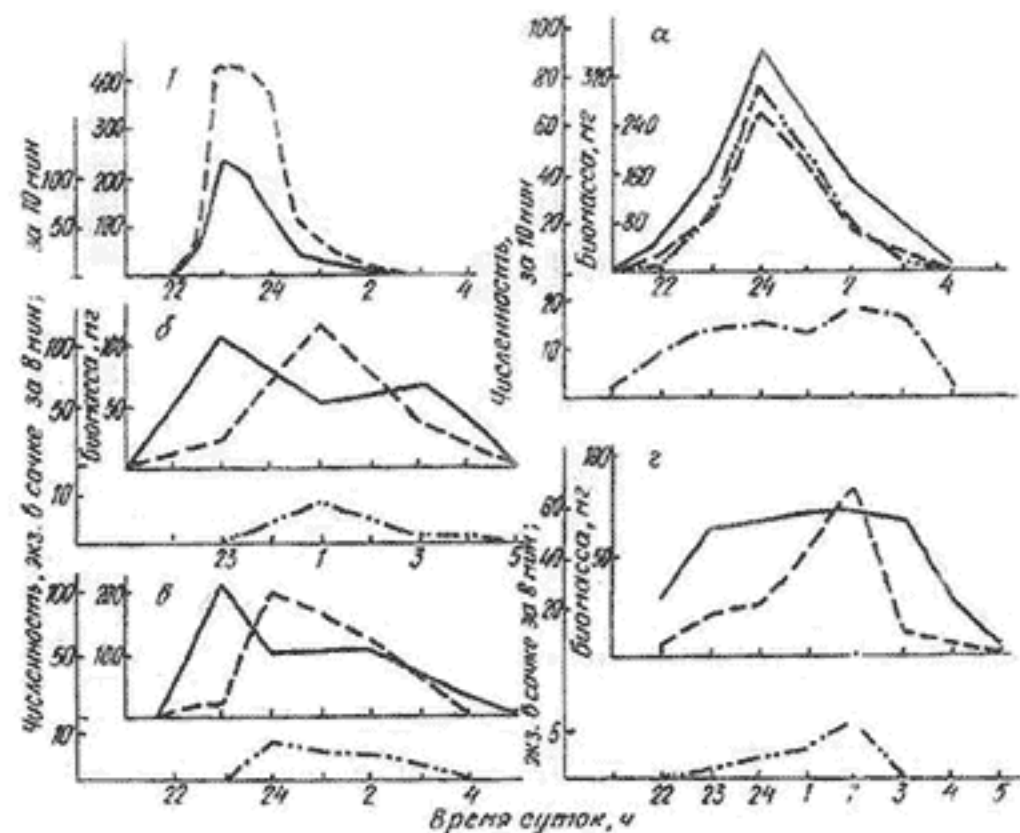


Рис. 26. Дрифт *G. lacustris* в июле в р. Ухте (1) и Пильде (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я, г - 6-я станции)

— общая численность;
 --- общая биомасса;
 численность ювенильных личинок;
 -.-.- численность взрослых личинок

Fig. 26. Drift of *G. lacustris* in July in the Uhta (1) and Pilde (2) Rivers ("a" - the first, "б" - the fourth, "в" - the fifth, and "г" - the sixth stations)

"—" - total amount
 "----" - total biomass
 "....." - amount of juvenile larvae
 "-.-.-" - amount of full-grown larvae

чивался, и к середине ночи численность всех животных в потоке была максимальной (рис. 28, а). Затем в течение 3-х часов интенсивность дрифта уменьшалась. Биомасса сносимого бентоса также имела один четко выраженный пик с максимумом в 24 ч.

На 4-й станции в этой же реке в 23 ч. высокую численность среди сносимых организмов имели *Eph. aurivillii*, личинки хирономид и молодь *G. lacustris*. К часу ночи заметную активность проявили крупные амфиподы и *Eph. aurivillii*, в 3 часа - *Ps. fenestratum*, *Eph. aurivillii* и личинки хирономид. По био-

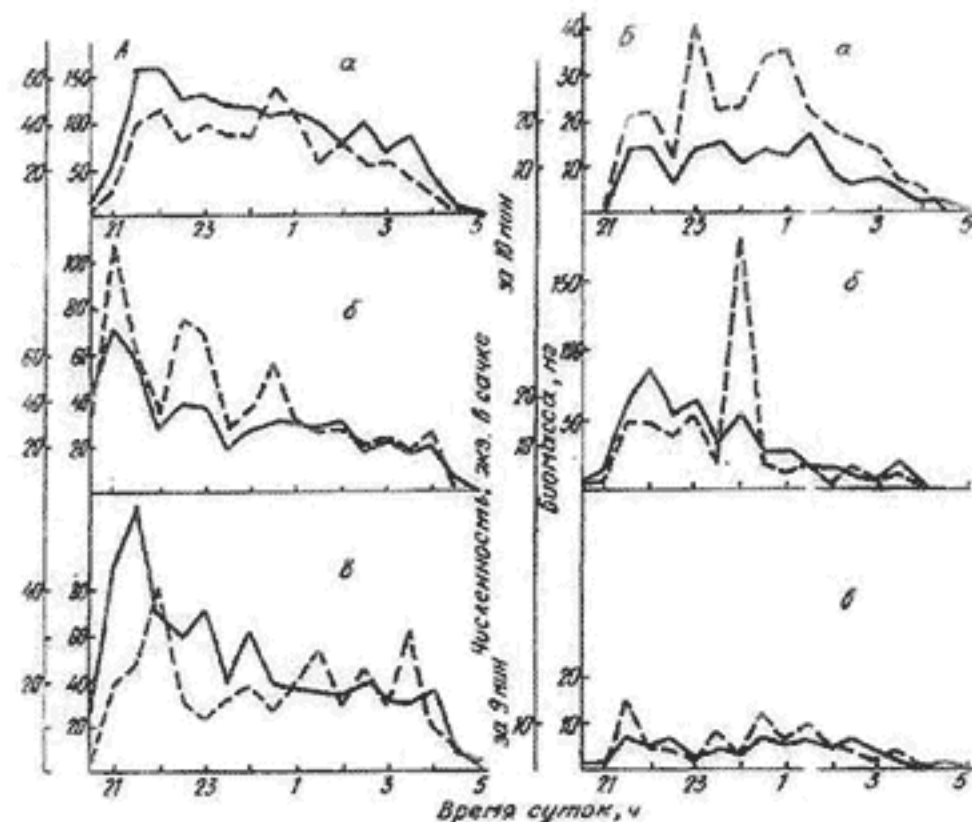


Рис. 27. Дрифт *G. lacustris* в р. Ухте: А - верхний; Б - нижний плесы (а - с 19 на 20, б - с 23 на 24, в - с 24 на 25 августа 1977 г.)

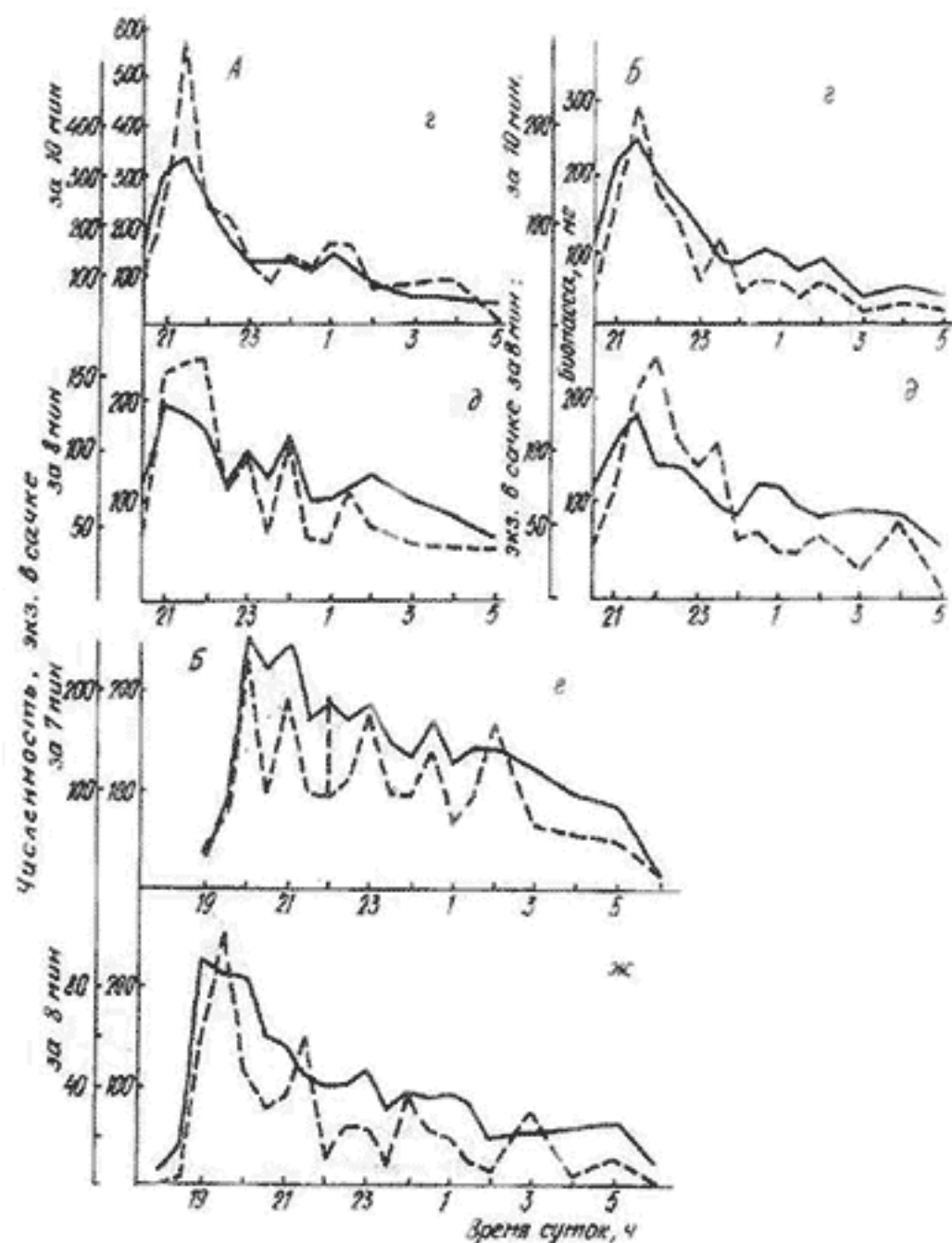
— численность; --- биомасса

Fig. 27. Drift of *G. lacustris* in the Uhta River: "А" - the upper, and "Б" - the lower reaches respectively ("а" - August 19-20, "б" - August 23-24, "в" - August 24-25, 1977)

"—" - amount; "----" - biomass

массе в 23 часа доминировали *Eph. aurivillii*, в 24 ч. - *G. lacustris*. Суммарный снос бентоса на 4-й станции по численности оказался наибольшим в 23 и 3 ч., а по биомассе - в середине ночи (рис. 28, б).

На 5-й станции в 23 часа наибольшая интенсивность дрифта по численности отмечена у молоди *G. lacustris*, *Eph. aurivillii*, *C. altaica*, личинок вислок-рылок, мошек и хирономид. В полночь здесь были более активными взрослые особи *Eph. aurivillii*, *C. altaica*, *G. lacustris*. В 2 часа ночи отмечен высокий дрифт *Ps. fenestratum*, *Eph. aurivillii* и второй пик активности у личинок мошек. К 4 часам утра вновь оказалась высокой численность дрейфующих хирономид. По биомассе в 24 ч. доминировали личинки мошек, *Eph. aurivillii*, *C. altaica*, *G. lacustris*; в 1 ч. - *C. altaica*; в 2 ч. - личинки мошек, *Ps. fenestratum* и *Eph. aurivillii*. Снос всех организмов по их численности имел только один пик активности в 23



Продолжение рис. 27. Дрифт *G. lacustris* в р. Ухте: А - верхний; Б - нижний плесы (Г - с 20 на 21, Д - с 21 на 22 августа 1978 г.; Е - с 18 на 19 сентября, Ж - с 9 на 10 октября 1979 г.)

— численность; ---- биомасса

Fig. 27 (continued). Drift of *G. lacustris* in the Uhta River: "А" - the upper, and "Б" - the lower reaches respectively ("Г" - August 20-21, "Д" - August 21-22, 1978; "Е" - September 18-19, 1979; "Ж" - October 9-10, 1979)

— amount; ---- biomass

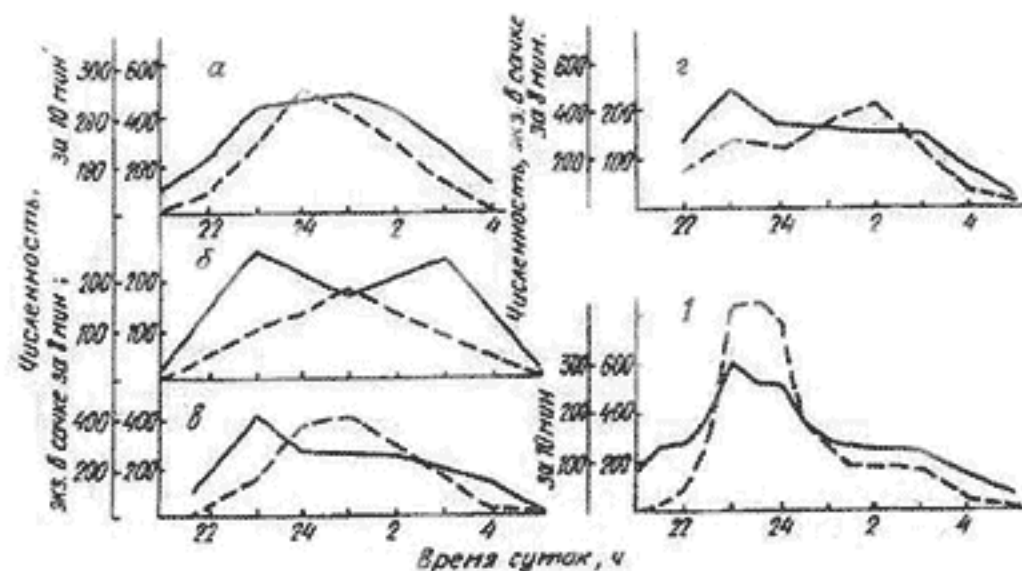


Рис. 28. Суммарный дрифт донных животных в июле в р. Пильде (а - 1-я, б - 4-я, в - 5-я, г - 6-я станции)

— численность; ---- биомасса

Fig. 28. Total drift of the bottom animals in July in the Pilde River ("а" - the first, "б" - the fourth, "в" - the fifth, and "г" - the sixth stations)

— amount; ---- biomass

ч. (рис. 28, в). В дальнейшем общее количество сносимых животных бентоса постепенно уменьшалось. Суммарная биомасса мигрантов увеличивалась до часа ночи, а затем практически равномерно снижалась.

На 6-й станции в 22 часа по численности высокая активность в дрифте была отмечена у личинок мошек и хирономид; в 23 ч - у *Eph. aurivillii*; в 24 ч. - у личинок ручейников; в 1 ч - у личинок веснянок и *Eph. aurivillii*; в 2 ч. - у личинок мошек и крупных гаммарусов; в 3 ч. - у *B. bioculatus*; в 4 и 5 ч. - у личинок хирономид. Общий снос животных по численности достиг максимального значения в 23 ч, и затем в два этапа (с 23 до 24 ч. и с 3 до 5 ч.) его интенсивность уменьшалась. Пик биомассы дрифта приходился на вторую половину ночи (рис. 28, г).

В р. Ухте в июле по численности в дрифте наиболее активно участвовали: в 21 ч. 30 мин - личинки вислокрылок; в 22 ч. 30 мин. - взрослые *Ps. fenestratum*; в 23 ч. - *Am. monjanus* и *Ps. fenestratum*; с 23 ч. до 24 ч. - *G. lacustris*; в 24 ч. 30 мин. - личинки мошек; в 1 ч - *Ps. fenestratum* и с 2 до 3 ч. - личинки мошек. Общий снос животных бентоса по численности увеличивался до 23 часов, затем до 5 ч. утра уменьшался. Наиболее высокая биомасса мигрантов наблюдалась в период с 23 до 24 часов (рис. 28, 1).

Из изложенного следует, что в середине лета 5-6 доминирующих групп гидробионтов имели высокую интенсивность миграций в основном в разные периоды, что при общей оценке дрифта определило только один-два пика их суммарной активности. Верно, поведение организмов в июле было взаимосвязано

но, т.е. снижение интенсивности миграции одной группы животных вызывало увеличение сноса других.

Иная картина дрефта наблюдалась в августе-октябре, когда на грунте и в дрефте доминировали всего 1-3 группы организмов, изменение активности которых, как правило, и определяло общую динамику дрейфующих животных бентоса. Так, в августе 1977 года в р. Ухте колебания суммарной численности мигрирующих организмов определялись в основном активностью личинок хирономид, а изменения биомассы - активностью амфипод. В августе 1978 и сентябре-октябре 1979 г. динамика бентостока зависела, главным образом, от изменений интенсивности миграций гаммарид. В р. Бурее общая динамика дрейфующих животных в сентябре определялась активностью *H. soldatovi*, капниид и частично хирономид. Таким образом, в августе-октябре четкой взаимообусловленности поведения мигрирующего бентоса в исследованных реках обнаружить не удалось.

Основные параметры дрефта

Из полученного нами уравнения 14 (см. главу 2) следует, что интенсивность дрефта донных животных (N_d), выраженная численностью (биомассой) особей, пронесенных за определенное время через некоторую площадь живого сечения потока с шириной l и высотой, равной глубине, определяется миграционной активностью животных (M), измеряемой количеством (биомассой) организмов, перешедших за то же время в толщу воды с площади дна, равной $l \times l$, и дистанцией их дрефта (L) (Богатов, 1979а):

$$N_d = LM/l. \quad (37)$$

Сказанное дает основание M и L считать основными параметрами дрефта. Важно, что L в свою очередь определяется временем нахождения гидробионтов в толще воды (T) и скоростью течения потока (V) (уравнение 7).

Определение миграционной активности (M) беспозвоночных нами проводилось с помощью меченого грунта на реках Бурее и Ухте. Количество беспозвоночных (M'), поселившихся за период дрефта на площади дна, равной $l \times l$, считалось тождественным с M . Непосредственно M определялась в р. Бурее и на естественном участке плеса (3-й участок на рис. 4), отгороженном от дрейфующих беспозвоночных специальной конструкцией (см. рис. 4). Миграционной активностью в этом случае считалось уменьшение количества организмов на отгороженном участке по сравнению с пробами, отобранными с грунта. Поправка на гидробионтов, которые могли попасть на участок в результате миграций против течения, определялась с помощью очищенных от животных участков дна, на один из которых (1-й участок на рис. 4) открывался доступ только животным, способным передвигаться против течения, а на другой, контрольный, доступ мигрирующим беспозвоночным был закрыт полностью (см. рис. 4).

В результате проведенного с 31 августа по 1 сентября 1976 г. на мелководье р. Бурии эксперимента оказалось, что после суточной экспозиции отгороженных участков численность доминирующих в то время на грунте личинок *H. soldatovi* на участке, очищенном ранее от животных, была в 2,4, а биомасса в 3,6 раза больше, чем на контрольном. Следовательно, можно считать, что ли-

чинки *H. soldatovi* способны мигрировать против течения. Вычитая от численности личинок первого участка численность личинок контрольного, получим, что за сутки на 1 м^2 1-го участка в результате миграций против течения поселилось 24 экз. поденок. Такое количество мигрантов относительно их дрефта через равную площадь сечения потока ($N_d = 12030$ экз.) оказалось незначительным (0,4%). Следовательно, можно допустить, что заселение меченого грунта, установленного на дне плеса вне отгороженных участков, происходило только организмами, мигрировавшими вниз по течению.

Результаты определения величины M , полученные для *H. soldatovi*, показали, что за сутки на меченых камнях в пересчете на 1 м^2 площади грунта, поселилось 60 личинок, что составило 23% от их численности на 1 кв. м площади дна. Одновременно на 3-м отгороженном участке грунта миграционная активность поденок относительно их плотности поселения (относительная миграционная активность) составила 40%. По-видимому, полученное во втором случае более высокое значение M , недостаточно реально отражало степень участия животных в дрефте, поскольку уменьшение скорости течения внутри отгороженного участка могло вызвать усиление миграционной активности находящихся там личинок. В связи с изложенным, для дальнейшего расчета будем использовать данные по заселению меченого грунта, т.е. M у *H. soldatovi* составит 60 экз. Принимая, что ширина площади живого сечения потока равна 1 м , а интенсивность сноса поденок (N_d) за сутки составила 12030 экз, из уравнения 14 получаем:

$$L = (12030 \text{ экз} \times 1 \text{ м}) / 60 \text{ экз} = 200 \text{ м}.$$

Так как средняя по глубине скорость течения воды оказалась равной 0,22 м/сек, то из уравнения 7 легко определить, что среднее время дрефта каждой личинки составило 880 сек.

У доминировавшего по численности в р. Бурее *Capniidae* gen. sp. juv. миграции против течения не отмечены, а точечное распределение личинок на грунте не позволило учесть их снос на 3-м участке. Интенсивность дрефта (N_d) для веснянок равнялась 3700 экз. По результатам заселения меченого грунта, за сутки на 1 кв. м площади дна из них поселилось 110 особей. Отсюда:

$$L = (3700 \text{ экз} \times 1 \text{ м}) / 110 \text{ экз} = 34 \text{ м}.$$

Среднее время нахождения личинок в толще воды составило 155 сек, а относительная миграционная активность (отношение миграционной активности к плотности поселения беспозвоночных, или M') - 7%.

Из полученных результатов видно, что в р. Бурее интенсивность сноса у *H. soldatovi* по показателю N_d была в 3,3 раза выше, чем у капниид. По сравнению с личинками веснянок у поденок величина M оказалась в 1,8 раза меньше. Следовательно, более высокая интенсивность миграций этих личинок достигалась, главным образом, за счет большей дистанции их дрефта, они же в 6 раз большее время пребывали в толще воды. Отметим, что у поденок доля особей, принявших участие в дрефте, также была значительно выше, чем у веснянок. Вероятно, такие различия в величине параметров дрефта связаны с тем, что условия жизни на исследуемом плесе более благоприятны для капниид, чем для *H. soldatovi*.

Очевидно, что при определенном значении T на основном русле большой реки из-за более высоких скоростей течения дистанция дрефта у гидробионтов может быть значительно выше, чем на мелководье. Для условий большой

реки расчет L , M и T у донных животных нами проведен на основе материалов, полученных В.Я.Леванидовым и И.М.Леванидовой (1979) на р. Амур в районе г. Хабаровска в июне-сентябре 1958 г. В работе этих авторов приведены результаты уловов личинок ручейников, поденок и веснянок двумя сетками с площадью входного отверстия по $0,5 \text{ м}^2$ каждая, которые устанавливались в разное время суток на 15 минут у поверхности потока и на глубине 10 м. По полученным авторами данным проведем расчеты L , M и T на примере личинок поденок.

Определенная нами с помощью аквариумов средняя скорость передвижения (v_1) разных видов амурских поденок составила примерно $0,05 \text{ м/сек}$. Для удобства расчета примем, что высота сетки, с помощью которой производился отлов мигрантов, равна $0,5 \text{ м}$, а ширина - $1,0 \text{ м}$. Исходя из уравнения 16, найдем время (t_1), которое понадобится животным, чтобы проплыть к поверхности воды расстояние, равное высоте сетки:

$$t_1 = 0,5 \text{ м} / 0,05 \text{ м/сек} = 10 \text{ сек.}$$

Средние поверхностные скорости течения на Хабаровском створе с июня по сентябрь составляют около $2-2,5 \text{ м/сек}$, на глубине 10 м - $0,8-1,0 \text{ м/сек}$. Допустим, что на глубине 10 м придонная скорость течения воды (v_2) равна $0,9 \text{ м/сек}$. Тогда за 10 сек водная масса здесь пройдет путь, равный 9 м . Если ширина сетки - 1 м , то нижней сетью отлавливались организмы, поднимающиеся к поверхности с 9 м^2 площади дна. По данным В.Я.Леванидова и И.М.Леванидовой, ночью за 15 мин средний улов нижней сетки составил $3,3 \text{ экз.}$, днем - $1,6 \text{ экз.}$ В дневном сносе, вероятно, участвовали особи, образующие только пассивный дрейф, который постоянен в течение суток. Следовательно, ночной улов нижней сеткой активно поднимающихся к поверхности особей (n_3) составит:

$$n_3 = (3,3 \text{ экз} - 1,6 \text{ экз}) / 2 = 0,85 \text{ экз.}$$

тогда

$$M_1 = 0,85 \text{ экз} / 9 \text{ кв.м} = 0,09 \text{ экз/кв.м.}$$

где M_1 - количество организмов, перешедших за 15 мин в толщу воды с 1 кв.м площади дна. Если активный дрейф происходит в течение $8-9 \text{ часов}$, то M за сутки составит около 3 экз/м^2 . Если предположить, что относительная величина M'' не превышает 100% , т.е. имеет абсолютные максимальные значения при $M=N$, полученная величина в 3 экз/м^2 будет показывать минимально возможную плотность поселения поденок на грунте.

По уравнению 18 найдем общую величину сноса (N'_d) гидробионтов за 15 мин через элементарную площадь живого сечения реки глубиной 10 м и шириной 1 м . Поскольку за 15 мин средний ночной улов верхней сетки составил $6,2 \text{ экз.}$, а высоту сетки мы приняли равной $0,5 \text{ м}$, то

$$N'_d = (3,3 \text{ экз} + 6,2 \text{ экз}) \times 10 = 95 \text{ экз.}$$

откуда

$$L = 95 \text{ экз} \times 1 \text{ м} / 0,09 \text{ экз/м}^2 = 1060 \text{ м.}$$

Отметим, что если активный дрейф поденок длится 8 часов , то их суточная N_d окажется равной 3040 экз.

Средняя по глубине скорость течения (v) на изученном створе составляет примерно $1,1-1,5 \text{ м/сек}$. Примем, что $v=1,3 \text{ м/сек}$. В этом случае:

$$T = 1060 \text{ м} / 1,3 \text{ м/сек} = 800 \text{ сек.}$$

Так как подъем личинок к поверхности потока происходит за 3 минуты и за такое же время их спуск на дно, следовательно, сплав поденок с поверхно-

стной водной массой продолжается около 8 мин . За это время водная масса проходит путь около 1000 м . Поэтому улов верхней сетки ($6,2 \text{ экз}$) эквивалентен смыву животных с площади дна, равной 1000 м^2 . Если $M_1 = 0,09 \text{ экз/м}^2$, то численность мигрирующих поденок с 1000 м^2 дна составит 90 экз. Легко определить, что от такого количества в поверхностной водной массе до глубины $0,5 \text{ м}$ в сплаве участвует около 7% особей.

Рассчитанные нами L для личинок ручейников и веснянок при такой же как и у поденок v_1 составили около $0,5 \text{ км}$. Однако этот показатель является явно заниженным, т.к. для этих групп беспозвоночных средний за ночь улов (n_1) включает в себя и те интервалы времени, когда придонная водная масса является местом активного дрейфа. Например, максимальная плотность сноса у веснянок наблюдалась в вечерние сумерки как раз в придонном слое (Леванидов, Леванидова, 1979).

Интересно, что рассчитанная по данным В.Я.Леванидова и И.М.Леванидовой абсолютная миграционная активность у амурских поденок получилась в 20 раз ниже, чем полученная нами для *H. soldatovi* в р. Буре. Низкие абсолютные значения M у гидробионтов в Амуре, по-видимому, объясняются постоянством в реке высоких скоростей течения, благодаря которым организмы при подъеме к поверхности могут перемещаться на большие расстояния. Действительно, при практически одинаковых с буреинскими хептагениями значениях T , у амурских поденок, из-за более высоких скоростей течения, L была в 5 раз выше. Поэтому в Амуре общая интенсивность сноса личинок (N_d) через площадь сечения потока, имеющего такую же как и в Буре ширину в 1 м , а высоту, равную глубине водотока в месте отбора проб, оказалась ниже всего в 4 раза.

В р. Ухте значения основных параметров дрейфа организмов изменялись в широких пределах. Так, например, у *S. altaica* относительная миграционная активность изменялась от 12 до 100% численности, L - от 3 до 25 м , T - от 13 до 45 сек . У *Am. montanus* M'' составила 39% , L - 22 м и T - 60 сек ; у *G. lacustris* M'' - от 3 до 112% , L - от 15 до 450 м и T - от 80 до 900 сек . При этом минимальные значения M , L и T у гидробионтов были зарегистрированы в межень, максимальные - в период паводка.

Таким образом, среди рассчитанных нами для разных видов показателей дрейфа, минимальные значения L и T отмечены у *S. altaica* ($2,7 \text{ м}$ и 13 сек). Максимальное время дрейфа, около 15 мин , наблюдалось у *G. lacustris*, *H. soldatovi* и амурских поденок. Относительная миграционная активность изменялась в широких пределах, составляя, например, у *G. lacustris* от 3 до 112% численности.

Из литературы известно, что средняя дистанция дрейфа, например, *Baetis* sp. в водотоках штата Миннесота (США) оказалась равна 50 м , для *Gammarus* sp. - 60 м (Waters, 1965). К.Маклей (McLay, 1970), пересчитав данные Т.Уотерса, определил, что дистанция дрейфа *Baetis* sp. может достигать 100 м , а у *Gammarus* sp. - 130 м . Далее он отмечал, что в реках Новой Зеландии у различных видов поденок средняя дистанция дрейфа колебалась от $0,5$ до $19,3 \text{ м}$, максимальная - $47,5 \text{ м}$. По данным Дж.Эллиотта (Elliott, 1971b) в реках Англии дистанция дрейфа у *Baetis* sp. и *Gammarus* sp. равна 20 м . Следовательно, рассчитанная нами дистанция дрейфа у личинок поденок в р. Амур, равная 1 км , оказалась наибольшей из всех приведенных в литературе величин.

Важно, что приводимые выше значения L , M и T получены для всех отмеченных в дрейфе особей независимо от их индивидуальных размеров. Однако ока-

залось, что указанные параметры могут быть не адекватны по отношению к отдельным размерным группам гидробионтов. Например, осенью 1979 г. в р. Ухте наблюдалась высокая плотность поселения *G. lacustris*, и имела возможность рассчитать параметры дрейфа для каждой размерной группы амфипод (табл. 15). В результате расчетов установлено, что при разных расходах воды относительная миграционная активность у молоди была почти в 2 раза, а дистанция дрейфа в 7-8 раз больше, чем у взрослых особей. Из сказанного следует, что отмеченные ранее у *G. lacustris* резкие различия между размерной структурой популяции и размерной структурой особей, участвовавших в дрейфе (см. рис. 18 и 19), определялись в основном большим временем пребывания молоди в толще воды.

Таблица 15

Плотность поселения и параметры дрейфа амфипод
в реке Ухте осенью 1979 г.

Дата	18-19 сентября		9-10 октября	
V, м/с	0,55		0,29	
h, м	0,26		0,19	
Амфиподы с длиной тела:	до 4 мм	более 4 мм	до 4 мм	более 4 мм
N, экз/кв.м	1400	600	410	760
Nd, экз/сут при l=1 м	110300	3770	12160	1370
M, экз/кв.м в сутки	268	75	82	59
M'', %	19	13	20	8
L, м	412	50	148	23
T, с	750	90	510	80

Примечание: V - скорость течения, h - глубина, N - плотность поселения.

Очевидно, что из параметров M, L и T особое значение имеет дистанция дрейфа, указывающая длину участка русла, в пределах которого донные животные наиболее активно контактируют, что важно для понимания особенностей функционирования речных сообществ в целом. Из полученных нами результатов видно, что с увеличением порядка водотока пространственный диапазон прямых контактов у бентосных животных увеличивается. Так, например, в межень период в реке третьего порядка (р. Ухта) дистанция дрейфа у разных

групп гидробионтов находилась в пределах 3-22 метров, в прибрежной части реки 6-7 порядка (среднее течение р. Буреи) - 34-200 метров, а в реке 11-12 порядка (Нижний Амур) - 0,5-1,0 км.

При оценке степени зависимости сообществ беспозвоночных животных, обитающих на определенных участках рек, от вышележащих сообществ, важное значение имеет также оценка дистанции дрейфа взвешенного органического вещества (ВОВ) сестона. Фактически, определение данного параметра позволяет оценить пространственные масштабы речных сообществ в пределах которых происходит круговорот органических веществ и их утилизация. Особенно важное значение определение дистанции сноса ВОВ имеет для летнего меженьного периода, когда в речном сообществе активно идут процессы обмена и формируется континуум.

Оценка дистанции сноса ВОВ сестона нами осуществлялась в меженьный период в метаритрали р. Кедровой (юг Приморья) в мае-июне 1984 г. и в кренили небольшой р. Медвежка (Магаданская обл.) в августе-сентябре 1990 г. Дистанция дрейфа ВОВ оценивалась по специально разработанной оригинальной методике (см. главу 2) на примере сноса экзвивей куколок личинок хирономид. Основная задача исследования заключалась в проверке гипотезы о непосредственном влиянии сообществ кренили на формирование структурно-функциональных характеристик нижерасположенных по течению сообществ ритрали, что вытекает из концепции речного континуума (Цимдин, Лиена, 1989).

Проведенные нами исследования показали, что в метаритрали р. Кедровая в межень через сечение потока шириной в 1 м ежедневно сносилось от 20 до 30 тыс. экзвивей куколок хирономид. Одновременно за сутки с поверхности водотока в 1 кв.м происходил вылет 20-30 имаго этих насекомых. Исходя из уравнения 20 дистанция сноса экзвивей на данном участке потока колебалась в пределах 600-1200 м. Поскольку расстояние до кренили от точки наблюдения превышало 15 км, то из полученных результатов можно заключить, что сообщество гидробионтов метаритрали в период наблюдений существовало вполне автономно, т.е. независимо от сообщества кренили.

При оценке дистанции сноса ВОВ на нижних участках кренили р. Медвежка было установлено, что через сечение потока, шириной 1 м, ежедневно сносилось 8,0-8,3 тыс. экзвивей куколок хирономид, а с 1 м² площади водной поверхности за то же время вылетало около 70-90 имаго. Таким образом, дистанция сноса экзвивей оказалась очень незначительной и находилась в пределах 90-120 м.

Из изложенного следует, что формирование трофической структуры бентосного сообщества зоны ритрали, например, увеличение здесь доли фильтраторов, связано не с функционированием "разрушителей" листового опада в кренили, что следует из концепции речного континуума, а с результатом функционирования самого сообщества ритрали на вышележащем участке, примерно равном длине "пробега" взвешенного органического вещества сестона. Непосредственно в зоне кренили в результате функционирования "разрушителей" листового опада в межень может происходить временное "заиливание" биотопов, что негативно сказывается на местообитании самого сообщества "разрушителей". Однако в паводки скопившийся в кренили и примыкающих участках эпиритрали "ил" транзитом через ритраль выносятся в зону потамали.

Таким образом, речные системы обнаруживают такую структуру связей, которая приводит к существованию подсистем, сильно связанных внутри себя, но незначительно взаимодействующих между собой. Несмотря на то, что в формировании качества водной среды участвует все сообщество водотока, стабильное взаимодействие между отдельными его частями происходит не напрямую, а опосредованно, через систему взаимодействий следующих друг за другом сообществ.

Связь дрейфа гидробионтов с плотностью их поселения

В процессе изучения миграций донных животных неоднократно предпринимались попытки объяснить причины и функциональный смысл дрейфа. Например, Дж. Эллиотт (Elliott, 1967b) связывал ночной дрейф гидробионтов с поиском пищи. В дальнейшем П.Мейер и П.Батхоломай (Meier, Bartholomae, 1980) подтвердили, что ночью питание личинок происходит активнее, чем в другое время суток, однако В.Ганс (Hans, 1978) между питанием животных и их дрейфом связи не обнаружил.

Исследуя водотоки в штате Миннесота, Т.Уотерс (Waters, 1962, 1966) для участка реки, ограниченного двумя створами, заметил определенное соответствие между разницей биомасс дрейфующих личинок на выходе из него и на входе и продукцией особей, находящихся на этом участке. Причиной такой связи Т.Уотерс считал конкуренцию между организмами, вызванную высокими плотностями поселения (Waters, 1972; Waters, Hokenstrom, 1980). Ранее С.Денхем (Denham, 1939) перенаселение и конкуренцию также относил к факторам, содействующим дрейфу, а К.Мюллер (Muller, 1954) утверждал, что личинкам насекомых по мере их роста требуются для жизни все большие пространства, вследствие чего происходят их дрейф и заселение новых мест обитания. Подобное объяснение дрейфа, как результата постоянно возникающих между организмами конкурентных связей, принято и в отечественной литературе (Леванидова, Леванидов, 1965; Жуйкова, 1974; Шустов, 1977, 1978; Шубина, 1979; и др.). В качестве одного из основных доказательств данного утверждения, обычно, приводят отмеченную рядом авторов прямую зависимость дрейфа животных от их плотности (Pearson, Franklin, 1968; Шустов, 1978; Шубина, 1979a; Константинов, 1979; Stoneburger, Smock, 1979; и др.). В то же время некоторые исследователи, пытаясь установить влияние скученности животных на их дрейф, подобной связи не обнаружили (Morris, Langeeier et al., 1968; Hildebrand, 1974; Hynes, 1975; Hans, 1978). Оценивая итоги проведенных исследований О.Валтон (Walton, 1980) пришел к заключению, что до сих пор функциональный смысл дрейфа остается неясным.

Чтобы определить, в какой степени интенсивность дрейфа гидробионтов может зависеть от плотности их поселения, необходим показатель, позволяющий оценить снос животных с учетом их плотности. В большинстве работ, посвященных бентосток, величина дрейфа измерялась количеством (биомассой) мигрантов, сносимых через единицу площади живого сечения потока, либо через сечение реки в единицу времени, или количеством (биомассой) животных, находящихся в единице объема воды, либо отловленных ловушкой в единицу времени. Эти параметры в сильной степени зависят от гидродинамики потока, поэтому имеются определенные трудности при их сопоставлении и систематизации. Так, Т.Уотерсу в обзоре, насчитывающем 115 источников, удалось сопоставить дрейф гидробионтов в разных водотоках только по 4 работам (Waters, 1972). В этом обзоре для сравнения интенсивности дрейфа в реках, имеющих разный сток, Уотерс предложил

количество (биомассу) организмов, снесенных за сутки через сечение реки, делить на расход воды. Тем самым, как указывает автор, обеспечивается оценка средней плотности мигрантов при едином расходе воды, равным $1 \text{ м}^3/\text{сек}$. Фактически показатель Т.Уотерса обозначает лишь среднее за сутки количество организмов, находящихся в 86400 м^3 воды, поскольку: $1 \text{ м}^3/\text{сек} \times 86400 \text{ сек} (24 \text{ часа}) = 86400 \text{ м}^3$.

К сожалению, перечисленные выше показатели не позволяют сравнивать дрейф организмов с учетом плотности их поселения на грунте. Предложенные для этих целей отношения количества организмов, находящихся в 1 м^3 воды, либо в толще воды над 1 м^2 площади грунта к величине плотности поселения животных на площади дна в 1 м^2 (Radford, Hartland-Rowe, 1971; Elliott, 1965), не учитывают скорость течения. Это существенный их недостаток, поскольку при одинаковых значениях этих показателей снос будет больше на тех участках рек, где скорость потока выше.

Чтобы найти необходимый показатель, обратим внимание на уравнение 37, из которого следует, что непосредственно плотность поселения (N), выраженная численностью (биомассой) особей, обитающих на площади дна, равной 1 м^2 , не связана с величиной дрейфа (N_d). Однако N при $N = M$ будет определять максимально возможные значения M . В этой ситуации L будет иметь минимальные значения, или

$$L_{\min} = (N_d) / M_{\max}, \quad (38)$$

а поскольку $M_{\max} = N$, то

$$L_{\min} = (N_d) / N. \quad (39)$$

Из уравнения 39 видно, что сопоставление величины дрейфа организмов с учетом их плотности поселения на грунте можно провести, используя показатель $L_{\min}$, который означает дистанцию, на которую в водотоке могут переместиться донные беспозвоночные в том случае, если при наблюдаемой величине сноса в перемещениях будут участвовать все особи популяции. Важно, что при этом автоматически учитывается и гидродинамика потока.

В практике, если отбор проб дрейфа производится, например, на плесах, то среди дрейфующих организмов часто отмечается высокое количество животных, обычно обитающих на перекатах. Понятно, что в этом случае $L_{\min}$ необходимо рассчитывать по плотности поселения, отмеченной на перекате. И наоборот, если на перекате среди мигрантов отмечены беспозвоночные, местообитание которых приурочено к плесам, то в данной ситуации $L_{\min}$ следует рассчитывать по плотности гидробионтов, которую они достигали на плесах. В обоих случаях должна учитываться степень сужения или расширения русла реки на перекате, либо на плесе. Так, если дрейф животных на плесе приходится сопоставлять с их плотностью поселения на 1 м^2 площади дна переката (т.е. $l=1 \text{ м}$), то величина N_d на плесе рассчитывается для элементарной площади сечения потока (S), равной $S = (l \times l' / l'') h$, (40)

где l' и l'' - ширина плеса и переката соответственно; h - глубина плеса.

Сопоставление дрейфа по $L_{\min}$ позволяет сравнивать величину сноса у разных гидробионтов с учетом влияния дрейфа на изменения количества животных в конкретных сообществах бентоса. Проиллюстрировать это можно с помощью небольшой таблицы 16, из которой следует, что в р. Ухте в августе 1978 г. и в июне 1979 г. снос *G. lacustris* через живое сечение потока был практически одинаков. Однако, если рассчитать $L_{\min}$, то окажется, что в первом случае вес снесенных гаммарусов будет соответствовать их биомассе на 16,7 м длины реки, во втором же случае - только на 1,9 метрах. Если сравнить N_d для гаммарусов с

Ид *C. altaica*, легко заметить, что в октябре 1979 года дрейф у поденок был в 32 раза меньше, чем в июне у гаммарусов. Однако сопоставление сноса по L_{min} показывает, что значение дрейфа для обеих групп животных было примерно одинаковым (см. таблицу 16).

Таблица 16

Плотность поселения и дрейф *G. lacustris* и *C. altaica* в р. Ухте

Дата	N_d через сечение реки, г/сутки	W, г/кв.м	L_{min} , м
<i>G. lacustris</i>			
20-21 VIII.78	118,3	1,81	16,7
15-16 VI.79	107,9	13,82	1,9
<i>C. altaica</i>			
9-10 X.79	3,4	0,29	1,4

Расчеты L_{min} , проведенные нами для популяций *G. lacustris* в р. Ухте и Пильде, показали, что этот параметр при $l=1$ м имеет значительную отрицательную корреляцию (коэффициент корреляции $r=-0,51$) с биомассой амфипод на 1 м^2 площади дна (рис. 29, а). Поскольку высокая биомасса рачков на грунте создавалась, главным образом, за счет взрослых особей, можно допустить, что полученная зависимость объясняется не чрезмерной плотностью организмов, а более низкой интенсивностью миграций у взрослых гаммарусов, т.к. известно, что у многих гидробионтов, различающихся по возрасту, в том числе и у амфипод, наиболее активно в сносе участвуют особи более ранних стадий развития (Богатов, 1979 б). Значительная вариабельность L_{min} при низкой биомассе животных (см. рис. 29, а) объясняется относительно более высокой в этом случае долей молоди амфипод, обладающих по сравнению со взрослыми организмами меньшей устойчивостью к изменяющимся факторам среды.

Отрицательная корреляция L_{min} гидробионтов с их биомассой на грунте ($r=-0,43$) отмечена и для массовых видов личинок насекомых (рис. 29, б). Как и у амфипод, при низкой биомассе личинок наблюдалась значительная изменчивость интенсивности их сноса. Отметим, что высокие показатели L_{min} у *Cinygmula altaica* и *Ameletus montanus*, выделенные на рисунке 29, б пунктирным кругом, характеризовали популяции животных, в которых многие особи находились на последних стадиях развития и следовало ожидать массовый вылет имаго. При расчете коэффициента корреляции эти точки не учитывались.

Из изложенного можно заключить, что непосредственно плотность поселения гидробионтов не определяет общие показатели их дрейфа. Воздействие плотности поселения проявляется опосредованно, через миграционную активность популяций. При этом дрейф донных беспозвоночных с учетом плотности

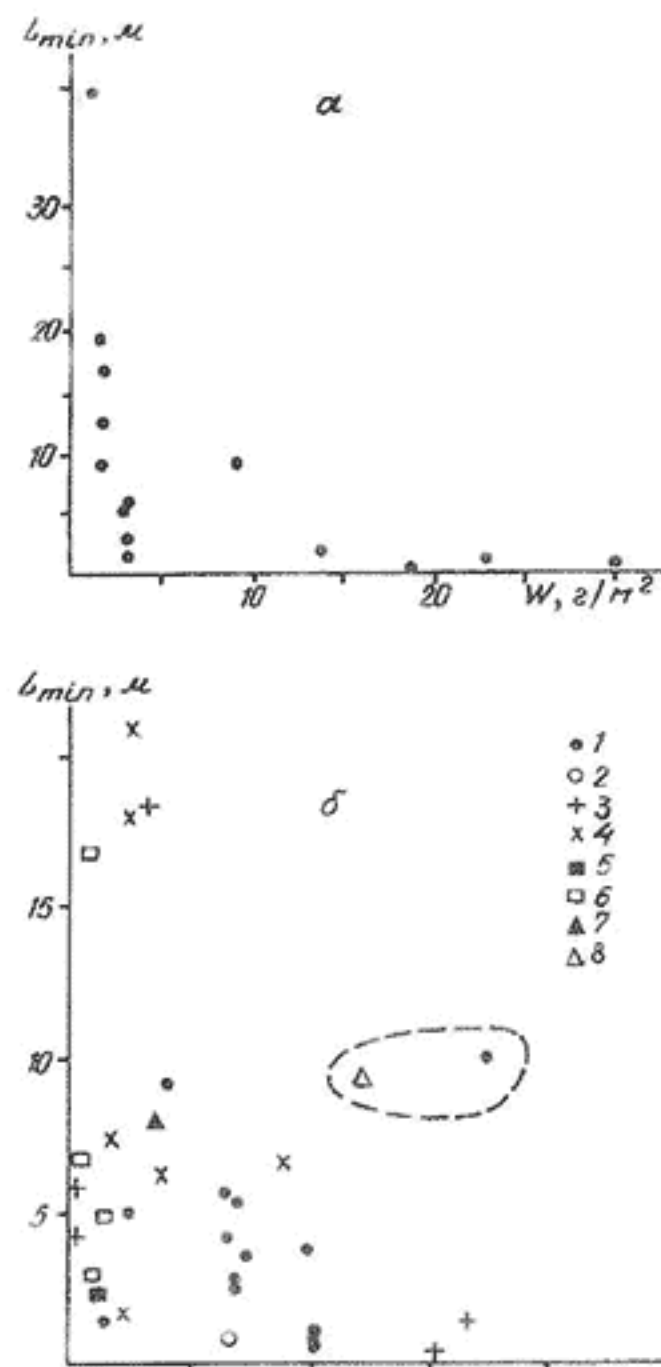


Рис. 29. Связь между минимальной дистанцией дрейфа (L_{min}) гидробионтов и их биомассой (W) на грунте: а - *G. lacustris*; б - личинки насекомых (1 - *C. altaica*, 2 - *Cinygmula* sp., 3 - *Ps. fenestratum*, 4 - *Eph. aurivillii*, 5 - *Baetis* sp., 6 - личинки веснянок, 7 - *B. bioculatus*, 8 - *Am. montanus*).

Fig. 29. Relations between the minimal drift distance (L_{min}) for hydrobionts and their biomass (W) on the substrate: "a" - *G. lacustris*; "б" - larvae ("1" - *C. altaica*, "2" - *Cinygmula* sp., "3" - *Ps. fenestratum*, "4" - *Eph. aurivillii*, "5" - *Baetis* sp., "6" - caddisfly larvae, "7" - *B. bioculatus*, "8" - *Am. montanus*)

их поселения можно оценить используя показатель L_{min} . Полученная отрицательная корреляция между L_{min} гидробионтов и их плотностью на грунте позволяет критически отнестись к общепринятой гипотезе, объясняющей дрейф организмов конкуренцией между животными за субстрат и пищу. По-видимому, ослабление конкурентных связей гидробионтов лучше рассматривать как один из результатов дрейфа организмов, а не как его причину.

Связь между продукцией и дрейфом донных организмов

Уже первые сообщения об активном дрейфе гидробионтов (Tanaka, 1960; Леванидова, Леванидов, 1962; Waters, 1962; Ключарева, 1963; Muller, 1963a, 1963b) показали, что в реках сносится огромное количество организмов. В связи с этим многими гидробиологами был поднят вопрос: каким образом бентосные сообщества рек выдерживают, казалось бы, столь высокий уровень истощения?

К настоящему времени определились две гипотезы, объясняющие механизм дрейфа: "колонизационного цикла" и "компенсирующей продукции". Первая из них, предложенная К.Мюллером (Muller, 1954), включает полет взрослых насекомых против течения, откладку яиц и массовое отрождение молоди в верховьях водотока, затем дрейф неполовозрелых личинок для колонизации всех доступных мест обитания и новый полет имаго к верховьям для завершения цикла. Действительно, имеются многочисленные наблюдения, в которых описывается лёт взрослых ручейников, поденок и веснянок в верховья рек (Elliott, 1969b, 1971a; Lehmann, 1970; Thomas, 1975; Madsen et al., 1977; и мн. др.). В то же время, у некоторых видов поденок и веснянок, несмотря на высокий дрейф личинок, лёт имаго вверх по течению оказался очень незначительным (Elliott, 1967a; Bishop, Hynes, 1969b; Pearson, Kramer, 1972; Байкова, 1978; и др.).

В ряде сообщений отмечалась способность личинок водных насекомых плыть или ползти против потока (Hultin et al., 1969; Schuhmacher, 1969; и др.). Однако при одновременном наблюдении за личинками, мигрирующими против течения и дрейфующими в потоке, было показано, что таким способом компенсируется только очень малая доля активного сноса (Bishop, Hynes, 1969a; Elliott, 1971b; Williams, Hynes, 1976; Townsend, Hildrew, 1976). В реках Канады при проведении экспериментов с P^{32} у личинок насекомых миграции против течения не были обнаружены вовсе (Bishop, Bishop, 1968).

У гаммарид, которые в отличие от насекомых не имеют воздушной стадии, миграции против потока оказались обычны (Minckley, 1964; Hughes, 1970; и мн. др.). Д.Хьюз (Hughes, 1970) в экспериментах по вселению *Gammarus pulex* в природный водоток показал, что скорость перемещения амфипод против течения составила 3 км за 4 года. Однако Т.Уотерс (Waters, 1965) не отметил у *G. pseudolimnaeus* значительных миграций против течения. Он же после анализа многочисленных наблюдений, полученных разными авторами, пришел к заключению, что два элемента гипотезы К.Мюллера (дрейф донных беспозвоночных и их перемещения к верховьям), по-видимому, друг с другом не связаны (Waters, 1972).

Т.Уотерс (Waters, 1961), объясняя механизм регуляции плотности поселений бентосных животных, предложил другую гипотезу, в которой независимо от направления полета имаго допускается компенсация дрейфа организмов за счет их продукции, т.е. уровень сноса особей является некоторой функцией продуктивности популяций. В последующем в ряде исследований отмечалась положительная корреляция между дрейфом организмов и их продукцией (Muller, 1970;

Pearson, Kramer, 1972; Waters, Hokenstrom, 1980; и др.) или высокий дрейф личинок насекомых в период их активного роста (Elliott, 1967b, 1968b). Однако существующие показатели, которыми до сих пор оценивается снос бентоса, не позволили подтвердить предложенную Т.Уотерсом гипотезу.

Проведенные нами расчеты L_{min} для разных популяций беспозвоночных показали, что колебания интенсивности дрейфа под воздействием условий среды редко превышают определенные пределы. Величина L_{min} для личинок насекомых в этом случае близка к 10 м, а для более подвижных амфипод - к 20 м (см. рис. 29). В связи с этим можно говорить о некоторой норме "истощения" биомассы животных на грунте, в пределах которой не нарушается нормальное функционирование сообщества донных организмов. Для выражения этой нормы истощения введем показатель интенсивности дрейфа (C), учитывающий долю продукции популяции, удаляемую из бентосного сообщества в результате активного дрейфа:

$$C = (B_d/P_n) 100\%, \quad (41)$$

где P_n - суточная продукция организмов на грунте, а B_d - биомасса организмов популяции, снесенных через сечение реки за сутки. Очевидно, что прежде чем рассчитывать показатель интенсивности дрейфа (C), необходимо определить границы популяции в реке и ту ее часть, по отношению к продукции которой будет сопоставляться биомасса, удаленная из сообщества животных в результате дрейфа.

При определении границ популяций важно, что для видов, обитающих в условиях быстрого или медленного течения, плесы или перекаты не являются преградой, препятствующей расселению животных. Истинная дистанция, на которую перемещаются дрейфующие беспозвоночные, может составлять от нескольких десятков до нескольких сотен метров в сутки (Богатов, 1979б). Поскольку продолжительность жизни амфипод и некоторых массовых видов насекомых составляет 1-2 года, можно с уверенностью сказать, что отдельные гидробионты в процессе онтогенеза благодаря активным миграциям способны перемещаться на достаточно большие расстояния. Таким образом, в исследованных нами предгорных реках, имеющих, как правило, однотипный характер грунта, за территорию популяции следует считать весь отрезок водотока, на котором обитает данный вид.

Понятно, что на каждом участке реки дрейф беспозвоночных через живое сечение потока происходит с определенной площади, длина которой соответствует L . Однако на место снесенных организмов поступают животные с более верхнего участка, а их место в свою очередь занимают гидробионты, обитавшие по течению еще выше и т.д. Благодаря этому в определенной точке водотока, несмотря на интенсивный дрейф, плотность поселения особей может продолжительное время оставаться стабильной. Из сказанного следует, что биомассу организмов, снесенных через сечение реки, необходимо рассматривать как результат распределения продукции популяции на всей территории, расположенной выше створа, где производится отбор проб, а не только на площади, откуда непосредственно были снесены животные, как это, например, делали Т.Уотерс и Дж.Хокенстром (Waters, Hokenstrom, 1980).

Очевидно, что для оценки величины удаляемой биомассы животных из сообщества организмов, находящихся на участке, ограниченном верхним и нижним створами, - необходимо знать величину биомассы на входе в систему, т.е. производить отбор проб дрейфа и на верхнем створе. В этом случае интенсивность дрейфа (C') будет рассчитываться как:

$$C' = [(B_d'' - B_d') / P_n] 100\%, \quad (42)$$

где P_n - суточная продукция организмов популяции, находящихся на участке реки между двумя створами; B_d' и B_d'' - биомасса организмов, снесенных за сутки через сечение реки на верхнем и нижнем створе, соответственно. Понятно, что в данном случае продукция из сообщества животных, находящихся на участке, будет изыматься при условии, если $B_d'' > B_d'$. Однако в практике часто встречаются ситуации, когда $B_d'' < B_d'$ (табл. 17), т.е. прирост биомассы в сообществе животных может происходить не только за счет продукции гидробионтов, но и за счет их интенсивного дрефта с верхних участков реки. Очевидно, что в данной ситуации C' будет иметь отрицательные значения.

Таблица 17
Интенсивность дрефта гидробионтов в р. Ухте

Дата	Q, куб.м/с	Створ	S ₁ , тыс.кв.м	W, г/кв.м	P _n г/сутки	B _n	C, %
<i>G. lacustris</i>							
19-20	0,12	В	10	2,44	122	97,5	80
VIII.77		Н				21,7	18
23-24	0,24	В	10	2,44	122	90,5	74
VIII.77		Н				71,1	58
24-25	0,38	В	10	2,44	122	88,1	72
VIII.77		Н				21,9	18
20-21	0,58	В	12	1,51	91	171	188
VIII.78		Н				118	130
21-22	1,12	В	12	1,51	91	237	260
VIII.78		Н				253	278
15-16	0,54	Н	12,5	13,82	864	108	13
VII.79							
9-10	0,45	Н	12,5	22,79	912	175	19
X.79							
<i>C. altaica</i>							
19-20	0,12	В	10	1,71	308	10,2	3
VIII.77		Н				3,6	1
23-24	0,24	В	10	1,71	308	19,8	6

Окончание таблицы 17

Дата	Q, куб.м/с	Створ	S ₁ , тыс.кв.м	W, г/кв.м	P _n г/сутки	B _n	C, %
VIII.77		Н				4,9	2
24-25	0,38	В	10	1,71	308	17,5	6
VIII.77		Н				12,3	4
20-21	0,58	В	12	1,64	350	25,8	7
VIII.78		Н				23,6	7
21-22	1,12	В	12	1,64	350	46,6	13
VIII.78		Н				53,2	15
15-16	0,54	Н	12,5	0,50	113	9,9	9
VII.79							
9-10	0,45	Н	12,5	0,29	40	3,4	9
X.79							
<i>Am. montanus</i>							
15-16	0,54	Н	12,5	2,45	551	94,2	17
VII.79							
<i>Ps. fenestratum</i>							
15-16	0,54	Н	12,5	0,06	13,5	1,4	10
VII.79							
18-19	1,59	Н	17,5	0,65	159	93,1	58
IX.79							
9-10	0,45	Н	12,5	0,05	6,9	1,7	25
X.79							
<i>Eph. aurivillii</i>							
15-16	0,54	Н	12,5	0,45	101	2,9	3
VII.79							
18-19	1,59	Н	17,5	0,78	191	36,8	19
IX.79							
9-10	0,45	Н	12,5	0,35	48	20,8	43
X.79							

Примечание: В - верхний створ; Н - нижний створ; Q - расход воды; S₁ - площадь водотока между истоком и створом наблюдения; W - биомасса бентоса на грунте.

При расчете интенсивности сноса бентосных животных (уравнение 41) оказалось, что, например, в р. Ухте биомасса (B_d) сносимых *G. lacustris* при L_{min} до 15 м не превысила продукцию популяции, показатель C находился в пределах 10-80% (см. табл. 17). Лишь в период паводка 1978 г. биомасса мигрирующих амфипод превышала их продукцию в реке. Понятно, что в результате такого дрейфа биомасса популяции гаммарусов должна уменьшаться. У личинок поденок B_d даже в периоды паводков оказалась значительно ниже величины их продукции и показатель C не превышал 15%.

Расчет C для гидробионтов р. Ухта позволил установить высокую положительную корреляцию этого параметра с минимальной дистанцией дрейфа у амфипод и личинок поденок. Полученные результаты приведены на рисунке 30, на основании которых связь между C и L_{min} может быть аппроксимирована уравнениями: для *G. lacustris*, дрейфующих летом -

$$C = 12,24 \pm 2,23 L_{min}^{0,71 \pm 0,09} \quad (42)$$

для личинок поденок, дрейфующих летом -

$$C = 2,33 \pm 0,27 L_{min}^{0,82 \pm 0,12} \quad (43)$$

для личинок поденок, дрейфующих осенью -

$$C = 7,40 \pm 1,45 L_{min}^{0,71 \pm 0,12} \quad (44)$$

Таким образом, для определенных участков рек открывается возможность рассчитывать C через минимальную дистанцию дрейфа, найти которую значительно проще, чем P_n . Нетрудно заметить, что между уравнениями 42, 43 и 44 при принятом уровне достоверности имеются статистически достоверные различия, которые объясняются разной величиной удельной продукции, зависящей как от температурных условий водотоков, так и от систематического положения гидробионтов.

При расчете C для *G. lacustris* в р. Пильде оказалось, что в отсутствии экстремальных факторов поля продукции популяции, изымаемая в результате дрейфа со всей площади, расположенной выше места наблюдения, уменьшалась с 5,6% в верховьях реки до 1,6% на среднем течении (таблица 18). Таким образом, по мере удаления от истока реки, все большая часть продукции популяции "распределяется" внутри сообществ данного водотока. Поэтому для каждого отрезка реки связь L_{min} с C будет иметь свои особенности.

Таблица 18

Интенсивность дрейфа *G. lacustris* в р. Пильде

N станции	Дата	Q, куб.м/с	S ₁ , тыс.кв.м	P _n	B _n	C, %
				кг/сутки		
1	2-3 VII.78	7,6	259	84,5	4,75	5,6
2	7-8 VII.78	15,6	637	107,8	4,28	3,9
3	8-9 VII.78	15,6	724	113,2	3,50	3,1
4	15-16 VII.78	43,9	1799	197,5	3,11	1,6

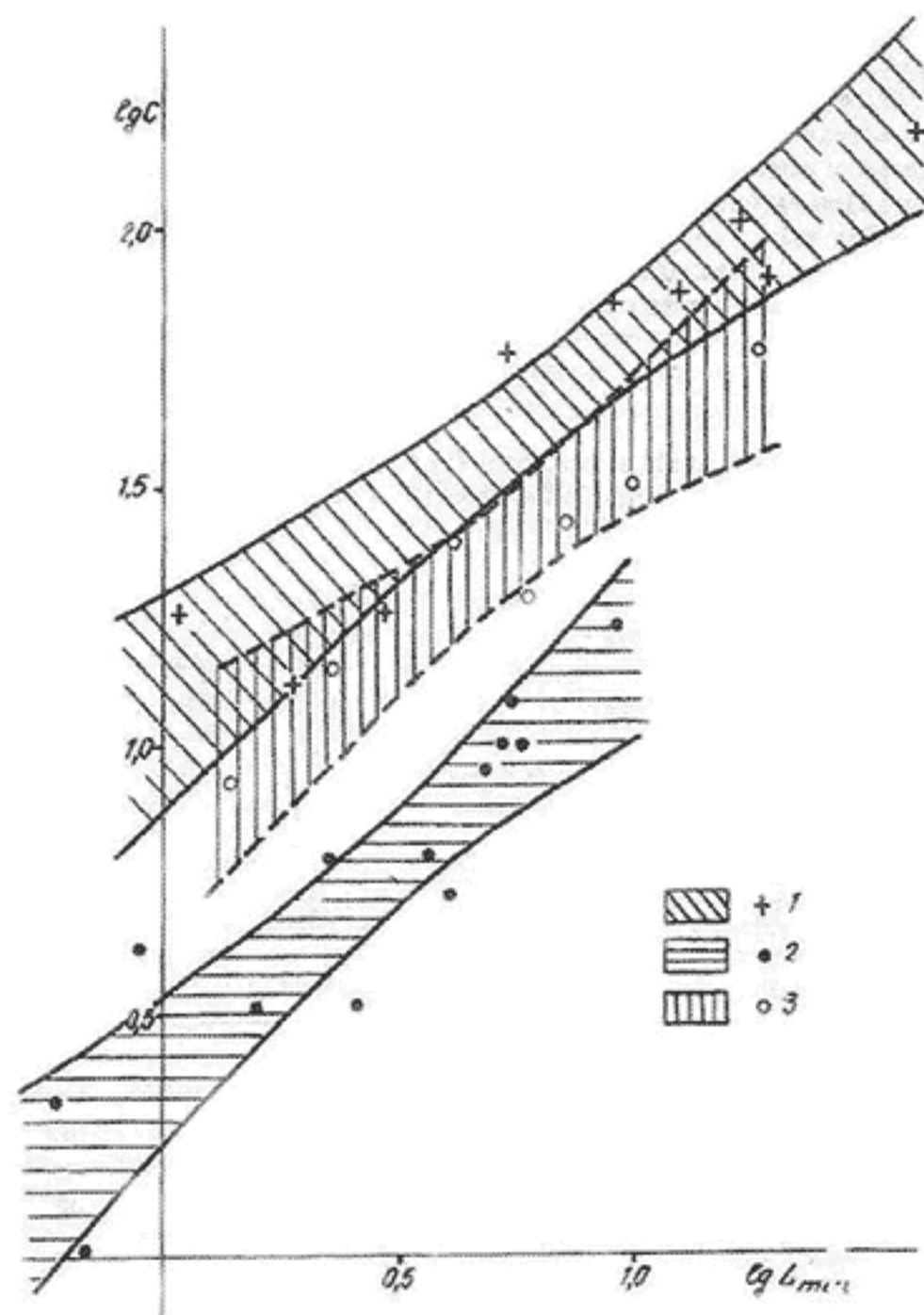


Рис. 30. Связь между показателем интенсивности дрейфа (C) и минимальной дистанцией дрейфа (L_{min}) у *G. lacustris* (1) и личинок поденок летом (2) и осенью (3). Масштаб логарифмический

Fig. 30. Relations between the drift intensity index (C) and minimal drift distance (L_{min}) in *G. lacustris* (1) and mayfly larvae in Summer (2) and Autumn (3). Logarithm scale.

Этот вывод подтверждают рассчитанные нами по данным В.Пирсона и Р.Крамера (Pearson, Kramer, 1972) результаты распределения продукции у *Oligophlebodes sigma* и *Baetis bicaudatus* в небольшой горной реке Темпл Фок (Юта, США). Станции наблюдения здесь располагались в 0,2, 1,8 и 4,2 км от истока, а средняя площадь дна реки составляла: между истоком и 1-й станцией - 620; между истоком и 2-й станцией 6476 и между истоком и 3-й станцией - 15980 м². При расчете показателя С оказалось, что за небольшим исключением в Темпл Фок, так же как в Пильде, по мере удаления от истока доля продукции, удаляемая с участка, находящегося выше створа наблюдения, закономерно снижалась, хотя общий дрейф гидробионтов в ряде случаев увеличивался (табл. 19).

Таблица 19

Продукция, дрейф и показатель С у *O. sigma* и *B. bicaudatus* в р. Темпл Фок (США)

N стан- ции	Продукция, г сух. веса/кв.м за год		Дрейф, г сух. веса через сечение реки за год		С, %	
	1968 г.	1969 г.	1968 г.	1969 г.	1968 г.	1969 г.
<i>O. sigma</i>						
1	1,28	1,29	30	134	4	17
2	3,85	3,47	2567	2318	11	11
3	4,30	3,31	5987	1335	9	3
<i>B. bicaudatus</i>						
1	1,96	1,95	1342	1990	112	167
2	1,18	1,07	2137	2621	26	35
3	2,13	1,76	1085	4381	4	18

Примечание. Продукция и дрейф приведены по Pearson, Kramer (1972)

В реке часть продукции биоценоза постоянно изымается из системы в результате активного дрейфа. В абсолютном выражении величина такого изъятия может иметь высокие значения. Так, в Пильде суточная биомасса сносимого бентоса составляла 9-13 кг. В более мелкой р. Ухте общий биосток колебался от

0,04 до 1,1 кг в сутки. При этом в периоды больших паводков дрейф организмов превышал величину продукции их популяций.

В настоящее время при оценке продукции биоценоза (P_b) за некоторый период времени (t', t'') учитывается соотношение трофических уровней (Alimov, 1983):

$$P_b = P_t + P_p - A_p \quad (45)$$

где P_t , P_p - соответственно продукция мирных и хищных животных за время (t', t''), A_p - ассимилированная за время (t', t'') энергия хищниками, входящими в состав сообщества.

Допустим, что в горных и предгорных реках продукты жизнедеятельности хищников, входящих в состав биоценоза, сносятся водными массами. Тогда часть продукции донного биоценоза (P_b''), которая за период (t', t'') остается на участке выше створа наблюдения, может быть рассчитана из равенства:

$$P_b'' = (P_t + P_p) - (B_{dt} + C_{pt}) \quad (46)$$

где B_{dt} - биомасса организмов, снесенных через сечение реки за время (t', t''), а C_{pt} - рацион за время (t', t'') хищников, входящих в состав сообщества.

Отметим, что расчет P_b'' , как показателя кормовой базы рыб, возможен при условии, если рыбы, обитающие на исследуемом участке реки, не питаются ниже створа, на котором определяется B_{dt} . В реальных условиях это допущение может быть оправданным, если количество рыбы, пересекающей створ наблюдения в обоих направлениях за время (t', t''), будет одинаково. Очевидно, что при расчете P_b'' для мальков лососей, скатывающихся к океану, створ наблюдения следует располагать на участках, ниже которых молодь *Oncorhynchus* способна переходить на новые пищевые объекты. Таким участком, например, может быть устье реки.

Отношение продукции биоценоза к тратам всеми животными сообщества энергии на обменные процессы (C_b/R_b) используется как показатель функционального состояния системы и находится в обратной зависимости от её разнообразия (Alimov, 1982). При этом траты на энергетический обмен биоценоза (R_b) представляют собой сумму трат на обмен всех животных, входящих в состав конкретного сообщества. В речных биоценозах из-за постоянного удаления в результате дрейфа части его продукции, отношение (P_b/R_b) на определенных участках реки будет снижаться до (P_b''/R_b). Следовательно, можно допустить, что в результате дрейфа бентосное сообщество водотока способно переходить в более устойчивое состояние, позволяющее системе сохранять высокое разнообразие, т.к. считается, что при низком отношении (P_b/R_b) и высоком разнообразии система более устойчива (Alimov, 1982). По-видимому, аналогично воздействию на экосистему "умеренного хищничества" (Paine, 1966), разнообразие речного биоценоза зависит от эффективности, с которой при дрейфе гидробионтов снижается монополия доминирующих видов. Известно также, что изъятие из сообщества животных "лишней" биомассы способно у оставшихся организмов стимулировать продукцию (Yoff, 1969).

Из изложенного следует, что в водотоках, где по каким-либо причинам дрейф гидробионтов не происходит, донные биоценозы могут иметь упрощенную структуру. Например, сравнительно низкое разнообразие и высокая плотность бентоса в некоторых северных реках Швеции (Ulfstrand, 1968) и Чукотки (Леванидов, 1976, 1977) может также являться следствием как суровости кли-

мата, так и снижения активности донных организмов в период полного светового дня. Важно, чтобы пресс хищников при этом был незначителен, что, кстати, в водотоках Чукотки и было отмечено В.Я.Леванидовым (1976). Однако высказанные нами предположения требуют более тщательной эмпирической проверки.

Классификация дрефта

Т.Уотерс (1965, 1972) предложил различать три типа дрефта: катастрофический, поведенческий (активный) и постоянный (пассивный). Считается, что "катастрофический" дрефт происходит в результате воздействия на донную фауну экстремальных факторов (паводки, засуха, якорный лед, антропогенное загрязнение и т.д.). В результате катастрофического дрефта сообщества донных животных по численности и биомассе могут значительно уменьшаться (Grizzell, 1976; Богатов, 1978). "Поведенческий" дрефт происходит в результате активных проявлений поведения животных. При поведенческом сносе организмы поднимаются в толщу воды самостоятельно, что наблюдается, главным образом, ночью или в другие определенные периоды суток. Т.Уотерс (1972) предполагает, что поведенческий дрефт поддерживает у популяций оптимальный уровень плотности. В "постоянном" сносе участвуют организмы, случайно оторвавшиеся от субстрата и в небольших количествах присутствующие в потоке на протяжении всего времени суток. В функционировании бентосных сообществ пассивный дрефт, как правило, играет незначительную роль. Данная классификация, как отмечает Т.Уотерс (1972), основана на вызывающих снос причинах, а это нельзя признать удачным.

Во-первых, в настоящее время невозможно однозначно ответить, почему происходит поведенческий дрефт. Показательно, что на основе полученных нами результатов (см. рис. 29), даже конкуренцию нет оснований считать одной из таких причин. Очевидно, факторы, определяющие активный подъем организмов в толщу воды, различны. Поэтому существующая классификация не может отражать все возможные взаимодействия гидробионтов со средой, и, следовательно, является упрощенной. Основываясь на принципах, предложенных Т.Уотерсом, от "постоянного" дрефта "поведенческий", по-видимому, может отличаться лишь наличием во втором случае физиологической основы. Это, между прочим, характерно для большинства элементарных реакций животных на внешние воздействия (Ивлев, 1966).

Во-вторых, в классификации Т.Уотерса нет аналитических критериев, что на практике оказывается неудобным при количественных исследованиях. Так, совсем непонятно, как различать поведенческий и катастрофический снос. Более того, при катастрофическом дрефте активно и пассивно мигрирующих организмов приходится объединять воедино на том основании, что их снос происходит в экстремальных условиях. В этом случае, с одной стороны, возникает необходимость в новом критерии, определяющем какие значения факторов среды можно считать экстремальными. С другой стороны, происходит явное нарушение принципа классификации, т.к. причины, вызывающие пассивный и поведенческий дрефт имеют различный экологический смысл. Понятно, что экс-

тремальные факторы среды способны усиливать интенсивность постоянного и поведенческого дрефта, следовательно, катастрофический дрефт у Т.Уотерса является лишь их разновидностью.

Выдвинутые нами положения и полученные результаты позволяют избежать указанных недостатков и классификацию дрефта производить не на основе причин его вызывающих, а на основе той роли, которую снос гидробионтов играет в процессах биологического продуцирования в реках, т.е. на основе того, убывает или возрастает в результате дрефта биомасса определенных групп гидробионтов в реке за сутки. Использование предложенного принципа позволило выделить 5 типов сноса:

1. Нейтральный, или поведенческий, в результате которого биомасса гидробионтов на грунте увеличивается только за счет их продукции, либо практически не изменяется:

$$B_d < P_n - C_p, \quad (47)$$

где B_d - биомасса организмов популяции, снесенных через живое сечение реки за сутки, P_n и C_p - соответственно суточные продукция и рацион хищников на участке водотока, расположенного выше створа наблюдения. Понятно, что значения C при нейтральном дрефте не превысят $100 - (C_p/P_n) \times 100\%$, а если рационом хищников пренебречь, тогда $C < 100\%$.

На участке, ограниченном двумя створами, поведенческий дрефт будет наблюдаться, когда выдерживается неравенство:

$$B_d'' - B_d' < P_n' - C_p', \quad (48)$$

при

$$B_d'' > B_d'$$

где P_n' - суточная продукция организмов популяции, находящихся на участке реки между двумя створами; B_d' и B_d'' - биомасса тех же организмов, снесенных за сутки через сечение реки на верхнем и нижнем створе соответственно; C_p' - рацион хищников за сутки на участке между двумя створами.

Нейтральный дрефт - наиболее обычный для водотоков тип миграций организмов. Наблюдается чаще всего в отсутствии экстремальных факторов. По-видимому, благодаря нейтральному дрефту в биоценозах донных животных может сохраняться оптимальная плотность поселения организмов и их высокое разнообразие.

2. Отрицательный или экстремальный тип дрефта, в результате которого биомасса гидробионтов на грунте уменьшается:

$$B_d > P_n - C_p, \quad (49)$$

Значения C в этом случае всегда будут выше $100 - (C_p/P_n) \times 100\%$, или без учета рациона хищников: $C > 100\%$.

Для участков, ограниченных двумя створами, экстремальный снос происходит, когда выдерживается неравенство:

$$B_d'' - B_d' > P_n' - C_p', \quad (50)$$

при $B_d'' > B_d'$

Как правило, отрицательный дрефт наблюдается при воздействии экстремальных факторов, однако при этом не происходит разрушения сообществ, т.е.:

$$B_{\min} < B(t') + P_n(t', t'') - B_d(t', t'') - C_p(t', t''), \quad (51)$$

где $B_{\min}$ - минимально возможная биомасса, при которой сообщество организмов способно поддерживать свою целостность; $B(t')$ - биомасса животных на грунте в момент начала действия экстремального фактора; (t', t'') - время действия экстремального фактора.

В период катастрофических паводков отрицательный дрейф может приводить к значительному уменьшению биомассы животных на дне за относительно короткий срок. Например, на перекатах реки Бомнак (правый приток р. Зеи) численность беспозвоночных после двухдневного катастрофического паводка, проходившего в августе 1975 года снизилась более чем в 20 раз, а биомасса - в 10 раз, и для их восстановления потребовалось около двух месяцев (см. главу 5). В условиях менее значительных подъемов воды отрицательный дрейф может наблюдаться и у отдельных популяций. При этом уменьшение их биомассы на грунте бывает незначительным. Так, в паводок, проходивший в р. Ухте в августе 1978 года, экстремальный дрейф был отмечен лишь у амфипод (см. табл. 17). В первый день паводка дрейф рачков превысил их продукцию на нижнем створе в 1,04, а на верхнем - в 1,5 раза. На следующие сутки снос гаммарид более чем в 2 раза превысил их продукцию. Однако легко рассчитать, что уменьшение биомассы от начальной ее величины в результате такого дрейфа, составило всего 0,6%.

3. Положительный тип дрейфа, в результате которого биомасса животных на грунте увеличивается. Такой дрейф возможен на участках, расположенных между двумя створами, когда

$$B'_d > B''_d. \quad (52)$$

Положительный дрейф наблюдается, как правило, при восстановлении численности организмов на биотопах, подвергшихся ранее воздействию экстремальных факторов. С другой стороны, в период паводков происходит заселение вновь залитых грунтов. В этой ситуации в реке в целом или на участке основного русла может наблюдаться отрицательный дрейф, относительно же вновь залитых грунтов снос гидробиотов будет положительным. На р. Амур заселение организмами глинистого грунта и наземной растительности при подъеме воды изучалось А. Константиновым (1950) и Е. Боруцким и др. (1952). По данным этих авторов уже на восьмой день после затопления грунта, на залитых участках количество личинок хирономид оказалось близким к таковому в контрольных пробах. Однако исследования в верховьях р. Зеи показали, что скорость заселения животными вновь залитых грунтов и время последующей стабилизации сообщества, когда положительный дрейф переходит в нейтральный, в сильной степени зависят от гидрологических факторов (см. главу 5).

В отсутствии экстремальных факторов положительный снос нами наблюдался у *G. lacustris* и *C. altaica* в реке Ухте (см. табл. 17), на участке где русло потока выходило на открытую местность. На открытом участке реки (нижний плес), по-видимому, из-за разных условий ночной освещенности, биомасса сносимых организмов, за редким исключением, в 1,5-6 раз была ниже, чем на верхнем, закрытом пологом деревьев плесе.

4. Катастрофический дрейф, в результате которого происходит разрушение отдельных сообществ организмов. При этом дрейфе:

$$B_d(t', t'') = B(t') + P_n(t', t'') - C_p(t', t''), \quad (53)$$

или

$$B_{\min} > B(t') + P_n(t', t'') - C_p(t', t''). \quad (54)$$

Наблюдается такой дрейф во время значительного антропогенного воздействия и, по-видимому, во время природных катастроф.

5. Предимагинальный дрейф, при котором происходит массовый вылет имаго. Является особым типом дрейфа, в котором участвуют только зрелые куколки и нимфы насекомых. Для этого дрейфа характерно, что

$$B_k > P_n - C_p \quad (55)$$

или

$$B_k(t'_1, t'_2) = B(t'_1) + P_n(t'_1, t'_2) - B_{ex}(t'_1, t'_2) - C_p(t'_1, t'_2) \quad (56)$$

где B_k — биомасса зрелых куколок и нимф, снесенных через сечение реки за определенное время; B_{ex} — биомасса экзувиев, сброшенных зрелыми куколками и нимфами на исследуемом участке реки за определенное время; (t'_1, t'_2) — продолжительность массового вылета имаго. При массовом вылете имаго биомасса животных на дне водотока может уменьшаться до 0, уравнение (56). Однако в отличие от катастрофического дрейфа донные сообщества в период вылета имаго не разрушаются. Предимагинальный дрейф сопровождается высоким сносом экзувиев куколок, либо экзувиев личинок последнего возраста.

Существовавшее мнение, что у видов, обитающих в горных и предгорных реках, вылет имаго насекомых значительно растянут по времени (Бродский, 1935; Чернова, 1952), было опровергнуто О. Я. Байковой (1972, 1972а, 1978). Например в бассейне Амура она наблюдала массовый лет имаго типичных представителей горных порогов: *Rhithrogena lepnevae*, *Cinygmula grandifolia*, *C. hirasana*, *Ephemerella (Drunella) aculea*, *Ephemerella strigata*, *E. formosana*, *E. amurensis* и др. В р. Амур массовый вылет характерен для *Anagenesia paradoxa*, *A. patans*, *Polymitarcus virgo*, *Oligoneuriella mikulskii* и др. (Булдовский, 1935; Байкова, 1978).

Приведенные выше 5 типов дрейфа характеризуют собой активную форму миграций. Для пассивного бентостока, который обусловлен механическим вымыванием животных из грунта, мы предлагаем выделить только 4 типа: нейтральный, отрицательный, катастрофический и снос наземных форм. Нейтральный пассивный дрейф обычно значительно ниже нейтрального активного. Так, в р. Бурея (сентябрь 1976 г.) пассивный дрейф по биомассе составил только 5% от биомассы суточного сноса. В периоды паводков количество пассивно сносимых животных в единице объема воды может резко увеличиваться, и нейтральный пассивный дрейф может переходить в отрицательный, либо катастрофический.

Дрейф воздушных и наземных беспозвоночных хотя и не оказывает прямого влияния на численность донных сообществ, однако заслуживает выделения в отдельный тип, поскольку в некоторых случаях численность сносимых течением наземных организмов велика, и эти животные служат основным источником пищи для многих промысловых рыб.

Заключение

Из всего изложенного можно заключить, что активный дрейф гидробионтов в исследованных реках происходит, в основном, в ночные часы, а у некоторых видов в вечерние и утренние сумерки. В отдельных популяциях наибольшую склонность к дрейфу имеют более молодые организмы. У разных видов гидробионтов и их размерных групп летом наблюдается разная ритмика подъемов в толщу воды. Очевидно, степень активности дрейфующих организмов взаимосвязана, т.е. снижение интенсивности миграций одних групп животных сопровождается увеличением сноса других.

Установлено, что величина дрейфа различных беспозвоночных определяется двумя параметрами: миграционной активностью животных и дистанцией их дрейфа. Оценка дистанции дрейфа гидробионтов и органического вещества сестона показала незначительные пространственные масштабы прямого взаимодействия между организмами. Таким образом, сообщество реофильных организмов на каждом участке потока существует достаточно автономно и стабильное взаимодействие между отдельными его частями происходит не напрямую, а опосредованно, через систему взаимодействий следующих друг за другом сообществ.

При определении степени влияния каких-либо факторов на дрейф гидробионтов, важное значение имеет выбор показателей, которыми оценивается снос бентоса. Существующие показатели не позволяют сопоставлять дрейф гидробионтов с учетом их плотности поселения на грунте. Полученные рядом авторов прямые зависимости между плотностью беспозвоночных и их дрейфом оказались недостоверными. Для сопоставления дрейфа организмов с учетом их плотности предложен новый показатель - минимальная дистанция дрейфа. Оказалось, что у разных гидробионтов этот параметр имеет значительную отрицательную корреляцию с биомассой животных на грунте. Полученная зависимость объясняется не чрезмерной плотностью организмов, а более низкой интенсивностью миграций взрослых особей. Таким образом, общепринятую гипотезу о том, что конкуренция, вызванная перенаселением, является основной причиной дрейфа, нет оснований считать убедительной.

Оказалось, что на определенном участке реки интенсивность изъятия продукции из сообщества донных животных за счет их активного дрейфа находится в прямой связи с минимальной дистанцией дрейфа. При этом важно, что суточный дрейф гидробионтов редко превышает величину их суточной продукции. Таким образом, подтверждается гипотеза "компенсирующей продукции" Т. Уотерса, в которой при объяснении механизма регуляции плотности популяций допускалась компенсация дрейфа организмов за счет их продукции. Более того, было установлено, что по мере удаления от истока реки, доля продукции популяций, изымаемая в результате дрейфа гидробионтов со всего участка, расположенного выше места наблюдения, уменьшается, хотя общий дрейф организмов через сечение реки может увеличиваться.

Предполагается, что в речном биоценозе из-за постоянного удаления за счет дрейфа части его продукции донное сообщество водотока способно переходить в более устойчивое состояние, позволяющее системе сохранять высокое разнообразие. Однако высказанное предположение требует более тщательной эмпирической проверки.

При изучении бентоса с учетом динамики бентоса на грунте, оказалась неприменимой классификация дрейфа Т. Уотерса, основанная на вызывающий снос причинах. Нами предложено классифицировать дрейф на основе той роли, которую снос животных играет в процессах биологического продуцирования, т.е. на основе того, убывает или возрастает в результате дрейфа биомасса определен-

ных групп гидробионтов в реке за сутки. Для активной формы дрейфа было выделено 5 типов сноса, для пассивной - 4 типа. Применяемые в новой классификации бентоса аналитические критерии, позволяют с успехом использовать ее при решении различных экологических задач, связанных с изучением функционирования бентосных организмов в условиях водотока.

The active drift of hydrobionts in the rivers examined occurs mainly by night and, in some species, also in evening and morning twilights. In certain populations the younger organisms are more inclined to drift. In the different hydrobiont species and their size groups in summer the different rhythm of ascent within the water is observed. The activity levels of drifting organisms are obviously mutually related, i.e. the decrease of migration intensity in some groups of species is followed by enlarging of the drift in other groups.

It is ascertained that the drift size in different invertebrate species is defined with two parameters: the migration activity of animals and their drift distance. The assessment of the drift distance for hydrobionts and for the organic matter of seston revealed only an inconsiderable measure of direct spatial relationships between organisms. Thus, a community of rheophilic organisms exists rather independently in every part of a stream. Stable relationships between its certain parts do not occur directly but arise via the whole system of relationships of successively located communities.

When calculating the degree of influence of some factors upon the hydrobiont drift, it is important to select an adequate set of indexes. The existing indexes do not allow to compare the hydrobiont drift values considering their settling density on a substrate. The direct dependences of the hydrobiont drift sizes to their population densities derived by some authors appeared to be insignificant. A new index is proposed here, the minimal drift distance, to compare organism drift sizes considering their population densities. It was found, that in different hydrobionts this parameter reveals a considerable negative correlation with the animal biomass on a substrate. The dependence obtained may be explained by lower migration intensity in adult animals and not by excessive population densities of organisms. Thus, the generally accepted assumption, that the competition induced by over-population is the main cause of the drift, seems to be unconvincing.

It was found that in a certain part of a river the intensity of the production removal from a community of benthic animals due to their drift is related directly to the minimal drift distances of these animals. It is important that the daily drift size of hydrobionts almost never exceeds their daily production size. Thus, the T. Waters hypothesis of the "compensating production" is being confirmed. The latter explains the mechanism of population density regulation assuming the compensation of the drift of organisms at the expense of their production. Moreover, it was found out that as farther from a river headwaters, the part of the population production, being removed from the whole part located above the site of observations due to the hydrobiont drift, decreases, though the total drift size of hydrobionts across the river section may even rise.

It is supposed, that in a stream biocenosis, due to a permanent removal of a certain part of its production by the drift, the bottom stream community may shift to a more stable condition that allows to maintain a high specific diversity in the system. However, this assumption needs more careful examination and confirmation.

Studying the benthos drift considering the benthos dynamics on substrate, the T. Waters classification based upon the causes of drift turned out to be inconsistent. We proposed here to classify the drift types considering the role that the drift of animals plays in the processes of biological productivity, i.e., based upon whether the biomass of certain hydrobiont groups increases or decreases resulting from their daily drift in the river. For the active form of the drift there were recognised five drift types and for the passive form four types were done. The analytic criteria applying in the new classification of the benthos drift types allow to use it successively in solving different ecological problems concerning the study of functioning of stream benthic organisms.

ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Важную роль в функционировании природных, в том числе и речных экосистем играют периодические экстремальные природные явления, наиболее распространенные из которых - паводки, обсыхание русла в периоды засухи или его промерзание зимой. Эти так называемые временные факторы могут существенно влиять на структурно-функциональные характеристики природных сообществ в целом (Odum, 1985).

Считается, что сообщества в водотоках обладают низкой резистентностью к различным неблагоприятным факторам среды, но способны быстро восстанавливаться (Lake, Barmuta, 1986). К сожалению, во многих работах, посвященных особенностям функционирования речных экосистем, временные экстремальные природные явления рассматриваются либо как возмущающий фактор, наносящий некий урон системе (Grizzel, 1976; Бродский, 1976; Short, Ward, 1980; Леванидова, 1982; и др.) и ограничивающий ее разнообразие (Andrews, Minshall, 1979; Огуль и др., 1987; Sagar, 1986; и др.), либо не учитываются вовсе, как, например, при обосновании концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Лишь в последние годы в литературе все чаще стали высказываться идеи, что физические нарушения, вызванные, например, паводками, на системном уровне не являются стрессом для сообществ речных организмов (Minshall et al., 1985; Minshall, 1988), и что временные экстремальные природные явления имеют фундаментальное значение в организации речных систем наряду с чисто биологическими формами организации, такими как конкуренция или хищничество (Townsend, 1989). Однако недостаток фактического материала пока сдерживает теоретические обобщения в этом направлении.

В настоящем разделе монографии предпринята попытка исследовать особенности функционирования отдельных популяций и сообществ речных организмов в экстремальных природных условиях (паводки, засуха и промерзание русла) и на этой основе оценить роль экстремальных факторов среды в функционировании речных экосистем.

Влияние наводнений

Речные наводнения - широко распространенное природное явление, в результате которого происходит затопление территорий. По высоте подъема уровня воды, размерам площади затоплений и величине наносимого ущерба речные наводнения обычно делят на четыре категории: низкие, охватывающие малые территории и отличающиеся небольшим подъемом уровня воды; высокие, сопровождающиеся значительными затоплениями сравнительно больших участков речных долин; выдающиеся, охватывающие целые речные бассейны, и катастрофические, вызывающие затопление громадных территорий в пределах одной или нескольких крупных речных систем (Нежиховский, 1988).

Ущерб от наводнений в масштабе всего мира достигает нескольких миллиардов долларов в год, а в странах СНГ - более 1 млрд. руб в ценах 1990 года (Авакян, Полюшкин, 1991). Однако затопления территорий тесно связаны с другими явлениями и процессами природы и во многом определяют нормальное функционирование экосистем (Stanford, Ward, 1988). Например, плодородие речных пойм в основном обусловлено наилом, который здесь оседает во время подъема воды, а также той влагозарядкой, особенно в засушливых районах, которую они в этот период получают. На периодически затапливаемых участках поймы могут формироваться особые наземные растительные сообщества, способные функционировать только в условиях промывного режима (Колесников, 1937; Petersen et al., 1987; Гайслер, 1988; и др.). Во время крупных наводнений создаются наиболее благоприятные условия для нереста многих видов рыб (Никольский, 1974). С сезоном дождей в тропиках связаны миграции огромных стай рыб к верховьям рек или из окрестных озер в устья ручьев (Гайслер, 1988) и т.д.

В периоды прохождения паводковых вод изменяется химический состав воды. Например, в Амуре в паводок снижается минерализация воды, увеличивается ее мутность и цветность. В весеннее половодье в воде отмечается повышенное содержание органических веществ и биогенов (Сиротский, 1991). В тропических реках приток питательных веществ в первые недели после начала сезона дождей приводит к бурному развитию планктона (Гайслер, 1988). Однако в реках умеренных широт степень развития планктона в паводок уменьшается и, например, на определенных участках русла Нижнего Амура концентрация хлорофилла "а" находится в обратной зависимости от расхода воды (Сиротский, 1991). В то же время на затопленных лугах наблюдается бурное развитие планктона, что создает исключительно благоприятные кормовые условия для нагула молоди многих амурских рыб (Хахина, 1948; Боруцкий, 1952).

Особую водорегулирующую роль в периоды наводнений играют пойменные озера. Паводками здесь определяется и степень развития фитопланктона. Например, в пойменных озерах Нижнего Амура, когда в межень или после-паводковый период вода из озер поступает в Амур, концентрация хлорофилла "а" распределяется практически равномерно по их акваториям. Лишь на участках, где в озера впадают реки, концентрация хлорофилла "а" обычно низкая. В паводок, когда вода из Амура поступает в озера, на стыке речных и озерных вод, т. е. на временно непроточных участках, образуются зоны высокой продуктивности, в которых наблюдается массовое развитие водорослей (рис. 31). На спаде паводковой волны богатые планктоном воды озер вновь устремляются в Амур, а распределение водорослей по их акваториям выравнивается (Сиротский, 1991).

Известно, что в реках в периоды больших наводнений с грунта сносятся огромное количество бентосных организмов (Denham, 1939; Жадин, 1940; Ide, 1942; Dendy, 1944; Аристовская, 1945; Иоффе, 1949; Боруцкий, 1952; Ляхов, 1953; Полл, Марковский, 1955; Anderson, Lehmkuhl, 1968; Grizzel, 1976; Богатов, 1978; Short, Ward, 1980; Fisher et al., 1982; Irvine, 1985; Molles, 1985; Cellot, Bournaud, 1986; Rae, 1987 и мн. др.). Одновременно с подъемом уровня воды в потоке возрастает доля сухопутных видов, смытых с прибрежной растительности (Prevot, Prevot, 1986). Было отмечено, что даже самый катастрофический паводок не вносит необратимых изменений в видовой состав и разнообразие донного сообщества. Беспозвоночные вновь заселяют обнаженный в результате смыва субстрат за счет откладки яиц имаго водных насекомых или реколонизации грун-

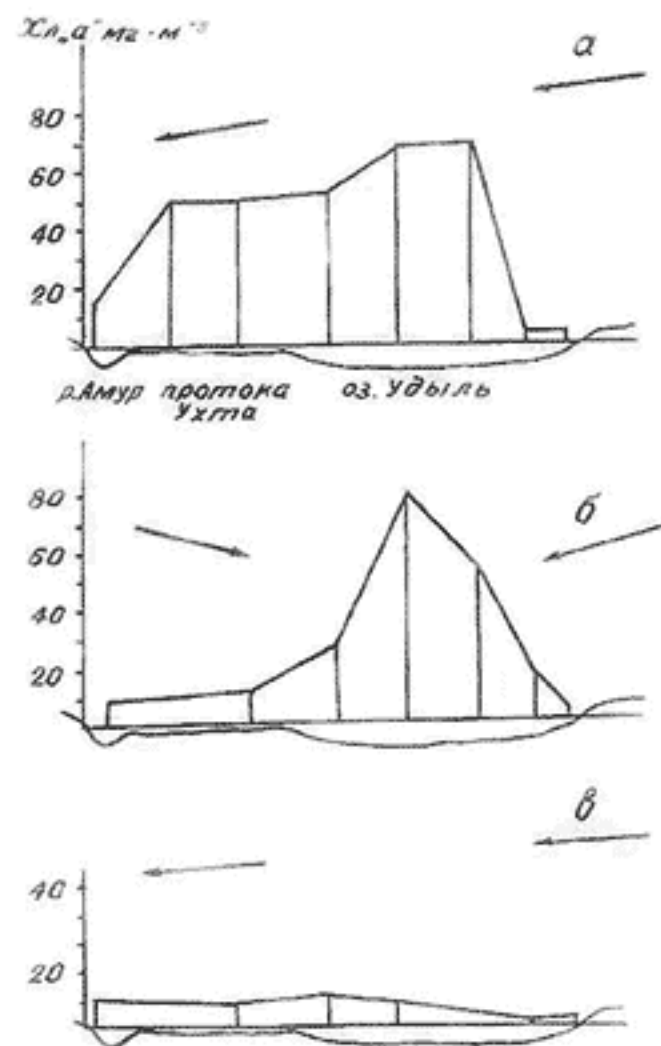


Рис. 31. Горизонтальное распределение хлорофилла "а" в озере Удыль при уровне воды в 41 см (а), 130 см (б) и 59 см (в). Стрелками показано направление течения (Богатов, Сиротский, Юрьев, 1994)

Fig. 31. Horizontal distribution of chlorophyll "a" in the Udy Lake as the water level is 41 cm (a), 130 cm (b), and 59 cm (v). Arrows indicate the river current (Bogatov, Sirotskiy, Yuriev, 1994)

та сносимыми течением организмами (Molles, 1985; Prevot, Prevot, 1986; Colin et al. 1988; и др.).

В результате наших наблюдений, проведенных в разные годы на реках Зее, Арге, Бомнаке (бассейн р. Зеи), Нижнем Амуре, Ухте, Второй Речке (г. Владивосток), Кедровой и др., было установлено, что в периоды высокого подъема уровня воды возникает отрицательный дрейф гидробионтов, который может привести к значительному уменьшению биомассы на грунте за относительно корот-

кий срок. Так, в р. Арге 27-28 июля 1975 г. проходил крупный паводок, в результате которого была затоплена речная пойма. Пробы бентоса, отобранные после спада воды, показали, что численность организмов (без учета обитателей песчаного наполнителя) уменьшилась в 1,3 раза, а биомасса - в 32 раза (таблица 20).

Таблица 20

Зообентос верховьев р. Арги до и после паводка

Группы гидробионтов	26.07.75 (до паводка)	31.07.75 (после паводка)
Обитатели камней	4300/7,0	3500/0,22
Обитатели песчаного наполнителя	6000/2,2	3000/0,16

Примечание: над чертой - экз/кв.м; под чертой - г сырого веса/кв.м.

Паводковыми водами с участка практически полностью были снесены крупные личинки веснянок и поденок. Лишь численность и биомасса личинок хирономид изменилась незначительно. На этом же участке грунта после паводка количество обитателей песчаного наполнителя уменьшилось в два раза, а их биомасса снизилась в 14 раз. Таким образом, в р. Арге в результате наводнения с грунта оказались снесены наиболее крупные гидробионты.

Наблюдения, проведенные на перекате, плесе и небольшом заливе р. Бомнак, показали, что после прохождения 10-11 августа 1975 г. паводковых вод (рис. 32), наиболее значительное обеднение бентоса произошло на перекатах. После паводка численность организмов, обитающих на камнях, на перекате уменьшилась в 22 раза, а биомасса - в 10 раз, на плесе, соответственно, - в 11 и 3 раза, в заливе - в 3 и 2 раза (см. рис. 9). Численность животных, обитающих в песчаном наполнителе, на перекатах уменьшилась в 12 раз, биомасса - в 50 раз, соответственно, на плесе - в 6 и 16 раз, в заливе - в 1,5 и 3 раза (рис. 33). Как видно из полученных данных, в результате паводка численность животных на камнях уменьшилась больше, чем их биомасса, биомасса же обитателей песка уменьшилась больше, чем их численность. Из этого следует, что с камней были смыты более мелкие формы, а из песка вымыты относительно более крупные.

После паводка численность и биомасса донных беспозвоночных на плесе, перекате и в заливе стали увеличиваться (см. рис. 9). В заливе биомасса бентоса восстановилась уже на пятые сутки после паводка, а численность организмов в три раза превысила таковую до паводка. Очевидно, столь высокую скорость заселения в заливе можно объяснить тем, что здесь в паводок с камней был смыт 1-3 см слой накопившегося в межень ила. Это, вероятно, создало благоприятные условия для обитания многих видов личинок поденок, веснянок и хирономид. В среднем, за первые пять суток наблюдений численность организмов в заливе увеличивалась со скоростью 4 тыс. экз/м² в сутки, а биомасса - 0,5 г/м² в сутки. Однако численность организмов на перекате и плесе в августе и первой половине

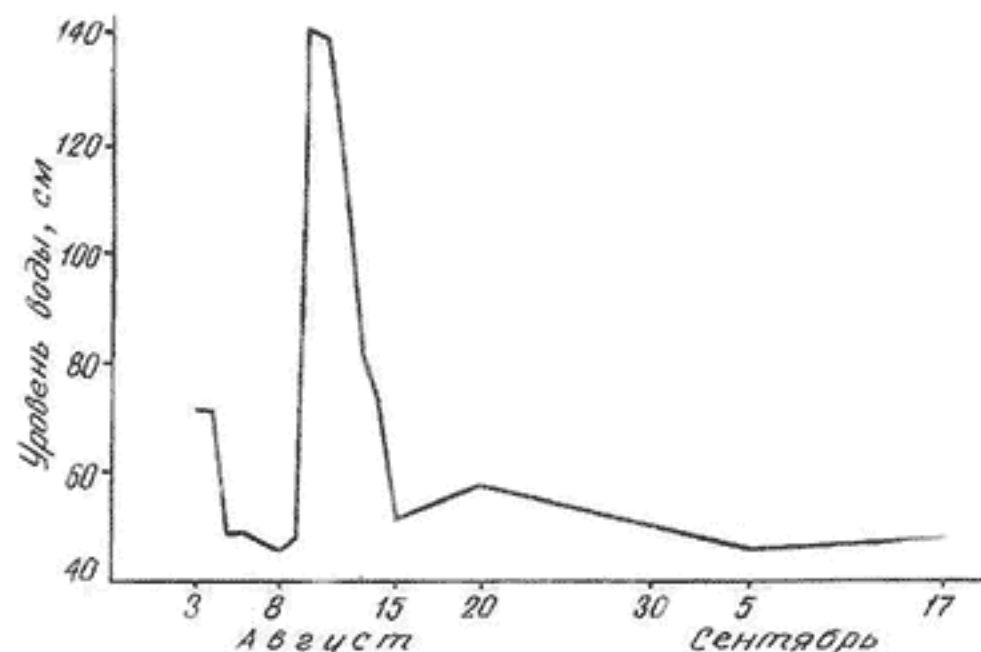


Рис. 32. Колебание уровня воды в р. Бомнак
Fig. 32. Water level changes in the Bomnak River

сентября не достигла первоначальных значений, а биомасса животных почти за два месяца после паводка восстановилась только на плесе (см. рис. 9).

Очевидно, что сравнительно быстрое восстановление численности и биомассы бентоса в первые дни после паводка происходило в основном за счет организмов, поступающих с других участков реки. Считается, что такими участками в условиях паводков могут быть зоны низкого гидравлического давления, образующиеся за поворотами русла (Townsend, 1989). По-видимому, зоны пониженного гидравлического давления могут также образовываться в ямах или за крупными валунами. В частности, в период паводка на этих участках нами наблюдалась концентрация ручейников *Glossosoma altaica*, личинок мошек и некоторых других реофильных организмов. После спада воды эти беспозвоночные через некоторое время, как правило, вновь перемещались на перекаты.

В условиях паводков разные размерные группы отдельных видов бентосных организмов могут проявлять неодинаковую склонность к дрейфу. Например, проведенные нами в августе 1977 и 1978 гг. на двух створах р. Ухта (бассейн Нижнего Амура) исследования показали, что в этот период в реке доминировали лишь *Cinygmula altaica* и *Gammarus lacustris*, составляя от общей биомассы бентоса от 15-20 до 50-80% каждый. В результате измерения длины их тела из проб грунта и дрейфа было установлено, что, например, в августе 1977 г. в популяции гаммарид четко выделялись особи длиной от 1,8 до 3,5 мм (1-я размерная группа) и выше 3,5 мм (2-я размерная группа) (рис. 34, а). От общей численности амфи-

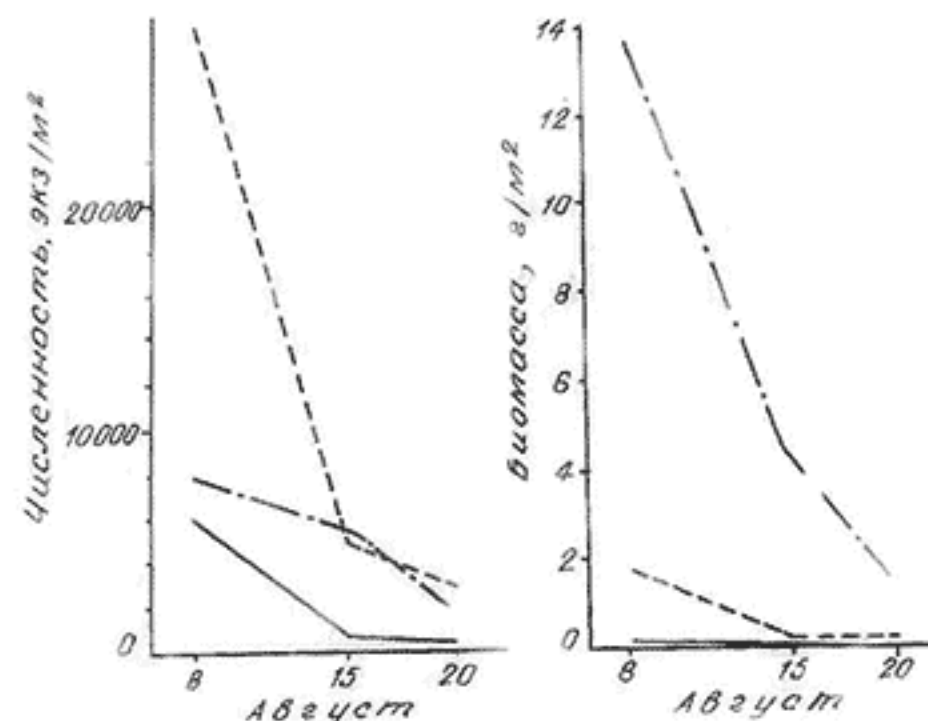


Рис. 33. Динамика численности и биомассы обитателей песчаного наполнителя гравийно-галечного грунта р. Бомнак

— перекат; ---- плес; -.-.- залив

Fig. 33. Quantitative dynamics and biomass for the inhabitants of the gravel-pebbly substrate filler in the Bomnak River

"———" - shallow; "----" - reach; "-.-.-" - bay

под особи 1-й размерной группы на грунте составили $32 \pm 8\%$. Ровно через год (август 1978 г.) доля молоди на грунте оказалась сходной ($38 \pm 16\%$) и разница в 6% недостоверной.

В 1977 г. в отсутствие паводка (с 19 на 20 августа) доля молоди в дрейфе была несколько выше, чем на грунте: $48 \pm 4\%$ на верхнем плесе и $37 \pm 8\%$ на нижнем. В последующие дни прошли дожди и расход воды в реке увеличивался (см. табл. 17). На обоих участках увеличивалась и доля молоди среди мигрантов. В паводок 1978 г., который проходил примерно в то же время, что и в 1977 г., доля молоди среди мигрантов составляла 76-78%. Из рисунка 35, на котором объединены результаты, полученные в 1977 и 1978 гг., видно, что при развивающемся паводке увеличение в дрейфе доли гаммарусов 1-й размерной группы имело затухающий характер, и популяция, довольно быстро изменяя структуру экосиртона, переходила в новое состояние, очевидно, свойственное периоду прохождения паводковых вод.

Популяция *S. altaica* в р. Ухте в августе 1977 и 1978 гг. также как и у амфипод четко распадалась на две размерные группы: молодь с длиной тела от 1,0

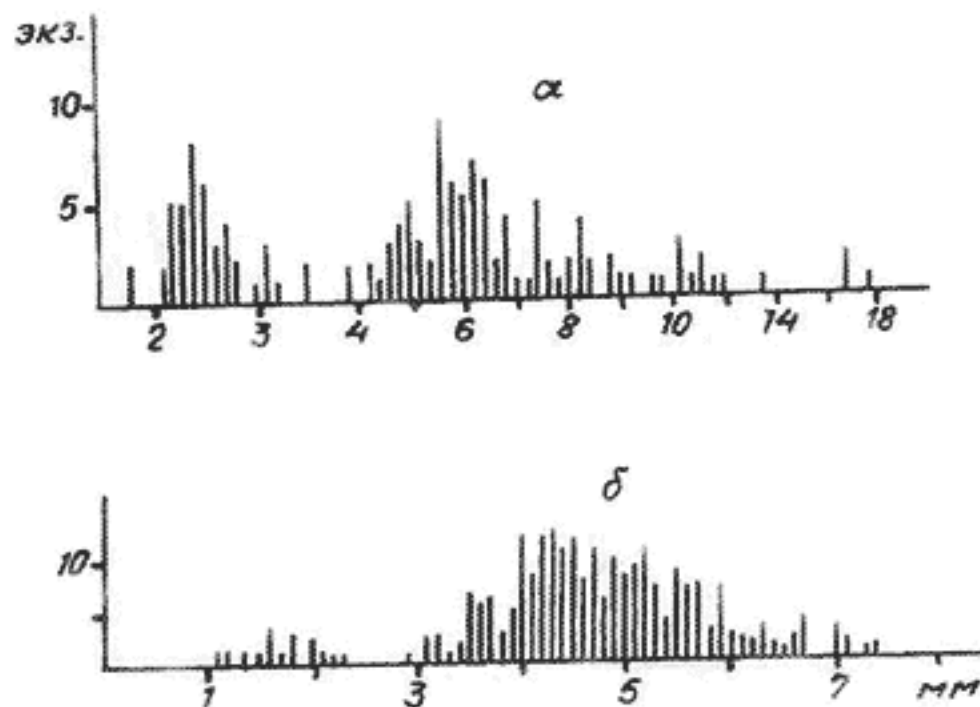


Рис. 34. Размерный состав *G. lacustris* (а) и *C. altaica* (б) в р. Ухте в августе 1977 г.
Fig. 34. Size structure of *B. lacustris* (a) and *C. altaica* (b) in the Uhta River in August, 1977

до 2,5 мм и более взрослых личинок с длиной тела свыше 2,5 мм (рис. 34, б). В среднем, личинки 1-й размерной группы в августе 1977 г. на грунте составляли $8 \pm 3\%$, в дрефте - $20 \pm 5\%$, а в августе 1978 г. - $4 \pm 5\%$ и $18 \pm 4\%$ соответственно. Так же, как и у амфипод, у личинок поденок по мере увеличения расхода воды отмечена тенденция к увеличению доли молоди в дрефте. Так, в паводок 1977 г. при расходе воды 0,12; 0,24 и 0,38 м³/с доля молоди в дрефте составляла, соответственно, 13 ± 8 , 19 ± 7 и $30 \pm 12\%$.

Рассчитанные для амфипод и личинок цинигмул из р. Ухта значения основных параметров дрефта - относительной миграционной активности (отношение миграционной активности к плотности поселения организмов, выраженной в процентах, - M'') и дистанции дрефта - в период развивающегося паводка оказались связанными с расходом воды (Q). Так, в августе 1977 и 1978 гг. в период паводков по мере увеличения расхода воды относительная миграционная активность *G. lacustris* и *C. altaica* уменьшалась (корреляционное отношение для обоих видов равно 0,70), а дистанция дрефта увеличивалась (коэффициент корреляции 0,87 и 0,76 соответственно).

На рисунке 36 приведены значения M'' при различных Q , из которого видно, что между M'' и Q имеется тесная зависимость, которую можно аппроксимировать уравнением:

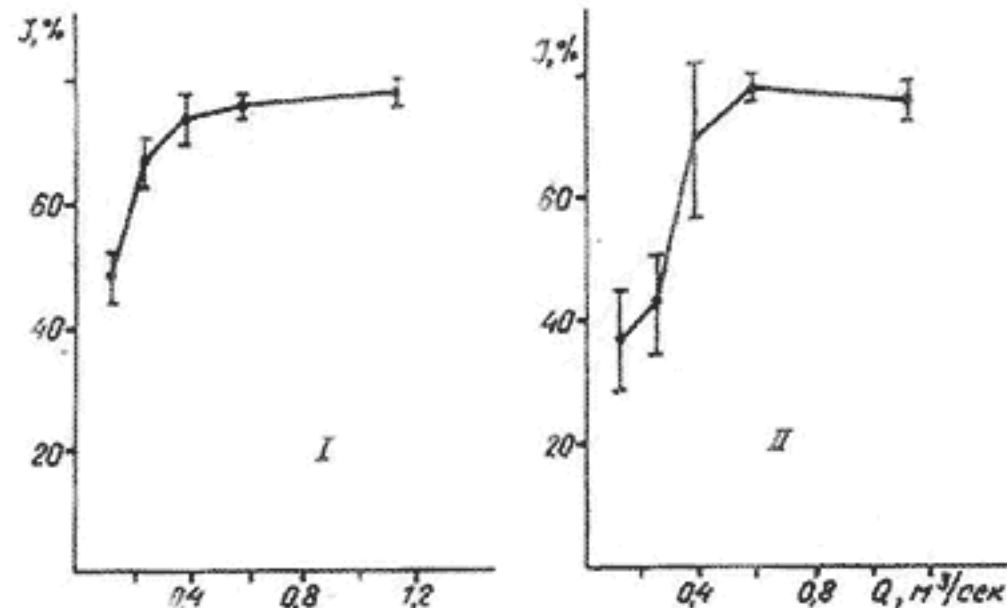


Рис. 35. Связь между долей молоди (J) среди дрейфующих *G. lacustris* и расходом воды (Q) в р. Ухте (I - верхний, II - нижний плесы)
Fig. 35. Relations between the share of juveniles (J) amongst the drifting *G. lacustris* and the water discharge (Q) in the Uhta River ("I" - the upper and "II" - the lower reaches respectively)

$$M' = n + (m/Q), \quad (57)$$

где n и m - константы. Для *G. lacustris* можно записать:

$$M'' = 14,40 + (8,24/Q); \quad (58)$$

для *C. altaica* -

$$M'' = 27,35 + (6,55/Q). \quad (59)$$

Расчет критерия Ван-дер-Вардена ($X=0,14$) показал, что личинки поденок и амфипод имеют одинаковую относительную миграционную активность, что позволяет вывести единое для них уравнение:

$$M'' = 20,85 + (7,39/Q). \quad (60)$$

На основе результатов 8 суточных станций (рис. 37) можно заключить, что зависимость дистанции дрефта организмов от расхода воды может быть аппроксимирована уравнениями: для *G. lacustris*

$$L = 476,7 \pm 173,9Q^{1,32 \pm 0,31}, \quad (61)$$

для *C. altaica*

$$L = 18,6 \pm 6,1Q^{0,80 \pm 0,09}. \quad (62)$$

Нетрудно заметить, что между уравнениями (61) и (62) имеются значительные достоверные различия, которые обусловлены разным временем пребывания организмов в толще воды. Таким образом, связь L и Q оказалась видоспецифичной.

Из полученных нами результатов следует, что в период дождевого паводка популяции донных организмов за счет изменения параметров M'' и L способны

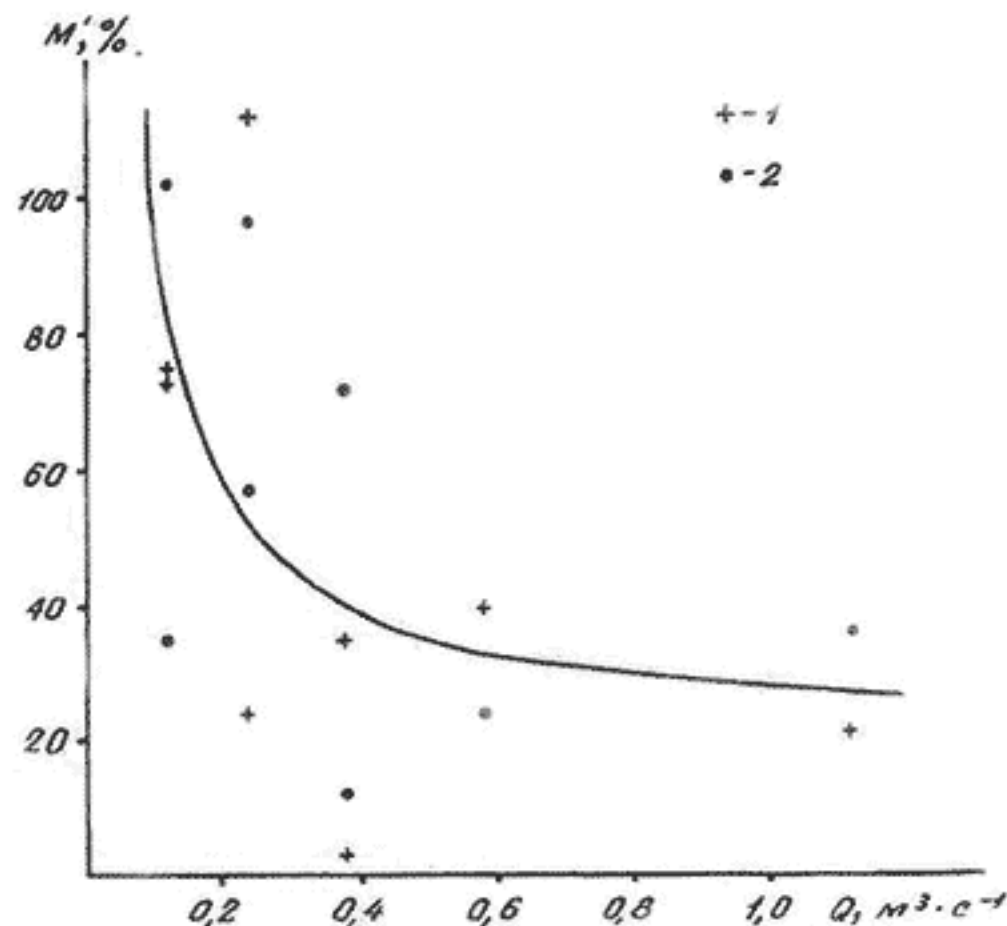


Рис. 36. Зависимость относительной миграционной активности (M') *G. lacustris* (1) и *C. altaica* (2) от расхода воды (Q) в р. Ухте
Fig. 36. Comparative migratory activity (M') for *G. lacustris* (1) and *C. altaica* (2) related to the water discharge (Q) in the Uhta River

некоторое время поддерживать определенный уровень их общей величины сноса. Существенно, что в этот период прямое сопоставление дрейфа эконисиртона с расходом воды может показать отсутствие корреляции или даже отрицательную корреляцию (что, кстати, и было получено в некоторых работах), в то время как возможности резких изменений в количественной структуре речного бентоса могут оказаться крайне близкими.

Этот вывод подтверждают расчеты показателя интенсивности дрейфа гидробионтов (C), с помощью которого учитывается доля продукции популяции, удаляемая из бентосного сообщества в результате активного дрейфа (уравнение 41). Из рисунков 36 и 37 видно, что в период возрастания в р. Ухте расхода воды от 0,1 до 0,5 м³/с увеличение дистанции дрейфа амфипод и личинок поденок сопровождалось уменьшением их относительной миграционной активности. При этом средняя для обоих створов интенсивность дрейфа у *G. lacustris* находилась в

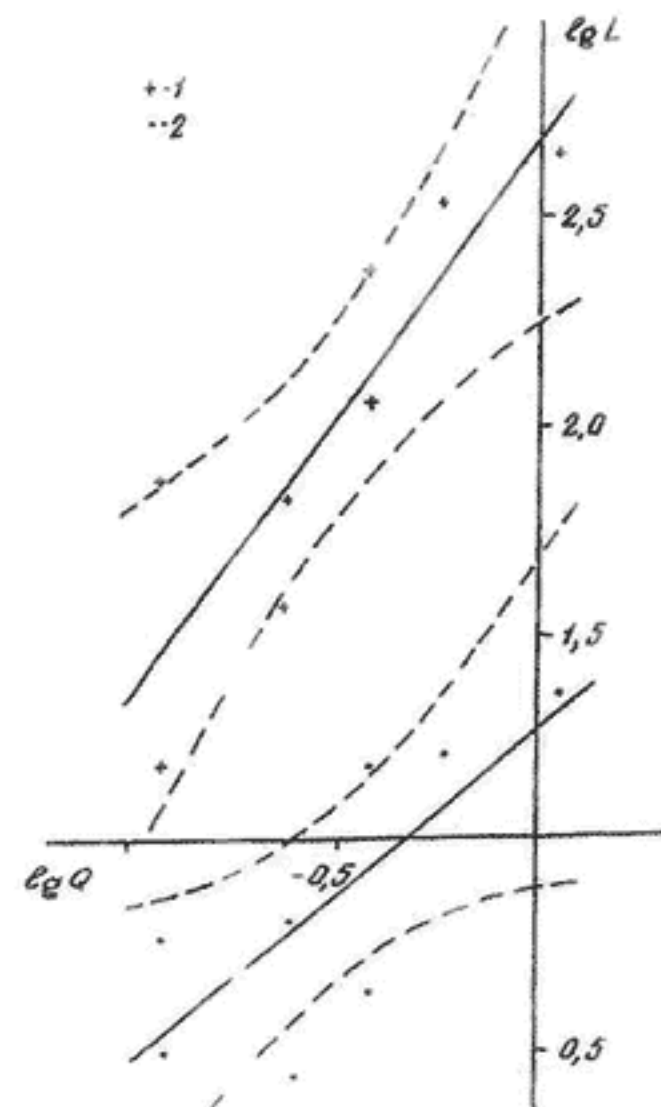


Рис. 37. Зависимость дистанции дрейфа (L) *G. lacustris* (1) и *C. altaica* (2) от расхода воды (Q) в р. Ухте. Пунктирная линия - границы доверительных интервалов. Масштаб логарифмический
Fig. 37. Drift distance (L) in *G. lacustris* (1) and *C. altaica* (2) related to the water discharge (Q) in the Uhta River. Dotted line shows the confidence intervals. Logarithm scale.

пределах 45-65%, а циннигул - 2-5% (таблица 21). При дальнейшем возрастании расхода воды, когда L гидробионтов продолжала стабильно увеличиваться, а показатели их M' вышли на плато (см. рис. 36 и 37), интенсивность дрейфа гаммарид резко увеличилась до 160-270%, превысив, тем самым, продукцию их популяции, а *C. altaica* - до 14% (см. табл. 21).

Таблица 21

Интенсивность дрейфа (С) *G. lacustris* и *C. altaica* в реке Ухта
в период развивающегося паводка

Расход воды куб. м/с	0,12	0,24	0,38	0,58	1,12
С, %:					
<i>G. lacustris</i>	50	65	45	160	270
<i>C. altaica</i>	2	5	5	7	14

Важно, что в результате отрицательного дрейфа гидробионтов может происходить удаление значительной части их продукции из речной системы. Например, в период паводка, проходившего в р. Вторая Речка в августе 1990 г., биомасса доминирующих в реке амфипод уменьшилась более, чем на 2 г/м^2 (см. рис. 8), что соответствовало примерно 30% годовой продукции популяции. В целом, биомасса бентоса за период паводка уменьшилась на $2,6 \text{ г/м}^2$, что составило около четверти годовой продукции донного сообщества. Очевидно, что изъятая в результате паводков продукция не участвует в дальнейшем круговороте вещества и энергии речной системы. Следовательно, этот фактор необходимо учитывать при оценке биотического баланса речных сообществ, в первую очередь при расчете кормовой базы их высших трофических уровней, например, рыб.

Следует отметить, что в период паводков происходит не только снос бентосных животных, но и заселение ими вновь залитых грунтов. В этом случае, если в реке в целом или на участке основного русла наблюдается отрицательный дрейф организмов, то относительно вновь залитых грунтов снос гидробионтов будет положительным. Например, заселение организмами глинистого грунта и наземной растительности при подъеме воды изучалось А.С. Константиновым (1950), Е.В. Боруцким и др. (1952) на р. Амур. По данным этих авторов уже на восьмой день после затопления грунта, на залитых участках количество личинок хирономид оказалось близким к таковому в контрольных пробах.

Как показали наши исследования, скорость заселения животными грунтов в период паводков и время последующей стабилизации сообществ (когда положительный дрейф переходит в нейтральный) в сильной степени зависят от гидрологических факторов. Например, как видно из таблицы 22, на р. Зее 15 июня 1975 г. численность организмов на участках дна, находившихся под водой после затопления в течение 1,5 суток (подъем воды составил около 1 м), оказалась выше на быстрине, а еще через двое суток (17 июня) - на более медленном течении. Поскольку в р. Зее на постоянно затопленных грунтах численность гидробионтов обычно была выше на более медленном течении (см. таблицу 6), полученные материалы указывают на то, что в период подъема воды сообщества организмов на быстром течении формируются более быстрыми темпами. Этот вывод подтверждается также результатами опыта по заселению организмами камней, проведенного на р. Зее 14 и 15 июня 1975 г., в котором было показано, что скорость заселения камней животными выше на участках с более быстрым течением (рис. 38).

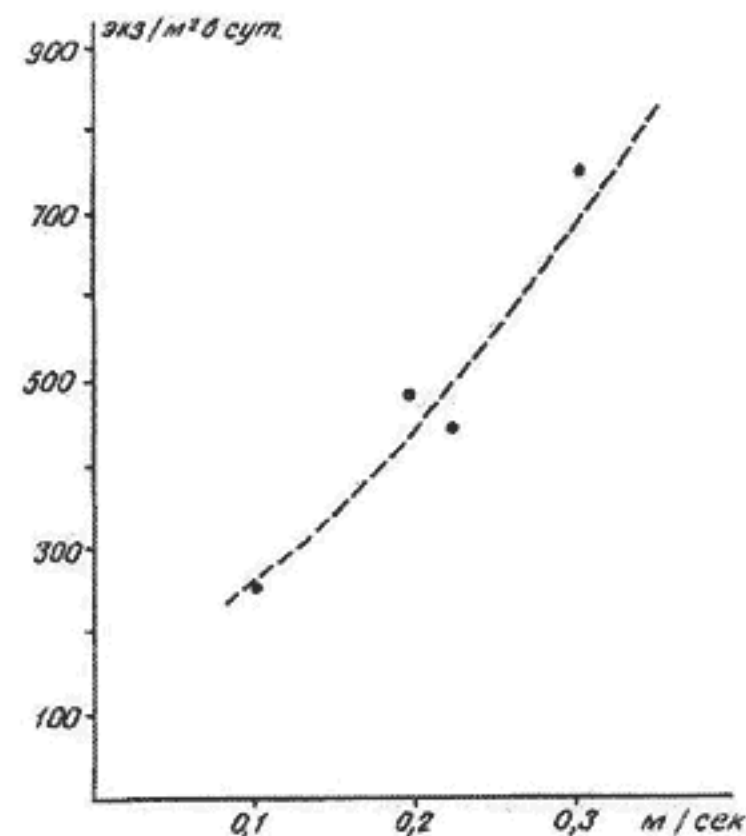


Рис. 38. Влияние придонной скорости течения воды на скорость заселения бентосными животными каменистого грунта р. Зеи

Fig. 38. Influence of the flow velocity near the river bottom on the velocity of bottom animals settling for the stony substrate of the Zeya River

Таблица 22

Численность и биомасса бентоса р. Зеи на временно затопленных
в паводок участках грунта

Дата	06.06.75		15.06.75		17.06.75	
Скорость течения, м/с	0,1-0,2	0,3-0,5	0,1-0,2	0,3-0,5	0,1-0,2	0,3-0,5
Время нахождения под водой, сут	5	5	1,5	1,5	4	4
Численность, экз./кв.м	700	920	620	950	1760	1500
Биомасса, г/кв.м	0,37	0,11	0,20	0,12	0,76	0,60

Интересно, что в пробах, собранных 6 июня с участков грунта, находившихся под водой 5 суток, на быстром течении организмов оказалось в 1,5 раза больше, чем на медленном (см. табл. 22). Очевидно, сообщества беспозвоночных в данном случае находились в стадии формирования. Вероятно, это связано с тем, что за 5 дней до 6 июня на реке был резкий подъем воды на 2,5 м, в то время как за 1,5 суток до 15 июня - только на 1 м. Как видно из таблицы 22, формирование сообщества гидробионтов на временно затопленных участках грунта во время второго подъема воды происходило быстрее, чем во время первого. Следовательно, можно предположить, что при более сильном паводке формирование биоценозов на заливаемых грунтах протекает медленнее.

Из всего изложенного можно заключить, что особое значение в функционировании речных сообществ в периоды паводков имеет способность большинства составляющих их организмов участвовать в активных миграциях. При подъеме уровня воды это позволяет многим организмам колонизировать новые места обитания, в условиях крупных паводков - быстро находить убежища в зонах с более низким гидравлическим давлением, а после завершения паводков - вновь рекolonизировать доступные участки русла. Таким образом, наличие рефугиумов в речных системах играет важную роль в предотвращении разрушения отдельных их элементов. Характерно, что в начальный период паводков некоторые бентосные беспозвоночные животные оказались способными поддерживать общий уровень своего дрейфа. Тем не менее в периоды крупных паводков сносится огромное количество организмов и взвешенного органического вещества, которые безвозвратно удаляются из экосистем, что, очевидно, необходимо учитывать при расчетах биотического баланса этих систем или, например, при оценке кормовой базы рыб.

Важно, что с паводками связаны крупномасштабные миграции многих видов рыб и периоды их нереста, а также функционирование специфических природных комплексов речных пойм. Следовательно, в случае длительного отсутствия паводков могут быть нарушены важные связи между отдельными составляющими речных экосистем, что в конечном итоге может привести к их перестройке и деградации.

Меженный период и засуха

В период летней межени происходит стабилизация гидрологического режима водотоков, а при продолжительном и значительном недостатке осадков - снижение запасов влаги на водосборе, сопровождающееся обмелением рек, вплоть до частичного или полного пересыхания их русла, особенно в зонах кренали или ритрали. Проведенный ранее И.М. Леванидовой (1968) анализ количественных показателей развития бентоса на реках с различным гидрологическим режимом показал, что биомасса и продуктивность донных беспозвоночных тем выше, чем стабильнее гидрологический режим водотока, независимо от того, к теплым или холодным, быстротекущим или только проточным эти водотоки относятся.

Действительно, в первые дни после весеннего половодья или дождевых паводков в водотоках, как правило, наблюдается активное увеличение видового

разнообразия, численности и биомассы донных организмов на всем протяжении реки, а также развитие планктонных сообществ в зоне потамали. Однако, длительная стабилизация гидрологического режима часто влечет за собой сильную евтрофикацию речных экосистем. Например, на Нижнем Амуре (зона потамали) если в половодье и в период летне-осенних паводков в водной массе преобладают диатомовые водоросли из рода *Aulacosira*, а концентрация хлорофилла "а" в этот период колеблется в пределах 1,5-6,0 мг/м³, то в летнюю межень в планктоне наряду с диатомовыми водорослями большого количественного развития достигают синезеленые водоросли из родов *Aphanizomenon*, *Anabaena* и *Microcystis*, а концентрация хлорофилла "а" на различных участках русла изменяется от 8 до 20 и более мг/м³. (Сиротский, 1986). Максимальные концентрации хлорофилла "а" чаще всего отмечаются на участках впадения в Амур проток, связывающих его с большими пойменными озерами, являющимися основными поставщиками фитопланктона.

Непосредственно в пойменных озерах концентрация хлорофилла "а" может варьировать от 8 до 260 мг/м³. (Сиротский, 1991). При этом степень развития водорослей увеличивается по мере снижения уровня воды. В аномально низкую воду такие озера, как Инокшеньевское, Падали и Мылка теряют связь с Амуром. В этот период здесь происходит чрезмерное развитие синезеленых водорослей, которое может сопровождаться массовой гибелью рыбы.

В зонах ритрали и кренали евтрофикация в межень связана с развитием водорослевого компонента перифитона. Известно, что при стабильном гидрологическом режиме течение способствует развитию обрастаний на твердом субстрате (Коган, Язкулиева, 1968; Reisen, Spencer, 1970; Dillard, 1971; и мн. др.). В формировании фитобентоса здесь обычно отмечается 2 фазы: микрофитобентоса и зеленых нитчатых водорослей (Оксинок, Карпезо, 1976). В межень фаза развития зеленых водорослей наступает сравнительно быстро и на каменистом грунте они могут образовывать высокую биомассу, которая на течении достигает больших величин, чем в стоячей воде (Баклановская, 1968; Коган, Язкулиева, 1968; Whitton, 1970 и др.). На песчаном же грунте сообщество зеленых водорослей формируется быстрее при отсутствии течения, когда грунт стабилизирован. В этом случае биомасса сообщества нитчатых водорослей почти в 25 раз превышает биомассу микрофитобентоса, хотя их продукция обычно ниже микрофитобентоса в 8-17 раз (Оксинок, Карпезо, 1976).

В лососевых реках юга Дальнего Востока наиболее интенсивное развитие нитчатых водорослей происходит в весенне-летний период в ритрали, в годы, когда весеннее половодье практически не выражено. В этом случае уже к июню их биомасса на камнях, по нашим данным, может достигать 250-350 г/м² сухой массы. Для сравнения отметим, что, в европейской части СНГ, например, в канале Северный Донец-Донбасс, биомасса зеленых нитчатых водорослей не превышает 240 г/м² сухой массы (Калиниченко, 1976).

Образуя большую биомассу, зеленые нитчатые водоросли сильно изменяют условия обитания водных животных, а при массовом отмирании ухудшают качество воды. Интенсивное развитие водорослей может сопровождаться гибелью многих гидробионтов, в том числе и молоди рыб. Например, на р. Кедровой в сравнительно продолжительную весенне-летнюю межень 1985 года уже к середине июня значительная площадь ритрали в пределах заповедника "Кедровая Падь" была покрыта мощными обрастаниями водорослей. Среди их волокон бы-

ли заметны запутавшиеся трупы личинок и мальков рыб, а также крупных личинок насекомых. На заросших участках русла резко изменилась структура донного сообщества: практически исчезли личинки ручейников, резко снизилась доля амфипод, личинок веснянок и поденок и увеличилась доля личинок хирономид. В период с 24 июня по 11 июля (до начала крупного паводка) в ставные сачки-ловушки из газа N 13 и площадью захвата 910 см², которые каждые 5 дней нами устанавливались в поток на сутки, в массу стали попадаться трупы мальков сима *Onchorhynchus masu* (Brevoort), голяня *Phoxinus lagowskii oxycerphalus* (Saurage et Dabry) и голец *Nemachilus barbatulus toni* Dybowski. Как видно из таблицы 23 в конце июня количество отловленных трупов мальков было максимально и в пересчете на живое сечение потока составило 1,5 тыс. шт. с биомассой 0,95 кг сырой массы.

Таблица 23

Количество трупов мальков рыб, отловленных за сутки сачком-ловушкой в р. Кедровая в период массового развития нитчатых водорослей

Вид рыб	24-25 июня	29-30 июня	5-6 июля	10-11 июля	16-17 июля
сима	$\frac{7}{3,8}$	$\frac{99}{50,7}$	$\frac{56}{39,2}$	$\frac{48}{16,7}$	0
голянь	$\frac{3}{2,0}$	$\frac{39}{33,3}$	$\frac{18}{14,4}$	0	0
голец	0	$\frac{11}{12,1}$	$\frac{1}{0,8}$	0	0

Примечание: над чертой - экз; под чертой - г сырого веса.

В кренали рек лесной зоны развитие нитчатых водорослей ограничено и наблюдается лишь на незатененных участках. Установлено, что, например, в ручьи центральной Европы до 98% органического вещества поступает с листовым опадом (Caspers, Wagner, 1980). В период интенсивного листопада массовое развитие получают беспозвоночные с грызущим ротовым аппаратом ("разрушители") (Cummins et al., 1989). Однако в условиях длительной межени в результате жизнедеятельности "разрушителей" происходит "заиление" обширных участков кренали и прилегающих участков эфиритрали фекалиями и фрагментами листьев. Например, в реках юга Дальнего Востока на слабопроточных участках потока в течение месяца может накапливаться несколько сантиметров подобного "ила". Такие участки русла становятся малоприспособленными для жизни многих гидробионтов, в том числе и "разрушителей".

Осенью листовый опад в ручьях может образовывать большие скопления в ямах или так называемые пакеты на течении. Внутри таких скоплений и пакетов содержание кислорода сравнительно быстро снижается до следовых коли-

честв. Листья здесь, как правило, покрываются слизью, чернеют, а при их разборке ощущается характерный гнилостный запах анаэробного разложения. Между листьями часто встречаются многочисленные трупы крупных амфипод и других беспозвоночных.

В верхних частях речных бассейнов продолжительная межень обычно завершается пересыханием многих участков русла, особенно в зоне кренали и эфиритрали, что является существенным лимитирующим фактором для развития здесь ряда видов гидробионтов (Огуль и др., 1987). Вода остается лишь в ямах или местах выхода ключей. В зоне ритрали в засуху могут отшнуровываться протяженные участки потока, функционирующие в это время как самостоятельные системы и сохраняющие в течение всего периода засухи основные черты сообщества ритрона. Например, в р. Кедровая в период длительной летней межени 1982 года, продолжавшейся с июня до начала сентября, в метаритрали со второй половины июня образовалось несколько изолированных проточных участков, протяженностью от 0,8 до 1,5 км. Нитчатые водоросли в этот год на отшнурованных участках русла не получили массового развития, очевидно, из-за предшествовавших межени крупных весенних паводков. Проведенные нами на каждом из этих участков сборы бентоса и их сравнение с аналогичными пробами, собранными с тех же станций реки в 1972-1973 гг. (Леванидов, 1977) и в 1979-1980 гг. (Кочарина и др., 1988), когда река была единой системой, показали, что соотношение основных групп беспозвоночных животных во все изученные периоды в основном соответствовало друг другу (рис. 37, а-г). Характерно, что протяженность таких самостоятельно функционирующих участков рек примерно соответствовала средней дистанции сноса органического вещества сестона (см. главу 3).

Однако в условиях сильного пересыхания русла, отмеченного в р. Кедровая в 1982 г. в области кренали, эфиритрали и частично метаритрали, обводненными оставались сравнительно небольшие, до нескольких метров или десятков метров в длину участки потока или ямы, в которых происходила высокая концентрация гидробионтов. Здесь наблюдалось достаточно быстрое потребление беспозвоночными пищевых ресурсов: листового опада, перифитона и пр. В таких условиях основной потребитель листового опада - амфиподы резко изменяли свою трофику и становились хищниками и канибалами, тем самым получая некоторое преимущество по сравнению с другими группами организмов. Соответственно изменялась и структура всего сообщества гидробионтов в сторону уменьшения видового разнообразия и значительного увеличения доли амфипод (рис. 39, д). Практически, хищным амфиподам для питания становились недоступными лишь крупные личинки насекомых последних стадий развития. Таким образом, в период засухи в условиях жесткой конкуренции организмов за пищевые ресурсы происходила регуляция изолированных сообществ, выражавшаяся в изменении трофики амфипод, что обеспечивало выживание в экстремальных условиях среды наиболее плодовитых особей у рачков и наиболее крупных личинок у насекомых.

Наблюдения за поведением гидробионтов в период засухи показали, что многие беспозвоночные животные оказались способными заблаговременно покидать зону обмеления до ее пересыхания. Например, в р. Кедровая в период летней засухи 1982 года мы недалеко от устья ручья Второго Золотого 17 июня в течение часа наблюдали, как амфиподы, личинки ручейника *Neophylax ussuriensis* и планарии без каких-либо видимых причин в массе покидали небольшой проточный

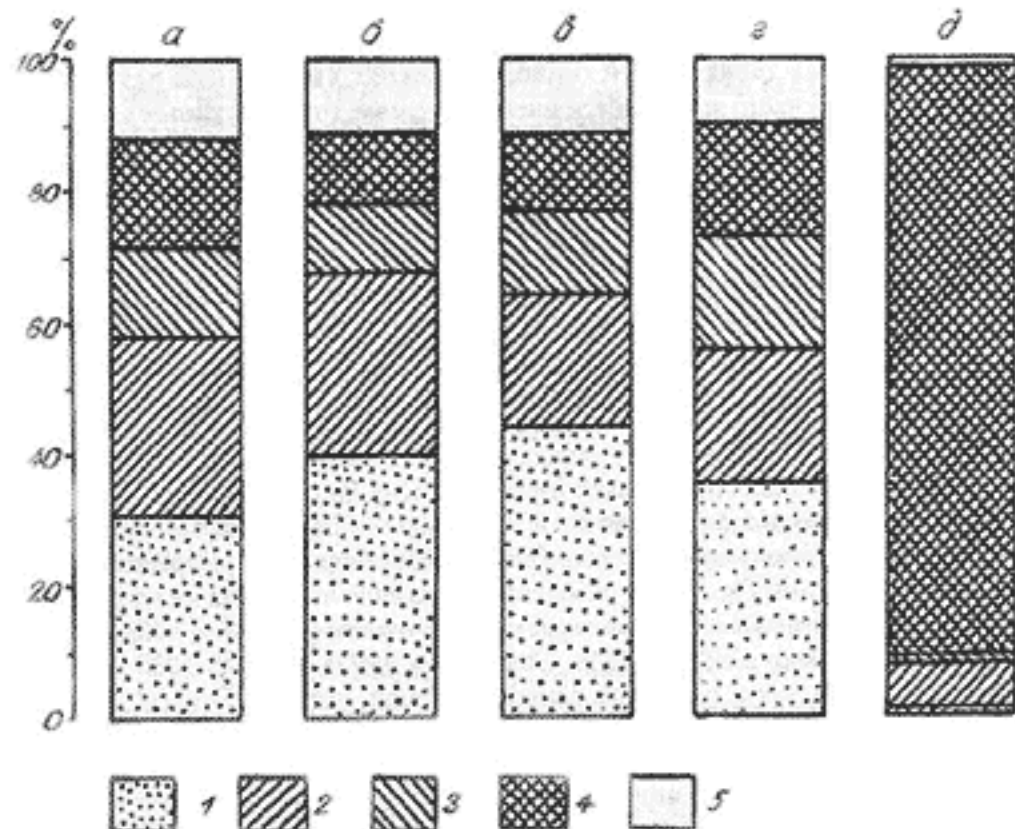


Рис. 39. Процентный состав биомассы бентоса метаритрали р. Кедровой: а - в 1972-1973 гг. (Леванидов, 1977), б - в августе 1972 г. (Леванидов, 1977), в - в 1979-1980 гг. (Кочарина и др., 1988), г - на 800 метровом отшнурованном участке русла в августе 1982 г. (собственные данные), д - на 12 метровом отшнурованном участке русла в июле 1982 г. (собственные данные).

1 - личинки ручейников, 2 - личинки поденок, 3 - личинки веснянок, 4 - амфиподы, 5 - прочие

Fig. 39. Metaritral benthos biomass structure (in percent) for the Kedrovaya River: "a" - in 1972-1973 (Levanidov, 1977), "б" - in August, 1972 (Levanidov, 1977), "в" - in 1979-1980 (Kocharina et al., 1988), "г" - in a separated reach 800 m long in August, 1982 (our data), "д" - in a separated reach 12 m long in July, 1982 (our data)

"1" - caddisfly larvae, "2" - mayfly larvae, "3" - stonefly larvae, "4" - amphipods, "5" - other

залив, шириной 2-2,5 м и длиной - около 6 м (рис. 40). Грунт в заливе, как и по всему рус., был гравийно-галечный. Скорость течения на входе в залив в 13 часов (начало наблюдений) не превышала 0,15 м/с, средняя глубина - 4-5 см. Поступающая в залив вода в кутовой его части уходила в подрусловый поток. Интересно, что ручейники и планарии независимо от рельефа грунта передвигались против течения по прямой линии, а амфиподы группировались у уреза воды и двигались строго вдоль береговых линий двумя сплошными темными полосами, ширина которых составляла 4-5 см. Отмечено, что в 13 часов через сечение "по-

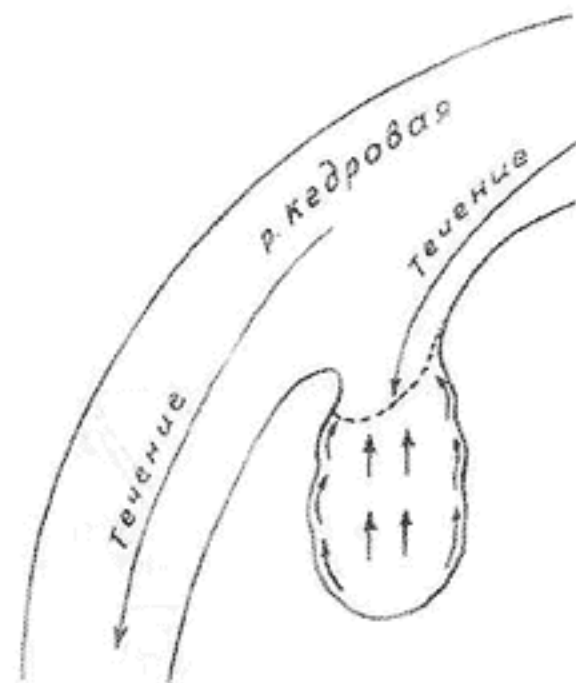


Рис. 40. Схема пересыхающего участка р. Кедровой: пунктирной линией показана граница уреза воды после пересыхания; короткими прямыми стрелками показано направление перемещений планарий и личинок ручейников, волнистыми - направление перемещений амфипод

Fig. 40. A diagram of a dried up part of the Kedrovaya River: dotted line indicates the water level after drying up; short straight arrows show the directions of the migrations of planaria and caddisfly larvae; wavy arrows show the directions of the amphipod migrations.

лосы" 100 экз. рачков проходило примерно за 17-18 сек, а в 13-30 - за 30-35 сек. В 13-45 наблюдения нами были прерваны и возобновлены в 18 часов. К этому времени залив оказался полностью пересохшим. Очевидно, что в данном случае водные организмы, принадлежащие к различным группам беспозвоночных животных (ракообразные, насекомые и черви), получили какой-то информационный сигнал тревоги, что позволило им заблаговременно покинуть опасную зону.

Способность различных групп гидробионтов активно реагировать на понижение уровня воды была нами также прослежена в 1975 году на р. Бомнак (бассейн р. Зеи) в опыте по заселению камней, который был проведен 2-6 августа на плесе, перекате и в небольшом заливе. Грунт на всех трех участках был гравийно-галечный, ширина реки не превышала 15 м. Скорость течения на перекате составляла 1,2-1,3 м/с, на плесе - 0,5-0,8 м/с, в заливе течение практически отсутствовало. На каждый из этих участков на глубину 0,4-0,5 м были помещены по 28 меченых стеклографом чистых камней, из которых затем ежедневно по 7 штук вынимали из воды в сачке. Поселившихся на камнях за период экспозиции животных отмывали в ведре, подсчитывали и взвешивали. Как видно из рис. 41, в первые двое суток опыта при неизменном уровне воды численность и биомасса бентосных организмов на всех трех участках стабильно увеличивалась. На плесе камни заселялись в основном личинками поденок, хирономид (*Crucatorpus gr. biformis* и *Cr. gr. algarum*) и ручейников (*Gl. altaica*); в заливе - личинками поденок, веснянок (*Capnia sp.*), хирономид (*C. gr. biformis*) и ручейников (*Hydatophylax nigrovittatus*), а на перекате - личинками мошек (*Gnus subvariegatus* и *Simulium vulgare*) и ручейников (*Gl. altaica*).

В период с 4 на 5 августа (третьи сутки опыта) в реке произошло понижение уровня воды на 0,25 м (рис. 42), что сопровождалось резким снижением численности и биомассы организмов на меченых камнях, помещенных на плесе и в

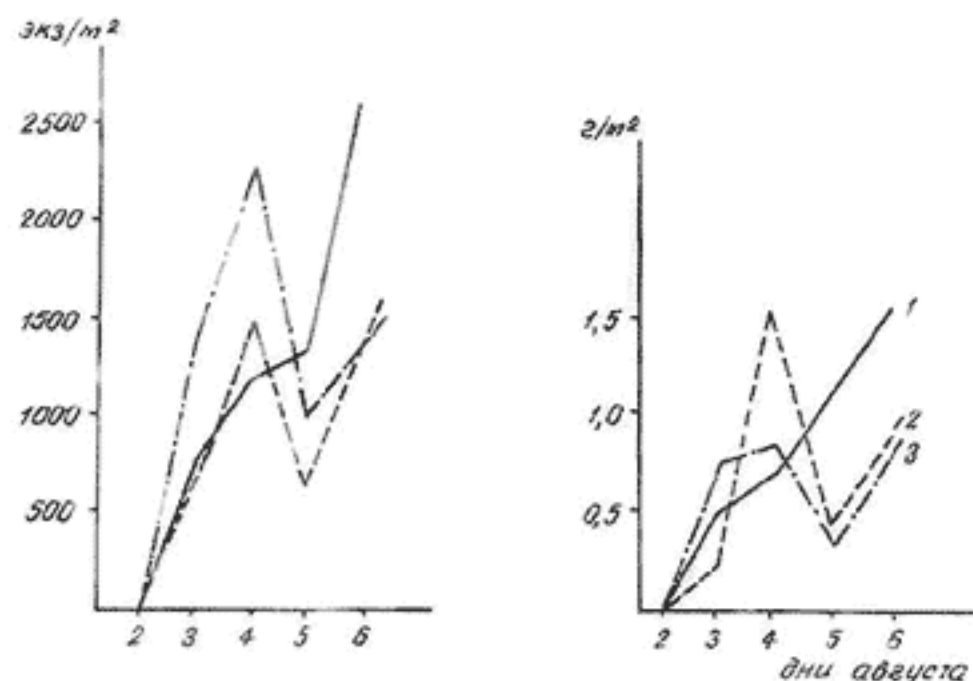


Рис. 41. Динамика заселения бентосными животными меченых камней в р. Бомнак (1 - перекат, 2 - плес, 3 - залив)
Fig. 41. Dynamics of the settling of benthic animals on marked stones in the Bomnak River ("1" - shallow; "2" - reach; "3" - bay)

заливе, хотя эти камни, казалось бы, располагались еще на достаточной глубине (0,15-0,25 м). На перекате в условиях быстрого течения заселение организмами камней в период спада уровня продолжалось, однако несколько более низкими темпами. На 4-е сутки опыта произошла стабилизация уровня воды и скорость заселения камней на всех трех участках вновь стала нарастать. Таким образом, наиболее активно донное сообщество реагировало на спад уровня воды на участках, где скорость течения не превышала 0,8 м/с.

Е.В.Боруцкий и др. (1952), изучая фауну обсыхающего глинистого участка дна Амура, отмечали, что вместе с отступающей водой мигрирует вся эпи-фауна. Однако А.С.Константинов (1950) указывал, что личинки хирономид здесь не мигрировали вслед за отступающей водой в количествах, которые могли бы быть учтены. Для некоторых видов амфиботических насекомых, например, поденок рода *Baetis*, было отмечено, что снижение расхода воды и вследствие этого сокращение жизненного пространства могут способствовать преждевременному раннему вылету их имаго с уменьшенным индивидуальным весом (Illies, 1979). Тем не менее, на пересыхающих участках дна рек в период засухи наблюдается массовая гибель организмов (Ladle, Bass, 1981; Delucchi, 1988). Особенно много гидробионтов гибнет в зонах эпитрала и кренали, когда пересыхают обширные участки русла. Например, в зоне кренали р. Вторая Речка (лесопарковая зона г. Владивостока) в период длительной летне-осенней засухи 1991 года, продолжавшейся с августа до конца октября, в сентябре произошло практически

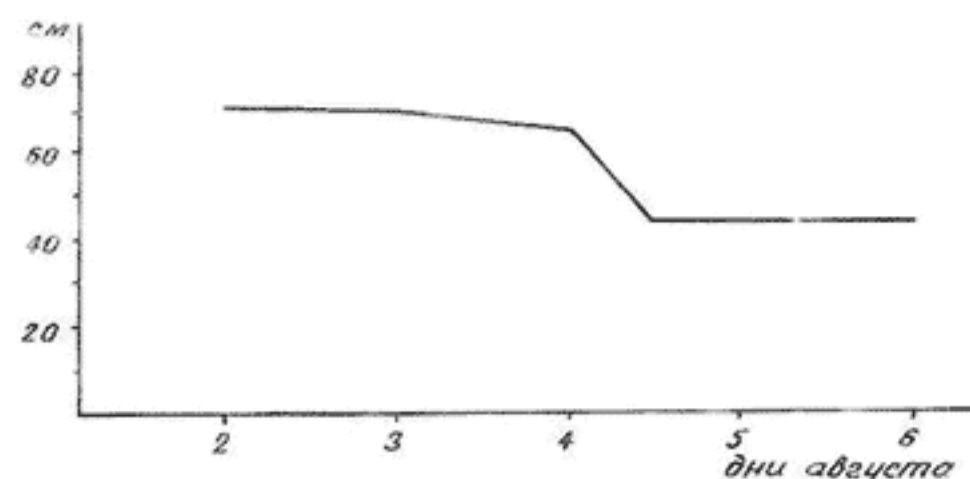


Рис. 42. Колебание уровня воды в р. Бомнак
Fig. 42. Water level changes in the Bomnak River

полное пересыхание русла, сопровождавшееся массовой гибелью беспозвоночных животных. Вода здесь сохранилась лишь в нескольких небольших ямах и местах выхода на поверхность подруслового потока. На этих участках происходила концентрация амфипод и планарий, доминировавших в этот период в реке, а также лягушек, в основном, *Rana semiplicata* Nik. Большое число гидробионтов (амфипод, планарий, личинок ручейников и хирономид) было сконцентрировано также в небольшом, длиной около 30 м, ключе, правом притоке реки.

Все пересохшие участки, на которых произошла концентрация гидробионтов, условно можно было разделить на проточные, где течение прослеживалось по всей их площади, полупроточные, где течение наблюдалось лишь непосредственно в месте выхода подруслового потока, и непроточные. К концу сентября во всех непроточных участках наблюдался дефицит кислорода и активное развитие анаэробных процессов разложения листового опада. В этот период здесь началась массовая гибель гидробионтов. К середине октября все беспозвоночные животные в непроточных участках погибли. В полупроточных ямах гидробионты концентрировались только на проточных местах, часто на небольших площадях, образуя крайне высокие скопления. Например, плотность крупных амфипод в пересчете на квадратный метр здесь могла достигать 300 тыс. экз. с биомассой 1700 г, а планарий - 100 тыс. экз. с биомассой 80-200 г. На непроточных участках таких ям также наблюдалось развитие анаэробных процессов разложения листового опада и массовая гибель амфипод.

Наиболее благоприятные условия для переживания гидробионтами засухи сложились на всех проточных участках. Здесь не происходило развитие анаэробных процессов и не наблюдалась массовая гибель организмов. Плотность беспозвоночных макробентоса на проточных участках в середине октября достигала 33 тыс. экз. на 1 м² с биомассой 200 г. Высока здесь была и плотность листового опада (700 г/м² сухой массы), большую часть из которых составляли листья граба и ивы. Многие гидробионты на проточных участках распределялись сравнительно равномерно (например, амфиподы), однако планарии концентрирова-

лись только в верхней, истоковой их части. Таким образом, в периоды пересыхания русла у планарий был четко выражен положительный реотаксис, что, вероятно, обеспечивало более успешный поиск убежищ - мест выхода подруслового потока.

В среднем, к концу засухи 1991 г. на 0,5 км отрезке реки Вторая Речка (зона 2-го порядка) приходилось 12 непересохших участков, из которых 4 оказались непроточными, 3 - полупроточными и 5 - проточными. Общая площадь непересохших участков составила около 36 м², из которых около 70% приходилось на проточные. Таким образом, при средней ширине потока в 1,5 м, в период осенней засухи пересохло около 95% площади русла и только около 3% от общей площади потока выполняло функцию убежищ.

В конце октября прошли дожди и река восстановилась на всем своем протяжении. Для оценки скорости заселения бывшего сухого русла нами на наиболее протяженном его участке, равном 180 м, через разные периоды времени после восстановления потока были отобраны количественные пробы бентоса. Оказалось, что амфиподы равномерно расселились по наиболее протяженному отрезку бывшего сухого участка русла уже через сутки после начала дождей. Планарии сравнительно равномерно заселили этот участок на 3 сутки после восстановления потока, а личинки ручейников *N. ussuriensis* - примерно через неделю. При этом личинки ручейников поступали в поток, в основном, из небольшого ключа, который не пересыхал в течении всего периода засухи. Интересно, что на бывших сухих участках русла после его восстановления в массе стали развиваться олигохеты, численность и биомасса которых, например, на 33 день восстановления потока составляла 830 экз/м² с биомассой - 1,0 г. По численности и биомассе их доля в сообществе всего бентоса составляла соответственно 15 и 11%. Вероятно массовому развитию олигохет на этих участках способствовало большое количество органики, накопившейся в грунте за период засухи. Скопившийся за засуху в русле реки листовой опад течением был сбит вдоль потока в плотные пакеты, внутри которых в скором времени стали развиваться анаэробные процессы. Однако в прошедший в конце ноября на реке небольшой паводок эти пакеты были снесены течением.

Таким образом, из изложенного следует, что в межень отдельные группы речных гидробионтов могут достигать высокого количественного развития. Однако в этот же период в верховьях рек лесной зоны в результате переработки беспозвоночными-разрушителями листового опада происходит "заиливание" русла, а в зоне ритрали и потамали развиваются процессы эвтрофикации. В зоне ритрали в период весенне-летней межени обычно наблюдается мощное обрастание грунта нитчатыми зелеными водорослями, которое может сопровождаться гибелью многих личинок насекомых и мальков рыб. В длительную межень часто происходит значительный спад воды с последующим пересыханием русла в зоне кренали и частично в зоне ритрали. При спаде уровня в речной системе образуются потоки сигналов, которые многие организмы воспринимают как сигналы "тревоги" и заблаговременно покидают зону осушения.

Важно, что достаточно протяженные отшнурованные участки русла в течении длительного времени способны самостоятельно функционировать как целостные системы, сохраняя основные структурные черты ритрона. При обширном пересыхании русла происходит снижение видового разнообразия сообщества и массовая гибель речных организмов. Особую роль в выживании реофильных

животных в засуху играют небольшие непересыхающие проточные участки водотоков, выполняющие в этот период роль рифутиумов. В их пределах происходит высокая концентрация гидробионтов, некоторые из которых при недостатке кормовых ресурсов (перифитона, листового опада или другого мертвого органического вещества) способны становиться хищниками или каннибалами и вступать между собой в трофические отношения, что позволяет выживать наиболее взрослым особям. При восстановлении руслового потока происходит быстрое заселение гидробионтами залитых участков потока.

Особенности функционирования речного сообщества в зимних условиях

Зимой в умеренных и высоких широтах поверхностное питание рек сильно истощается, водотоки покрываются льдом, а в зонах кренали и ритрали полностью промерзают. Вода здесь остается лишь в глубоководных участках русла, глубоких ямах или местах выхода на поверхность подруслового потока. На отдельных быстринах поверхность водотока бывает открытой в течение всего зимнего периода, что связано с особенностями гидрологического режима данных участков потока. При замерзании изливающихся на поверхность речных или подземных вод происходит образование наледей.

Длительность, когда на реке наблюдается неподвижный ледяной покров, зависит от продолжительности и температурного режима зимы, характера водотока, толщины снега. Например, продолжительность ледостава в северном регионе России составляет 7-8 месяцев, а на юге - 4-5 месяцев.

В зимний период в связи с понижением температуры воды у водных животных замедляется обмен и может происходить полная остановка роста тела. У моллюсков в результате зимней остановки роста на поверхности раковины образуются так называемые "годовые кольца". Такие же годовые кольца образуются зимой и на чешуе рыб. С замедлением процессов обмена, очевидно, связана и отмечаемая некоторыми авторами крайне низкая интенсивность колонизации донными беспозвоночными различного субстрата (Walton, 1980; Williams, 1980) и снижение их дрефта (Шубина, 1990).

У многих личинок водных насекомых рост не прекращается и при очень низких температурах, хотя его темпы становятся значительно ниже (Descamps, 1967; Lavandier, Pujol, 1975; и др.). Например, сравнительно высокие темпы зимнего роста нами были отмечены у личинок хирономид *Diamesa tsutsui* в р. Кедровая, при этом полученные величины удельной продукции популяции оказались вполне сопоставимыми с аналогичными показателями, приведенными в сводке В.В.Заики (1983) для личинок хирономид, популяции которых развиваются в теплый период года (см. главу 3).

Замедление темпов роста некоторых беспозвоночных животных, зимующих в ритрали, может быть также связано с наличием или отсутствием снежного покрова. Например, П. Лавандье и Ж. Пюжо (Lavandier, Pujol, 1975) при изучении жизненного цикла личинок ручейников *Drusus rectus* (McLachlan) отметили, что зимой при одинаковых температурах воды рост этих гидробионтов сильно замедлялся при образовании снежного покрова и время его возобновления зависело

от продолжительности снежного периода. Такое резкое замедление роста организмов авторы объясняли прекращением развития под снежным покровом фитоперифитона, являющегося основной пищей личинок.

В зависимости от условий среды и сроков наступления зимнего периода некоторые виды личинок насекомых могут обнаруживать значительную лабильность в индивидуальном развитии. Например, среди веснянок рода *Zealeuctra* из рек Техаса (США) были отмечены поколения с медленно и быстро развивающимися личинками в течение теплого сезона и поколения с задержанным личиночным ростом в осенне-зимний период и вылетом ранним летом (Snellen, Stewart, 1979).

Для зимнего периода характерно резкое снижение видового разнообразия планктона. Например, на Нижнем Амуре общее число видов планктонных водорослей зимой по сравнению с теплым периодом года уменьшается примерно со 178 до 42 видов (Сиротский, 1991; Юрьев, 1992), а зоопланктона - более чем с 20 до 2-3 видов (Сафонов, 1979). С образованием ледяного покрова в планктоне Нижнего Амура резко уменьшается и концентрация хлорофилла "а" (Сиротский, 1991; Юрьев, 1992). Однако на нижней поверхности льда и в его нижних слоях в этот период начинается активное развитие криоперифитона - специфического сообщества криофильных микроорганизмов (Юрьев, Лебедев, 1988).

Водорослевый компонент криоперифитона в Амуре представлен популяцией центрической диатомеи *Aulacosira islandica* (O. Mull.), колонии которой образуют свисающие в воду и омываемые течением "бороды". В ледяном покрове Амура водоросли обычно появляются в декабре при толщине льда 60-70 см. По мере увеличения мощности льда и снижения скорости его нарастания, биомасса водорослей возрастает и достигает максимума к середине марта. Интенсивность развития *A. islandica* тесно связана с мощностью снежного покрова, влияющего на количество проникающего в воду света. Как видно из рис. 43 в марте оптимальные световые условия для развития криоперифитона создаются в местах со снежным покровом массой 1,5-3,5 г/см² (или высотой 2-8 см), что соответствует подледной освещенности 5-18% от поверхностной (Юрьев, 1992).

Подавляющее большинство донных беспозвоночных животных зимует в местах основного местообитания. В связи с этим существенное влияние на их распределение оказывает льдообразование (Andrews, Minshall, 1979; Огуль и др., 1987). По мере увеличения мощности ледяного покрова на не промерзших участках дна может происходить концентрация макрозообентоса и наблюдаться повышенное его разнообразие (Sagar, 1986; Krno, 1988). При полном промерзании водотока происходит гибель многих гидробионтов. Большое их количество также погибает ранней весной из-за повреждающего влияния льда при вскрытии реки (Dradt, Wieland, 1981).

Известно, что некоторые беспозвоночные животные способны успешно переносить вмерзание в лед. Например, Т.С.Вшивкова и Е.А.Макарченко (1986) в апреле 1983 г. в руч. Банном (бассейн р. Анадырь) обнаружили большое количество вмерзших в якорный лед взрослых личинок веснянок *Nemoura arctica*, значительная часть которых после медленного оттаивания в лаборатории ожила и оказалась жизнеспособной. Высокая выживаемость при замораживании была также отмечена у гастропод *Anisus (Gyraulus) acronicus* (Ferussac) Т. Олссоном (Olsson, 1984).

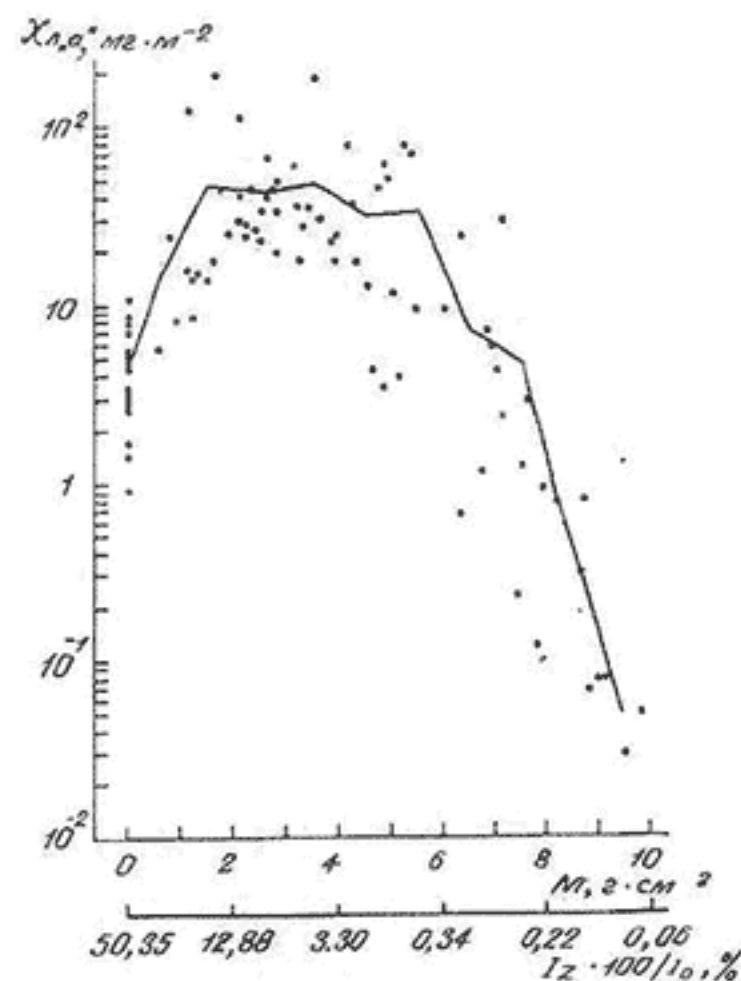


Рис. 43. Зависимость содержания хлорофилла "а" на нижней поверхности льда р. Амур в створе с. Богородское в марте от массы снежного покрова (M) и подледной освещенности (I_z , лк), выраженной в % от поверхностной (I_0 , лк) (Юрьев, 1992)

Fig. 43. Chlorophyll "a" concentration on the lower surface of ice in the Amur River at the site of Bogorodskoe village in March related to the weight of snow cover (M) and to the lighting under the ice (I_z , lk), expressed as a percentage of the upper surface lighting (I_0 , lk) (Yuriev, 1992)

Проведенные нами наблюдения за особенностями зимовки гидробионтов в верховьях р. Вторая Речка в сравнительно мягкую зиму 1990-1991 гг. и относительно суровую зиму 1991-1992 гг. показали, что промерзание русла оказывает существенное влияние на последующее развитие многих групп организмов. Так, зима 1990-1991 гг. была снежной, без продолжительных сильных морозов, в связи с чем полного промерзания русла в исследуемом водотоке не произошло. Зима же 1991-1992 гг. оказалась практически бесснежной, с продолжительными морозами, в результате которых к концу января русло реки полностью перемерзло.

В оба года наблюдений было отмечено, что при образовании ледяного покрова многие подвижные водные животные активно уходили от нарастающего льда и, таким образом, концентрировались в пределах небольших площадей. В основном это были участки, где имелись выходы подземных вод. Здесь же сосредотачивались на зиму и лягушки. Весной 1991 года с первыми ручьями с этих участков происходило активное расселение бентосных организмов по всему руслу. К 11 апреля, после полного освобождения реки от льда, их численность и биомасса на грунте составляла, соответственно, 3,5 тыс. экз. и 8 г/м². Среди бентосных организмов в этот период доминировали амфиподы и личинки поденок (таблица 24). Сравнительно часто на грунте встречались крупные личинки лимонид, ручейников и хирономид. Повсеместно отмечались кладки лягушек.

Таблица 24

Бентос реки Вторая Речка до и после ледостава

Год	1990	1991		1992		
Дата	13.11	12.04	20.11	2.04	16.04	22.05
Группы бентоса:						
Амфиподы	$\frac{2700}{3,06}$	$\frac{2560}{7,39}$	$\frac{1240}{4,04}$	$\frac{8}{0,09}$	$\frac{410}{2,65}$	$\frac{575}{3,08}$
Планарии	ед.	ед.	$\frac{1550}{1,64}$	0	$\frac{75}{0,10}$	$\frac{450}{0,23}$
Олигохеты	$\frac{250}{0,71}$	0	$\frac{370}{0,21}$	0	$\frac{25}{0,01}$	$\frac{300}{0,02}$
Личинки						
поденок	$\frac{820}{0,54}$	$\frac{740}{0,42}$	$\frac{1990}{0,78}$	0	ед.	$\frac{425}{0,01}$
ручейников	ед.	$\frac{20}{0,02}$	$\frac{100}{0,02}$	ед.	$\frac{220}{0,02}$	$\frac{500}{0,14}$
хирономид	$\frac{430}{0,03}$	$\frac{60}{0,02}$	$\frac{220}{0,01}$	0	$\frac{690}{0,03}$	$\frac{800}{0,08}$
Другие организмы	$\frac{710}{0,44}$	$\frac{80}{0,43}$	$\frac{130}{0,78}$	$\frac{16}{0,004}$	$\frac{30}{0,13}$	$\frac{400}{0,17}$
Итого	$\frac{5020}{5,00}$	$\frac{3460}{8,28}$	$\frac{5600}{7,48}$	$\frac{24}{0,09}$	$\frac{1450}{2,94}$	$\frac{3450}{3,72}$

Примечание: над чертой - экз./кв.м; под чертой - г сырого веса/кв.м

В зиму 1991-1992 гг. в результате полного промерзания водотока произошла массовая гибель некоторых групп гидробионтов. Особенно тяжелое положение сложилось в популяции лягушек. После вскрытия реки многие углубленные участки русла потока оказались забитыми сотнями их "спящих" мертвых тел. По-видимому, зимой по мере нарастания льда амфибии концентрировались на этих участках, напозлали друг на друга и, в конечном итоге, оказались раздавленными льдом. Очевидно, всего нескольким особям лягушек удалось выжить, поскольку в середине апреля 1992 г. только на трех участках русла реки были отмечены их немногочисленные развивающиеся кладки.

Среди организмов зообентоса практически полностью погибли личинки поденок и ручейников. Наиболее успешно перенесли перемерзание амфиподы и планарии. Интересно, что в начале апреля в период интенсивного таяния льда на освобожденных от него участках грунта встречались лишь единичные экземпляры этих организмов. В массе же они стали отмечаться только после полного освобождения реки от льда. Очевидно это связано с тем, что в местах зимней концентрации этих беспозвоночных лед оказался наиболее мощным и поэтому долго оттаивал.

К середине апреля в бентосе также стала появляться многочисленная молодь личинок хирономид и ручейников нового поколения. При этом средняя численность и биомасса организмов зообентоса 16 апреля, соответственно, составляла около 1,5 тыс. и 2,9 г/м². Характерно, что в этот период в бентосе практически полностью отсутствовали личинки поденок, хотя в апреле предыдущего года эта группа организмов после успешной зимовки на грунте доминировала. Особи нового поколения личинок поденок весной 1992 года появились в реке только к середине мая (см. табл. 24). По-видимому, хирономиды и ручейники, обитающие в р. Вторая Речка, в условиях суровой зимы смогли выжить в стадии яйца или имаго. Не исключена возможность заселения реки личинками поденок и других насекомых за счет миграции имаго из смежных бассейнов, где полного промерзания русла не происходило.

Известно, что в отличие от многих представителей беспозвоночных животных и амфибий совершенно не способны переносить вмерзание в лед абсолютное большинство видов рыб, в связи с чем условия проведения их зимовки имеют свои особенности. С наступлением зимы в реках начинается ход молоди и взрослой рыбы из мелководных озер, разливов и верховий рек в основное русло. Например, в бассейне Амура зимовка рыб в большинстве пойменных озер невозможна из-за их промерзания и уже осенью одними из первых эти озера покидают толстолоб, желтощек, верхогляд, затем сазан, шуга, сом. Лишь в немногих озерах, где есть выходы ключей или сильный приток речных вод, имеются условия для зимовки наиболее нетребовательных к содержанию в воде кислорода карася или сазана. Одновременно из мелководных, сильно промерзающих притоков Амура (зоны кренали и ритрали) в главное русло или основное русло крупных притоков выходят на зимовку таймень, ленок, налим, сиг (Никольский, 1953). Войдя в основное русло осенью, большинство рыб прекращают питание и залегают на ямы. При этом молодь рыб обычно залегают на зиму отдельно от взрослых особей. Некоторые виды рыб, например, щука, продолжают питаться и зимой.

Через определенное время после окончания зимовки начинается новая миграция рыб к местам нагула и размножения. Как отмечает Г.В.Никольский (1953), амурские рыбы, мечущие пелагическую икру в русло Амура, поднима-

ются вверх по течению, что обеспечивает их потомство от опасности быть вынесенным в море. Рыбы, мечущие икру на каменистом грунте, уходят к нерестилищам в зону ритрали, а те виды, которые откладывают икру на подводную растительность, идут для размножения на разливы и озера. Время хода рыбы к местам размножения определяется как характером созревания её икры и молок, так и внешними условиями каждого года. Например, амурская щука не начинает выходить на разливы и не нерестится до тех пор, пока не будет залита наземная травяная растительность, на которой щука откладывает свою икру.

Таким образом, в процессе эволюции у многих видов рыб выработался четкий механизм выживания в крайне динамичных условиях речных систем, выражающийся в поочередном использовании отдельных участков этих систем (главное русло, пойма, пойменные озера, верховья рек и т.д.) для проведения зимовки, нереста или нагула. В этом случае, по отношению к сообществу рыб, особенно наглядно проявляется целостность речной системы, нарушение связей между элементами которой, очевидно, может приводить к серьезным негативным последствиям. В подтверждение этому можно привести широко известный случай огромного замора толстолобов, верхоглядов, сазанов и другой рыбы, произошедший в одном из крупнейших на Нижнем Амуре пойменном озере Болонь в зиму 1932-1933 гг., когда рыба в озере была заперта забойкой и вся погибла от недостатка кислорода (Никольский, 1952). По отношению к другим группам гидробионтов, не обладающих способностью к активным миграциям, значение широкомасштабных связей в пределах речной системы, очевидно, уменьшается.

Заключение

Анализ мировой литературы и собственные наблюдения автора позволяют заключить, что жизнедеятельность значительного числа водных животных, в первую очередь некоторых рыб, а также растительных сообществ поймы тесно связана с экстремальными природными явлениями, которые определяют условия их существования. Для многих речных организмов экстремальные природные явления представляют собой важный лимитирующий фактор их развития. Так, в периоды паводков, засухи или промерзания русла происходит гибель громадного количества гидробионтов. Выживание многих популяций в таких условиях определяется наличием в среде естественных рефугиумов, выполняющих роль буфера, предохраняющего систему от разрушения. У отдельных организмов выработались адаптации к переживанию неблагоприятных условий, например, способность вмерзать в лед многих беспозвоночных животных и амфибий или переживать неблагоприятный период в определенной стадии (цисты, яйца, имаго и пр.).

Отмечена способность речных сообществ длительное время самостоятельно функционировать на отшнурованных участках русла в периоды засухи. Такая их способность со всей очевидностью указывает на наличие минимальных связей между подсистемами в речной системе, что позволяет организмам сохранять свою активность и организованность на отдельных участках потока при крупных нарушениях в примыкающих его частях. Важно, что такая структура связей подтверждается и отмеченными в предыдущей главе сравнительно незна-

чительными масштабами дистанции дрейфа бентосных животных и дистанции переноса течением взвешенного органического вещества в отсутствии паводков.

Ранее было показано, что видовое богатство речного сообщества увеличивается с ростом площади и пространственной сложности местообитания (Hart, 1978). В концепции речного континуума увеличение видового разнообразия гидробионтов, наблюдаемое, обычно, от истоков к ритрали, связывается с изменениями температуры воды, освещенности биотопа и состава пищевых ресурсов (Vannote et al., 1980). Несомненно, перечисленные факторы могут обеспечивать формирование речного континуума, однако в условиях частого повторения экстремальных природных воздействий разнообразие организмов в значительной степени зависит и от количества разнообразных рефугиумов, способных обеспечить выживание новых членов сообщества. В этом случае особое экологическое значение в функционировании речных систем приобретают механизмы колонизационных циклов гидробионтов, на что указывали ряд авторов (Muller, 1954; Kubicek, 1978; Carl, 1989; и др.). Важно, что организмы-мигранты оказались способными воспринимать образующиеся в системе сигналы "тревоги" и заблаговременно покидать опасные зоны. Такая способность животных представляет собой один из элементов управления в биологической системе, обеспечивающих ее выживание.

Очевидно, что чередование меженных и паводковых периодов в целом благоприятно сказывается на общей экологической обстановке рек. С одной стороны, в межень некоторые группы гидробионтов могут достигать высокого количественного развития, однако в этот же период происходит "заиливание" отдельных мест их обитания и могут развиваться процессы евтрофикации. С другой стороны, в паводок происходит промывка русла рек от накопившегося "ила", листового опада и другой органики, а также отрицательный или экстремальный дрейф гидробионтов, в результате которого снижается плотность и степень доминирования отдельных видов. Таким образом, речные экосистемы или, по крайней мере, значительную их часть можно отнести к особой группе биологических систем, в которых ведущую роль в регулировании выполняют экстремальные природные явления. Очевидно, что периодическое чередование экстремальных природных факторов является необходимым условием существования таких систем, поскольку только при этом условии и может поддерживаться их неповторимый динамичный облик.

An examination of the literature sources and the experimental results obtained by the author allow to conclude that the vital activity of a considerable amount of species of water animals (first of all some fishes) and also the floodplain plant communities is closely connected with the extreme natural phenomena that define the conditions of their inhabitation. For many stream organisms the extreme natural phenomena represent an important limiting factor of their development. During the floods, draughts or river-bed freezing an incredible amount of hydrobionts dies. The survivorship of many populations under such conditions is allowed by the presence of natural refugia in the environment, which represent buffers preventing the system from destruction. Certain species of organisms acquire adaptations to survive the unfavourable conditions, these, for example, a capability of some invertebrates and amphibians to freeze into the ice or an ability to survive these unfavourable conditions on certain stages of development (cyst, egg, imago, etc.)

It was found that the stream communities may function independently through a long periods of time in isolated parts of a river-bed in drought periods. This capability shows evidently that some minimal links exist between subsystems within a river system. This allows to organisms to maintain their activity and organisation pattern in certain parts of a stream when neighbouring parts are highly disturbed. It is important that the existence of just such a structure of links is confirmed by relatively inconsiderable size of the drift distance for benthic animals and suspended organic matter under the absence of floods.

As it was shown before, the specific abundance of a river community rises as the area and spatial complexity of a habitat increases (Hart, 1978). In the River Continuum Concept the increasing of the specific diversity of hydrobionts, which might be observed usually from headwaters to ritral, is related to the changes in the water temperature, degree of illumination of the biotop, and the structure of food supply (Vannote et al., 1980). These factors may support undoubtedly the arising of the river continuum, but under the conditions of a repeated influence of extreme natural phenomena the specific diversity depends to a considerable extent on the amount of different refugia, which could provide the survivorship of new members of the community. In this case the mechanisms of the settling cycles of hydrobionts acquire a particular ecological importance for the functioning of the river systems (Muller, 1954; Kubicek, 1978; Carl, 1989, and others). It is important that many stream organisms turned out to be able to recognize the "alarm" signals arising within the system and leave the dangerous zones in advance. This ability of animals represents one of the components of the regulation in a biological system, which provide the survivorship of the system itself.

It is obvious that the regular succession of low and high water periods influences favourably the general ecological situation in rivers. On the one hand, some groups of hydrobiont may reach in a low water period a high quantitative development, but in the same period the silting happens of their certain habitats and the processes of eutrophication may arise. On the other hand, during a flood river-beds are flushing from deposited "silt", leaf litter and other organic matter and also a negative or extreme drift of hydrobionts happens that results in the decrease of the density and degree of domination of certain species. Thus, river ecosystems or, at least, the considerable part of these may be referred to a particular group of natural systems where the extreme natural phenomena play a leading role in the regulation processes within the system. Thus, the regular succession of the extreme natural phenomena represents evidently a necessary condition for existing of such ecosystems, because only under such a condition they can maintain their unique dynamic pattern.

ГЛАВА 6. КОНЦЕПЦИЯ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Речные экосистемы относятся к числу наиболее динамичных и характеризуются активным взаимодействием между организмами и средой их обитания. Вопросы организации таких систем тесно связаны с разработкой концепции их функционирования. Существующие на сегодняшний день концепции речного континуума (Vannote et al., 1980) и динамики пятен (Townsend, 1989) противоречивы и основаны на разных представлениях о механизмах организации природных комплексов. Очевидно, что развитие дискуссии в этом направлении имеет общебиологическое значение, поскольку затрагивает фундаментальные проблемы экологии, такие как целостность природных систем, выделение их пространственных границ, взаимосвязь потоков вещества, энергии и информации в экосистемах, роль случайных и экстремальных природных явлений, закономерности формирования континуума и др.

Проблема целостности речных экосистем

При обсуждении проблемы целостности речных экосистем в первую очередь появляется необходимость в уточнении понятий "экосистема" и "сообщество". Определим экосистему как динамичный в пространстве и во времени открытый природный комплекс, образованный популяциями организмов и средой их обитания и связанный устойчивыми потоками вещества, энергии и информации, обеспечивающими его целостность, структурно-функциональную упорядоченность и управление. Сообщество можно представить в виде любого комплекса совместно обитающих организмов, занимающих в пределах отдельных экосистем определенную площадь или объем. Таким образом, в отличие от экосистем, биотическая часть которых представлена системами популяций, существующих неограниченно долго, сообщества организмов могут быть с одной стороны временными (например, сообщество гидробионтов лужи), с другой - включать в себя отдельные возрастные, размерные, трофические, таксономические или любые другие совместно обитающие группы организмов.

Многие природные экосистемы обычно не имеют четких, фиксированных в пространстве границ (Underwood, 1986), что исключает строгую количественную оценку происходящих в них процессов. Однако все экологические системы являются открытыми и это дает нам возможность при количественной оценке, например, потоков энергии, задавать этим системам определенные пространственные границы, фиксируя тем самым вход в систему и выход из нее изучаемого потока. Таким образом, пространственные границы экосистем в каждом конкретном случае могут определяться задачей исследования. Фиксирование пространственных границ внутри некоторой целостности по сути лишь определяет степень открытости (зависимости от внешних факторов) выделяемых систем.

По отношению к оценке целостности речных систем обычно исходят из двух основных позиций: с точки зрения процессов, происходящих на всем водосборе (Davies, Walker, 1986), и с точки зрения изменения биоты рек в речном континууме (Vannote et al., 1980). Если исходить из первой позиции, тогда каждый населенный гидробионтами водоток в пределах своего бассейна будет представлять собой экологическую систему. В этом случае положения общей теории систем позволяют нам любые локализованные в пределах отдельных речных бассейнов (пространств) речные системы рассматривать с одной стороны как целостные экосистемы, с другой - как подсистемы или составные части экосистем более высокого ранга, т.е. бассейнов рек более высокого порядка.

Важно, что высказанные взгляды о целостности каждой речной системы в пределах отдельного бассейна находятся в соответствии с концепцией георастительных систем, сформулированной И.А.Титовым (1952), под которыми он понимал совокупность растительных сообществ и условий их развития в геологическом водосборном бассейне. В частности, он указывал, что "...жизнедеятельность растительного сообщества, обитающего на какой-либо части склона, изменяет распределение воды и геохимическую и переносную деятельность воды, двигающейся по склону. Эти изменения, естественно, проявляются не только на местообитании данного сообщества, но и на местообитании расположенных ниже по склону, куда движется вода, производя свою работу. Жизнедеятельность сообщества, следовательно, оказывает при посредстве воды дальнейшее влияние на условия жизни, на жизнедеятельность, на эволюцию других сообществ, обитающих ниже, а нередко и выше по склону бассейна... Вся совокупность взаимодействующих растительных сообществ и условий среды геологического водосборного бассейна представляет собой систему, развивающуюся как единое целое" (1952, с. 21-22). Следовательно, как отмечает И.А.Титов, георастительная система представляет собой исторически образовавшуюся в пределах геологического водосборного бассейна "...совокупность взаимодействующих условий среды и растительных сообществ и всех накопленных в прошлом результатов их взаимодействия" (1952, с. 23).

Исходя из концепции о георастительных системах речные системы являются их неотъемлемой составной частью. Действительно, в результате функционирования речного сообщества происходит постоянный обмен веществом, энергией и информацией с наземными системами. Особенно тесная взаимосвязь отмечается между сообществом гидробионтов небольших ручьев и прибрежной наземной растительностью (Cummins, 1986). Многие речные животные способны возвращать в круговорот наземного сообщества питательные элементы и сокращать их вынос в океан, обеспечивая, тем самым, "движение вещества по спирали" (Elwood, Nelson, 1972). Установлено, что в верховьях горных ручьев происходит более быстрый круговорот питательных веществ (Minshall, Hitchcock, Barnes, 1991), по сравнению с реками более высокого порядка (Minshall, Petersen, Cummins et al., 1983). Во втором случае значение возврата питательных веществ для наземных систем очевидно уменьшается. Одновременно речное сообщество становится менее зависимым от наземной системы, усиливается значение внутренних (между гидробионтами) связей.

В пределах нижнего течения рек на периодически затопляемых в периоды паводков участках суши могут формироваться особые наземные растительные сообщества, способные функционировать только в условиях промывно-

го, аллювиального режима. На Дальнем Востоке России к таким сообществам относятся, например, чозениевые леса (Колесников, 1937), в поймах "черных" рек тропиков - своеобразное растительное сообщество "ипаго", представляющее собой болотный, или почти круглый год затопляемый лес из видов родов *Coccoloba*, *Symmeria*, *Campsiandra* и других растений (Гайслер, 1988) и т.д. В свою очередь затопляемые участки поймы играют большую роль и в развитии речного сообщества. В частности, на Амуре они являются местом нереста многих амурских рыб и нагула их личинок, и, таким образом, должны рассматриваться в качестве составной части речной экосистемы.

Важно, что с позиций целостности экосистемы каждого речного бассейна все крупные реки мира вместе с притоками и пойменными озерами также необходимо рассматривать в качестве гигантских водных экосистем. Однако целостность и структурно-функциональная упорядоченность таких систем по отношению к их биоте наглядно может проявляться только при функционировании высших уровней трофической цепи, представители которых обладают способностью к активным крупномасштабным миграциям. Как было показано на примере бассейна р. Амур (см. главы 3 и 5) в этом случае отдельные крупные водные участки озерно-речной системы могут приобретать определенную специализацию, что выражается, например, в их использовании некоторыми видами рыб для нереста, нагула или проведения зимовки.

Тем не менее широко мигрирующие виды рыб, очевидно, не могут определять основные устойчивые потоки вещества, энергии и информации в пределах всего пространства, в котором они мигрируют, хотя на отдельных участках этого пространства их роль в биотическом круговороте может быть высокой. Например, важную роль в функционировании речных экосистем играют идущие на нерест крупные стада проходных лососей и скатывающаяся в море их молодь. В связи с чем целостность лососевых рек, как систем, обеспечивающих воспроизводство этих видов рыб, обычно, более выражена, что необходимо учитывать при их хозяйственном освоении. Однако к природной системе, в которой обитают популяции проходных лососей, следует отнести не только нерестовые реки, но и отдаленные участки моря, где происходит нагул взрослых особей. При этом, очевидно, нет оснований считать нерестовые реки и участки моря, где нагуливаются лососи, единой экосистемой, хотя по отношению к проходным лососевым рыбам такая природная система несомненно является целостностью.

Другой аналогичный пример - речной угорь *Anguilla anguilla*, обитающий в бассейнах рек всех европейских морей и мигрирующий для размножения в Саргассово море на расстояние от 4 до 7 тыс. км. По-видимому, абсурдно считать европейские реки и Саргассово море единой экосистемой только потому, что в этом пространстве обитают угри. Ведь на таком пространстве эта группа животных не может определять основных потоков вещества, энергии и информации. Однако по отношению к популяциям угрей эта система конечно целостна.

Для выделения таких природных целостностей введем новый термин - "полибиом" (от греч. *polys* - многочисленный, разнообразный, *bios* - жизнь и лат. *-oma* - окончание, обозначающее совокупность). Таким образом, полибиом будет представлять собой совокупность примыкающих друг к другу или пространственно разделенных экосистем, обеспечивающих существование популяций широко мигрирующих видов организмов. Очевидно, что такие полибиомы могут включать в себя экосистемы или объединенные в биомы совокупности экосистем,

расположенные в разных ландшафтно-географических зонах. Пространственно полибиомы совпадают с ареалом популяций широко мигрирующих видов и в данном пространстве образуют особый целостный природный комплекс, нарушение связей между частями которого может приводить к исчезновению широко-мигрирующих организмов. Понятно, что если целостность биоты гигантских речных систем будет проявляться за счет организмов - мигрантов, тогда такие системы будут представлять из себя полибиомы; а в случаях с проходными лососевыми, угревыми или другими организмами, местообитание которых связано не только с речной системой, но и морской средой - будут являться составной частью более крупных полибиомов.

Следует отметить, что при уменьшении пространственных масштабов (порядка) речных бассейнов все большую роль в обеспечении целостности биоты отдельных речных систем будут приобретать другие группы речных гидробионтов - бактерии, грибы, водоросли, беспозвоночные животные и др. Важно, что именно на низших уровнях трофических цепей осуществляются основные потоки вещества, энергии и информации в экосистемах. Следовательно, с полибиомного на экосистемный уровень организации живого мы выходим при условии, когда целостность биологической системы начинает определяться продуцентами и первичными консументами. Устойчивая пространственная взаимосвязь между такими организмами в реках может осуществляться через активный или пассивный дрейф гидробионтов вниз по течению, полет к верхним или нижним участкам рек имаго водных насекомых, миграции некоторых видов беспозвоночных животных против течения, снос потоком воды аллохтонного и автохтонного органического вещества, другие формы связи.

Несомненно, что особая роль пространственных взаимосвязей между организмами низших трофических уровней может проявляться только в пределах цельных речных бассейнов. Значение же подобных связей между примыкающими друг к другу сравнительно крупными речными бассейнами, относящимися к бассейну более крупной реки, будет минимально. Например, примыкающие друг к другу бассейны рек Б. Уссури и Бикина по отношению к населяющим их гидробионтам, очевидно, не имеет смысла считать единой экосистемой, хотя обе эти реки являются подсистемами экосистемы р. Уссури. В этом случае проявляется репрезентативность отдельных частей речного бассейна. Однако при уменьшении порядка водотока значение межбассейновых связей может возрасти, и в примыкающих друг к другу бассейнах водотоков первого порядка интенсивность таких взаимосвязей, по-видимому, будет максимальной.

Важно, что при уменьшении порядка водотока одновременно будет уменьшаться и роль представителей высших звеньев трофической цепи (например, некоторых рыб) в поддержании целостности сообщества. Более того, по отношению к кренали или верхним участкам ритрали (водотоки 1-2-го и возможно 3-го порядков) такие гидробионты могут рассматриваться в качестве одного из внешних факторов воздействия. Имеются сведения, что рыбы и другие водные позвоночные на верхних участках рек не оказывают значительного влияния на структуру бентосных сообществ (Reice, Edwards, 1986; Townsend, Hildrew, Schofield, 1987). По-видимому, воздействие на экосистему верховий рек многих видов рыб в период их нагула можно сопоставить с воздействием околотовидных наземных животных, питающихся гидробионтами (выдра, некоторые птицы и т.д.).

Очевидно критерием принадлежности популяций отдельных видов к той или иной экосистеме может "выступать" пространство, в пределах которого определенные организмы способны существовать неограниченно долго, в том числе давать потомство, переживать неблагоприятные сезоны и пр. Понятно, что для популяций разных видов такие пространства могут быть разные и в конкретных речных системах они, соответственно, могут не совпадать, что лишь усиливает степень открытости выделяемых экосистем. Здесь также необходимо отметить, что в речном континууме по мере удаления от истока происходит изменение видового состава населяющих водоток организмов, которое может иметь относительно плавный (Vannote et al., 1980) или скачкообразный (Statzner, 1987) характер. При этом важно, что на разноудаленных от истока участках русла могут функционировать совершенно разные по составу видов сообщества, которые обнаруживают настолько устойчивую структуру связей, что их несомненно следует относить к самостоятельным экосистемам. В этом случае проявляется ограниченность побассейнового принципа при выделении целостных речных экосистем, иначе мы были бы вынуждены, например, специфические сообщества гидробионтов зоны потамали объединять со столь же специфическими сообществами зоны ритрали или кренали, т.е. выходить на надэкосистемный уровень организации живого.

Очевидно, что при выделении речных экосистем побассейновый принцип может быть применим только на водотоках низкого порядка - ручьях и относительно небольших реках. В пределах же более крупных речных бассейнов, когда река протекает через разные физико-географические и климатические зоны, наиболее приемлемым становится другой подход, при котором целостность любой реки определяется через континуум населяющих ее сообществ организмов (Vannote et al., 1980). Однако и при этом подходе мы вновь можем столкнуться с проблемой пространственного вычленения речных экосистем. При этом границы между ними могут быть настолько "размыты", что любые попытки их строго вычленения часто становятся бессмысленными. Но так как реальное существование в крупной реке разных экосистем не вызывает сомнения, то в данном случае необходимо говорить об особой надэкосистемной форме организации природных комплексов - континууме речных экосистем, - которую мы предлагаем назвать "реобиомом" (от греч. rheos - течение, bios и лат. -ома). Следовательно, реобиом будет представлять собой совокупность речных экосистем в речном континууме.

Отличительная особенность функционирования экосистем в речном континууме - реобиоме - определяется тем, что отдельные сообщества бентосных организмов при установившемся гидрологическом режиме потока наиболее активно взаимодействуют только с ближайшими, территориально примыкающими к ним сообществами гидробионтов на участке, примерно равном длине "пробега" органического вещества сестона, например, экзвивис личинок насекомых, или дистанции активного дрейфа беспозвоночных. Как было показано в наших исследованиях, на участках кренали и ритрали дистанция сноса взвешенного органического вещества в отсутствии паводков изменяется в пределах нескольких десятков или сотен метров и, очевидно, увеличивается с увеличением мощности потока. Таким образом, конкретные обитатели рек на каждом участке водотока существуют достаточно автономно, что при практических исследованиях позво-

ляет относительно произвольно определять пространственные границы изучаемых экосистем.

Отсюда следует и другой важный вывод, что речные экологические системы обнаруживают такую структуру связей, которая приводит к существованию подсистем, сильно связанных внутри себя, но незначительно взаимодействующих между собой. Как указывает Саймон, такие структуры имеют высокую способность к выживанию, т.е. ликвидация одной подсистемы не обязательно разрушает всю систему (Simon, 1962). Наличие минимальных связей между подсистемами, очевидно, позволяет отдельным подсистемам продолжать самостоятельно поддерживать свою активность при крупных нарушениях в соседних подсистемах и, следовательно, переживать период, достаточный для самовосстановления утраченных частей системы. Как отмечают П.Лэйк и Л.Бармута (Lake, Barmuta, 1986), хотя сообщества в водотоках и имеют низкую резистентность к различным неблагоприятным факторам среды, однако они обладают способностью быстро восстанавливаться.

В отдельных подсистемах, т.е. на каждом конкретном участке реки, большое значение имеют прямые связи между гидробионтами, осуществляемые за счет дрейфа организмов. Важно, что дрейф гидробионтов происходит с определенной площади дна потока, длина которой соответствует дистанции их дрейфа. В этом случае на место снесенных организмов поступают животные с более верхнего участка реки, а их место, в свою очередь, занимают организмы, обитавшие по течению еще выше и т.д. Благодаря этому, в определенной точке водотока плотность поселения особей, несмотря на их интенсивный дрейф, может продолжительное время оставаться стабильной. Из сказанного следует, что биомассу организмов, снесенных через сечение реки, необходимо рассматривать как результат распределения продукции популяции на всей территории, расположенной выше створа, где производится отбор проб. Следовательно, автономия отдельных речных сообществ достаточно относительна, что, например, подтверждают наблюдения за гидробионтами на участках русла, отшнурованных в период засухи. При длительной изоляции здесь могут происходить заметные изменения структурно-функциональных характеристик сообществ в сторону уменьшения видового разнообразия и увеличения степени доминирования отдельных видов. Важно, что обрыв связей в реке в результате гидросторонительства также может сопровождаться крупными изменениями лотического сообщества на участках водотока как выше, так и ниже плотины (Hauer, Stanford, 1982; Ward, Stanford, 1983; Сорокин, 1987).

Необходимо отметить, что в реобиоме происходит смена как видового состава сообществ, так и изменение структуры взаимосвязей между основными гидробионтами: на верхних горных и предгорных участках рек основные взаимосвязи осуществляются между сообществами бентосных организмов, а на средних и нижних равнинных участках - между бентосными и планктонными сообществами. Важно, что в реке бентосные и планктонные сообщества, в отличие от стоячих водоемов, существуют в принципиально разных пространственно-временных условиях. Если местообитание популяций организмов, составляющих бентос, приурочено к определенным участкам рек, а время их развития неограничено, то планктонные сообщества, формируясь из организмов, поступающих в реки, в основном, из пойменных водоемов, обитают в перемещающейся водной массе и время их развития ограничено временем добегания водной массы до ус-

тья. Таким образом, планктонные сообщества в реке являются временными, а составляющие их организмы в строгом смысле не могут считаться принадлежащими к какой-либо популяции.

Тем не менее на равнинных участках крупных рек планктонные временные сообщества играют очень важную роль, т.к. через них, особенно в летнюю межень, проходят основные потоки энергии. Следовательно, сообщества гидробионтов потамали и проточных пойменных озер представляют собой единую природную систему, а саму потамаль необходимо рассматривать как подсистему данной системы. Например, единую природную систему представляют обширные участки Нижнего Амура и его пойменные озера. Такие же единые системы образуют аналогичные участки бассейнов белых тропических рек и т.д. Если же появляется необходимость потамаль выделить в качестве самостоятельной системы (без озер), то необходимо учитывать, что такая система будет крайне открыта и зависима от планктонных сообществ пойменных водоемов. Однако сообщества пойменных водоемов менее зависимы от сообществ потамали и вполне могут рассматриваться не только в качестве составных частей природных систем равнинных участков рек, но и как самостоятельные экосистемы.

Из изложенного видно, что экосистемы речных пойменных водоемов непосредственно участвуют в формировании структурно-функциональных характеристик реобиомов. Понятно, что свой вклад в формирование речного континуума вносят и реобиомы притоков. Таким образом, совокупность водных экосистем всего речного бассейна или его отдельных участков можно представить в виде гидробиома, целостность которого проявляется как при формировании континуума речных экосистем, так и при функционировании популяций широко мигрирующих видов животных. Очевидно, что при выделении таких гидробиомов мы можем вновь возвратиться к побассейновому принципу, который в данном случае оказывается вполне применимым.

Существующие концепции функционирования речных экосистем и их синтез

В реобиоме по мере продвижения водной массы от истоков к устью реки происходят закономерные изменения качества среды обитания гидробионтов как за счет абиотических факторов, так и за счет жизнедеятельности речных организмов. Такие изменения, в свою очередь, отражаются и на структурно-функциональных особенностях сменяющих друг друга сообществ и экосистем. При этом любое речное сообщество в большей степени зависит от вышележащего по течению, чем от нижележащего. В наиболее схематичном виде такие изменения обобщены в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980), одной из первых крупных концепций, рассматривающих речную систему как некую целостность.

В соответствии с данной концепцией утверждается, что в верховьях рек, водосборы которых покрыты лесом, речное сообщество затенено пологом деревьев и получает мало света. Консументы зависят, в основном, от листового опада и другого аллохтонного органического вещества. Здесь фауна реки представлена главным образом, первичными консументами, относящимися к "механическим

разрушителям", а отношение P/R системы значительно меньше 1, что указывает на ее гетеротрофность. Ближе к ритралу река становится шире, изменяется ее температурный режим, сообщество организмов не затенено и меньше зависит от аллохтонной органики. Первичную продукцию на этих участках обеспечивают водоросли и водные макрофиты. В потоке преобладает тонко измельченное органическое вещество, а в сообществе консументов - фильтраторы, собиратели и хищники. Индекс разнообразия на таких участках максимален. Считается, что система здесь автотрофна, отношение P/R обычно выше 1 (рис. 44). На равнинных участках рек течение замедляется, вода становится мутной, что ослабляет процесс фотосинтеза. На большинстве трофических уровней видовое разнообразие снижается и сообщество вновь становится гетеротрофным.

Исследуя закономерности изменения видового богатства гидробионтов в типичных водотоках Средней Европы Б.Штатцнер (Statzner, 1987) отмечал заметное его повышение на участке перехода кренали в ритраль и участках появления излучин и пойменных водоемов (рис. 45). Такие резкие изменения видового богатства биоты Б.Штатцнер связывал в основном с сильным перепадом гидравлического давления, обусловленного изменениями расхода воды и градиента уклона в переходных зонах речной системы. Однако концепцией речного континуума не отрицается возможность подобных скачков видового разнообразия на отдельных участках русла, например, в местах впадения крупных притоков и пр. (Minshall et al., 1985). Таким образом, выявленные Б.Штатцнером закономерности, по-видимому, имеют более частный характер.

Проведенные нами исследования и анализ опубликованной информации показал, что основные черты речного континуума оказались свойственны и для рек Дальнего Востока России (Леванидова, 1986, Вшивкова, 1988, Леванидова и др., 1989; и др.). Как и в других речных бассейнах мира, водосбор которых покрыт лесом, в их верховьях значительную долю в биотическом балансе гидробионтов составляет аллохтонное органическое вещество в виде листового опада и другого органического детрита. Затем, по мере удаления от истока реки, все большее значение в потоках энергии биологических сообществ приобретает автохтонная органика, представленная, главным образом, водорослями или мхами, и сносимое потоком измельченное органическое вещество. Соответственно изменяется трофическая структура бентосных животных в сторону уменьшения доли "разрушителей" при одновременном увеличении доли "собирателей" и "фильтраторов". Ближе к равнинным участкам рек все большее значение в реобиоме приобретают планктонные сообщества.

Тем не менее в результате наших исследований было установлено, что сообщество гидробионтов на каждом участке потока существует достаточно автономно. Например, было показано, что увеличение доли фильтраторов в метаритрале связано не с функционированием "разрушителей" в кренали и эпиритрале, что следует из концепции речного континуума (Цимдин, Либа, 1989), а с результатом функционирования самого сообщества метаритрала на вышележащем участке, примерно равном длине "пробега" органического вещества сестона. Как было показано выше, длина такого пробега при стабильных гидрологических условиях измеряется в пределах нескольких сотен метров, тогда как расстояние до кренали и эпиритрала может измеряться километрами или десятками километров. Непосредственно в зоне кренали и эпиритрала в результате функционирования "разрушителей" листового опада в межень может происходить временное



Рис. 44. Речной континуум. Изменение в метаболизме сообщества, в его разнообразии и в относительном размере частиц органического вещества от ручьев в верховьях до крупных рек (Vannote et al., 1980)

Fig. 44. River Continuum. Changes in the metabolism of the community, in its diversity, and in the relative size of the organic matter particles from the streams in headwaters to large rivers (Vannote et al., 1980)

"заиление" биотопов различными органическими фракциями (главным образом, фрагментами листьев и фекалиями "разрушителей"), что негативно сказывается на местообитании самого сообщества "разрушителей". Однако после первых же паводков качество биотопов в верховьях рек восстанавливается, а скопившийся "ил" транзитом через ритраль выносится в зону потамали. Таким образом, в формировании качества природной среды хотя и участвует все сообщество водотока, стабильное взаимодействие между отдельными его частями происходит не напрямую, а опосредованно, через систему взаимодействий следующих друг за другом сообществ.

При оценке метаболизма речных сообществ по соотношению P/R в концепции речного континуума утверждается, что в верховьях и в нижнем равнинном течении реки это отношение должно быть ниже 1, а в среднем течении, где видовое разнообразие наиболее высокое, - равно или выше 1. В отличие от этого положения в реках России, в том числе и в бассейне Амура, значения P/R, близкие к 1, наиболее часто отмечались не в среднем, а в нижнем течении в межень (Сиротский, 1991). На средних участках рек в этот период иногда могло происходить аномальное развитие водорослевых обрастаний камней и, соответственно, более высокие значения P/R. Однако в результате такого развития водорослей резко снижалось разнообразие сообществ бентосных животных, а иногда отмечалась массовая гибель личинок и мальков рыб. В среднем за период открытой воды на всех участках русла исследованных рек, в том числе и на средних участ-

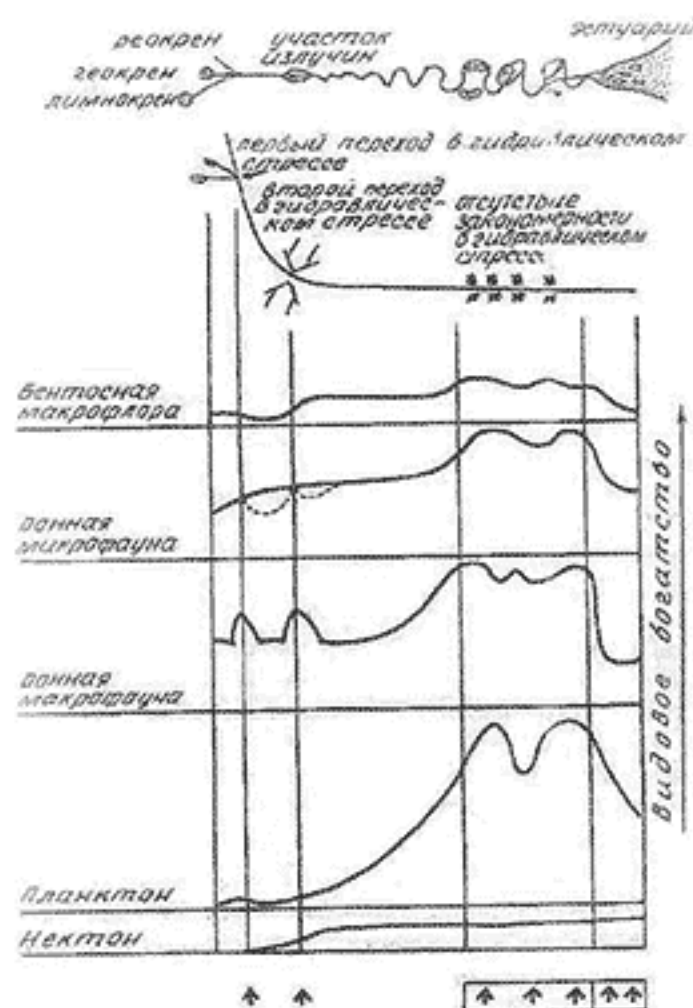


Рис. 45. Характеристики проточных экосистем. Стрелки вверх указывают на участки водотока, где показатели параметров среды подвержены относительно высоким измерениям; стрелки вниз - на участки, где отмечается резкая смена видового состава гидробионтов (Statzner, 1987)

Fig. 45. Characteristics of stream ecosystems. The arrows above indicate the parts of water stream where the indexes of the environmental parameters experience relatively large changes. The arrows below show the parts where sharp exchanges in the specific structure of hydrobions are indicated (Statzner, 1987)

ках, отношение P/R оказалось значительно меньше 1 (Лебедев, 1979, 1991), что указывает на их гетеротрофный тип метаболизма.

Известно, что по сравнению с гидробиомами других крупных речных бассейнов России, таких как бассейны Волги, Оби, Енисея, Лены и др., гидробиомы бассейна Амура и бассейнов Приморских рек отличаются большим видовым богатством и количественным развитием бентосных животных и рыб (Берг, 1949;

Лезанидов, 1969). Важно, что бассейны Амура и приморские реки расположены в зоне муссонного климата, поэтому их экосистемы постоянно подвергаются воздействию больших и катастрофических паводков. Оказалось, что при небольших паводках сообщества бентосных животных имеют возможность поддерживать определенный уровень своего дрефта и, таким образом, сохранять свою структуру. Однако в период больших паводков величина дрефта беспозвоночных может резко превышать величину продукции их популяций, в результате чего биомасса организмов на грунте заметно снижается.

Таким образом, в паводки в сообществах речных гидробионтов на экосистемном уровне наблюдается особая форма отчуждения продукции, так называемый "отрицательный дрефт" организмов, при котором величина дрефта беспозвоночных превышает их продукцию. Аккумулированное в биомассе снесенных гидробионтов вещество и энергия в условиях крупных паводков покидают пределы экосистем и не участвуют в их дальнейшем круговороте. Следовательно, биомассу сносимых в периоды паводков организмов можно рассматривать как некую меру платы речных сообществ за существование в условиях муссонного климата.

С позиций термодинамики считается, что уровень сложности сообществ поддерживается за счет дыхания всего сообщества, то есть за счет рассеивания в пространстве в виде недоступной для использования тепловой энергии (Одум, 1975). На примере сообщества бентосных животных А.Ф.Алимовым (1982, 1991) было показано, что с увеличением их сложности отношение продукции сообщества (P_b) к суммарным тратам на обмен всеми животными, входящими в его состав (R_b), закономерно уменьшается. В этом случае отношение P_b/R_b может представлять собой некоторый показатель степени упорядоченности сообществ (Y_b). Тогда относительно речных сообществ и экосистем, из которых в паводки за счет отрицательного дрефта происходит безвозвратное удаление значительной части продукции гидробионтов, показатель Y_b можно записать в виде:

$$Y_b = (P_b - B_b) / (R_b + B_b),$$

где B_b - биомасса снесенных за период паводков организмов.

Изложенное позволяет допустить, что большее видовое богатство бентосных животных в реках юга Дальнего Востока России, а, следовательно, и относительно более сложная структура их сообществ поддерживается не только за счет дыхания организмов, но и за счет особой формы отчуждения продукции - отрицательного дрефта гидробионтов. Этот вывод косвенно подтверждается многократно наблюдаемыми случаями интенсивной евтрофикации в экосистемах Амура и рек Приморья при длительных межених периодах, что приводит к упрощению структуры сообщества и увеличению степени доминирования отдельных видов.

Считается, что физические нарушения в экосистемах рек, вызванные, например, паводками, на системном уровне не являются стрессом для сообществ речных организмов (Minshall, Cummins et al., 1985; Minshall, 1988). Однако оценивая роль паводков с позиций поддержания определенной степени упорядоченности речных экосистем, развивающихся в условиях муссонного климата, мы можем заключить, что воздействия, вызванные паводками, не только не вызывают стресса в биологических сообществах, но и являются необходимым условием их существования. В то же время паводки являются важным фактором, опреде-

ляющим существование пойменных лесов (Колесников, 1937; Petersen et al., 1987; Гайслер, 1988; Elder et al., 1988 и др.)

Очевидно, что при возникновении экстремальных природных условий (паводки, обмеление русла и т.д.) в речной среде могут образовываться множество сигналов "тревоги". При этом всякая биологическая система способна абстрагироваться путем выбора некоторых из них (Эшби, 1962), в связи с чем такие сигналы могут "включать" адаптационные механизмы управления популяциями, в первую очередь поведенческие. По отношению к многим популяциям речных гидробионтов, наличие таких поведенческих механизмов играет особую роль в их выживании, поскольку воздействие экстремальных факторов среды на речные системы происходит сравнительно часто и распределено во времени, в основном, случайным образом. В качестве одного из наиболее показательных примеров адаптивного поведения реофильных гидробионтов может служить зарегистрированный нами случай массовой миграции личинок ручейников, амфипод и планарий из небольшого проточного залива р. Кедровой (Южное Приморье России) за несколько часов до его пересыхания.

Очевидно, что при функционировании любой речной экосистемы в условиях постоянного воздействия экстремальных физических факторов, таких как паводки, засуха, промерзание русла и пр., особую роль в поддержании сообществ гидробионтов может играть система естественных рефугиумов в соответствии с концепцией динамики пятен (рефугиумов) (Townsend, 1989). В бассейнах рек такими рефугиумами для переживания некоторыми популяциями гидробионтов "неблагоприятных" условий среды могут служить, например, расщелины в скалах или относительно непроточные участки русла в периоды паводков, подрусловой поток или глубокие проточные ямы в периоды засухи, а для многих рыб, обитающих в верховьях рек или в пойменных озерах, естественным убежищем в периоды их зимовки служат глубоководные участки основного русла. Интересно отметить, что в периоды паводков одним из основных мест воспроизводства и переживания неблагоприятных условий могут также служить временные водоемы - дождевые лужи (Hussein, 1991), а также небольшие притоки основного русла реки (Scrimgeour et al., 1988).

Считается, что поскольку "рефугиумы-пятна" расположены в пределах речной системы случайным образом, то и видовой состав гидробионтов формируется случайно (Townsend, 1989). Очевидно, что такие "пятна" играют существенную роль в формировании видовой разнообразия конкретных рек, во многом обеспечивая их уникальность и связь отдельных биотопов, включая связь нижележащих участков с вышележащими (например, в периоды зимовки рыб). Важно, что в речных экосистемах при стабилизации природных условий довольно быстро начинают идти процессы восстановления нарушенной структуры сообществ в сторону восстановления континуума. Например, в верховьях р. Вторая Речка (г. Владивосток) после почти 3-х месяцев засухи 1991 г. (август-октябрь) все участки сухого русла (до 200 м длиной) уже в первые сутки после восстановления потока были равномерно заселены доминирующими в этот период амфиподами и планариями, поступившими сюда из проточных ям. Через несколько суток восстановленные участки были заселены и личинками ручейников, основным рефугиумом для которых служил небольшой (около 30 м длиной) ключ.

Несомненно, что в любом реобиоме рефугиумы расположены случайным образом. Однако в большинстве речных систем по мере продвижения от истоков

к ритралу количество и разнообразие таких рефугиумов закономерно увеличивается, и, таким образом, увеличивается и вероятность появления новых групп гидробионтов. Например, наличие в верховьях горных и предгорных рек Дальнего Востока непромерзающих зимой и непересыхающих летом биотопов может обеспечивать здесь неограниченно долгое существование популяций высших раков, жемчужниц, юг и др. животных.

Вероятно, отмечаемая в концепции речного континуума более высокая степень видовой разнообразия в ритрале во многом обеспечивается наличием здесь многочисленных рефугиумов по сравнению, например, с зоной кренали. Аналогичным образом, указанное в работе Б.Штатцнера (Statzner, 1987) увеличение видовой богатства в зонах "гидравлического стресса" также в какой-то степени может быть связано с появлением качественно новых рефугиумов, что, частично подтверждается используемым этим автором рисунком (см. рис. 49), а не только изменениями гидравлики потока. Очевидно, что биотопы-рефугиумы содействуют функционированию речной системы, частью которой они являются. И хотя их изначальное расположение определяется случайными факторами, в результате взаимодействия приуроченных к таким рефугиумам сообществ гидробионтов может возникать внутренняя организация речной системы, проявляющаяся в образовании континуума.

Таким образом, имеющиеся на сегодняшний день концепции речного континуума и динамики пятен, объясняющие с разных позиций особенности функционирования речных экосистем, мы можем рассматривать как взаимодополняющие друг друга, что позволяет более полно и реалистично оценивать состояние речных природных комплексов и создает предпосылки для более точного прогнозирования изменения такого состояния, в том числе в результате антропогенных воздействий.

Идея целостности гидробиомов отдельных речных бассейнов, а также высказанные в монографии взгляды на особенности их функционирования в условиях постоянного воздействия экстремальных природных факторов дают возможность определить стратегию, направленную на экологическую оптимизацию водохозяйственной деятельности человека. В основе такой стратегии должен быть положен принцип отсутствия серьезного нарушения структуры речной системы при максимальном использовании естественных процессов. В случаях глубокой перестройки речных биомов и составляющих их экосистем следует ожидать возникновение новых, более острых экологических проблем, способных резко снизить эффективность рыбного и водного хозяйства. Особенно заметная деградация будет происходить на реках, расположенных в зоне действия муссонного климата, т.к. эти системы исторически адаптированы к периодическому чередованию сильных паводков и засухи. Например, реализация активно разрабатываемых планов создания на одной из крупнейших рек России Амуре и его крупных притоках каскада водохранилищ и зарегулирования крупных пойменных озер несомненно нарушит целостность этого гигантского гидробиома, усилит процессы евтрофикации водотоков, вызовет ускоренную евтрофикацию пойменных озер и в конечном итоге приведет к деградации одного из наиболее уникальных речных бассейнов мира.

1. Распределение гидробионтов в реках, расположенных в зоне муссонного климата, в наиболее общих чертах соответствует основным положениям концепции речного континуума. Для таких рек характерно полное отсутствие высшей водной растительности, а для горных и предгорных областей - фито и зоопланктона. Однако сообщества донных беспозвоночных здесь достигают более высокого количественного развития, по сравнению с регионами, где климат более умеренный.

2. На верхних участках речных систем сообщества организмов наиболее тесно связаны с наземными экосистемами, при этом развитие водных беспозвоночных определяется уровнем поступления аллохтонного органического вещества, а рацион рыб - количеством наземных беспозвоночных, попадающих на поверхность потока. По мере увеличения порядка реки происходит усиление значения внутренних связей между гидробионтами, а в области потамали потоки энергии, в основном, определяются величиной первичной продукции и имеют сходный характер с таковыми в стоячих водоемах.

3. В целом для дальневосточных рек отмечен отрицательный баланс органических веществ, в том числе в зоне ритрали, что противоречит концепции речного континуума. Показано, что в речном континууме по мере удаления от истоков реки может происходить уменьшение Р/В-коэффициентов донных биоценозов, что объясняется увеличением сложности этих систем и возрастанием в их составе доли хищников. Наиболее низкопродуктивными биоценозы бентосных животных оказались в зоне метаритрали. Однако, на этих участках донные сообщества, как правило, имеют наиболее высокие разнообразие и биомассу.

4. На всех участках русла исследованных рек наблюдается активный дрейф бентосных животных, который происходит в ночные часы, а у некоторых видов - в вечерние и утренние сумерки. Во многих популяциях наибольшую склонность к дрейфу проявляют более молодые организмы. В середине лета, когда донное сообщество имеет наиболее высокое разнообразие, у разных видов гидробионтов и их размерных групп наблюдается взаимосвязанная ритмика активности в дрейфе, при которой снижение величины дрейфа одних групп животных сопровождается увеличением сноса других.

5. Существовавшие до сих пор показатели не позволяют сопоставлять дрейф гидробионтов с учетом их плотности. Полученные разными авторами прямые зависимости между плотностью беспозвоночных и их дрейфом оказались недостоверными. Для сопоставления дрейфа организмов с учетом их плотности предложен новый показатель - минимальная дистанция дрейфа. У разных гидробионтов этот показатель имеет отрицательную корреляцию с их биомассой на грунте. Полученная зависимость ставит под сомнение общепринятую гипотезу о том, что конкуренция, вызванная перенаселением животных, является основной причиной дрейфа.

6. На определенном участке реки интенсивность изъятия продукции из сообщества донных животных за счет их активного дрейфа находится в прямой связи с минимальной дистанцией дрейфа, при этом суммарный суточный дрейф

организмов крайне редко превышает величину их суточной продукции относительно участка, расположенного выше створа наблюдения. Таким образом, подтверждена гипотеза "компенсирующей продукции" Т.Уотерса, в которой при объяснении механизма регуляции плотности популяций допускалась компенсация дрейфа организмов за счет их продукции. По мере удаления от истока реки доля продукции популяций, изымаемая в результате дрейфа гидробионтов, уменьшается, хотя общий дрейф организмов через сечение реки может увеличиваться.

7. При изучении бентостока с учетом динамики бентоса на грунте, оказалась неприменимой классификация дрейфа Т.Уотерса, основанная на вызывающих снос причинах. Предложено классифицировать дрейф на основе той роли, которую снос животных играет в процессах биологического продуцирования в реках. Применяемые в новой классификации бентостока аналитические критерии, позволяют с успехом использовать ее при решении различных экологических задач, связанных с изучением функционирования речных бентосных организмов.

8. Установлено, что величина дрейфа различных беспозвоночных определяется двумя основными параметрами: миграционной активностью животных и дистанцией их дрейфа. Связывая факторы среды с параметрами дрейфа, а не с его общей интенсивностью, как это делалось раньше, удалось установить механизм регуляции бентостока в условиях дождевого паводка. В начальный период паводка миграционная активность животных закономерно уменьшается, а дистанция их дрейфа увеличивается, что позволяет мигрантам сохранять определенный уровень дрейфа. В дальнейшем происходит стабилизация миграционной активности и скачкообразное увеличение общего дрейфа гидробионтов. Биомасса сносимых в периоды паводков организмов рассматривается как плата речных сообществ за существование в условиях муссонного климата.

9. Показано, что в условиях частого повторения экстремальных природных факторов (паводки, засуха, промерзание русла и т.д.) видовое разнообразие речных сообществ и их выживание определяются наличием в среде естественных рефугиумов, выполняющих роль буферов, предохраняющих системы от разрушения. В любой речной системе рефугиумы расположены случайным образом. Однако в большинстве случаев по мере продвижения от истоков к ритрали количество и разнообразие таких рефугиумов закономерно увеличивается, и, таким образом, увеличивается вероятность появления новых групп организмов. В результате взаимодействия приуроченных к рефугиумам сообществ гидробионтов может возникать внутренняя организация речной системы, проявляющаяся в образовании континуума.

10. Отмечена способность речных сообществ длительное время самостоятельно функционировать на отшнурованных участках русла, что указывает на наличие минимальных связей между подсистемами в речной системе. Данная структура связей подтверждена отмеченными для зон ритрали и кренали сравнительно незначительными масштабами дистанции дрейфа бентосных животных и дистанции переноса взвешенного органического вещества. Эта особенность позволяет организмам сохранять свою активность и организованность на отдельных биотопах при крупных нарушениях в примыкающих к ним частях. Следовательно, речные экосистемы обнаруживают такую структуру связей, которая приводит к существованию подсистем, сильно связанных внутри себя, но незначитель-

но взаимодействующих между собой. Такие структуры имеют высокую способность к выживанию, т.е. ликвидация одной подсистемы не обязательно разрушает всю систему.

11. Реки зоны муссонного климата относятся к особой группе природных систем, в которых ведущую роль в регулировании выполняют экстремальные природные явления. Многие речные организмы оказались способными воспринимать образующиеся в системе сигналы "тревоги" и заблаговременно покидать опасные зоны. Периодическое чередование меженных и паводковых периодов в целом благоприятно сказывается на общей экологической обстановке таких рек. Следовательно, экстремальные природные факторы являются необходимым условием существования речных экосистем зоны муссонного климата, поскольку только при этом условии может поддерживаться их неповторимый динамичный облик.

12. При обсуждении проблемы целостности речных систем введен биомный уровень организации живого. Отмечено, что в речном континууме существуют разные экосистемы, представляющие собой особую надэкосистемную форму организации природных комплексов, - реобиомом. По отношению к совокупности водных экосистем всего речного бассейна или его отдельных участков следует говорить о гидробиоме. Для выделения примыкающих друг к другу или пространственно разделенных природных комплексов, обеспечивающих существование популяций широко мигрирующих видов организмов (проходные лососи, угревые и т.д.), предложено новое общебиологическое понятие - полибиом. Концепция целостности речных биомов определяет стратегию экологической оптимизации водохозяйственной деятельности человека, в основу которой должен быть положен принцип отсутствия серьезного нарушения структуры речной системы при максимальном использовании естественных процессов.

13. Показано, что имеющиеся на сегодняшний день концепции речного континуума и динамики пятен, объясняющие с разных позиций особенности функционирования речных экосистем, необходимо рассматривать как взаимодополняющие друг друга, что позволяет более полно и реалистично оценивать состояние речных природных комплексов и создает предпосылки для более точного прогнозирования изменения такого состояния, в том числе в результате антропогенных воздействий.

GENERAL CONCLUSIONS

1. The distribution of hydrobionts in the rivers, situated in the monsoon climate zone agrees, in general, with the main propositions of the River Continuum Concept. Characteristic of such rivers is the total absence of the higher water vegetation and also the absence of phyto- and zooplankton for mountain and foothill areas. However, the communities of bottom invertebrates reveal there a higher quantitative development as compared to the areas, where the climate is more moderate.

2. In the upper parts of river systems the communities of organisms are the most closely connected with the terrestrial ecosystems. The development of the water invertebrates in this case is determined by the allochthonous organic matter input, while fish ration is defined with the amount of terrestrial invertebrates that come at the stream surface. As the rank of the stream increases, the importance raises of the internal links between hydrobionts. In the potamal zone the flows of energy are defined mainly by the primary production value and are similar to those for the stable water reservoirs.

3. For the most part of far-eastern rivers the negative balance of organic matter is detected, including also the rhithral zone, that disagrees with the River Continuum Concept. It is shown that within the river continuum the further from the headwaters the value of the P/B ratio for bottom communities decreases. This may be explained by increasing of the complexity of these systems and enlargement of the share of predators. The communities of benthic animals with the least productivity were found in the metarhithral zone. However, in these areas the bottom communities reveal usually the highest specific diversity and biomass.

4. Throughout the river bed of the streams studied the active drift of benthic animals occurs. This drift takes place at night-time and, for some species, also at morning and evening twilights. In many populations the younger organisms are more inclined to drift. In the middle of the summer, when the diversity in a bottom community is the highest, different species and size-classes of hydrobionts reveal a mutually related dynamics in the drift activity, when the decrease in the drift size in some groups of animals corresponds with the drift size increase in other groups.

5. The hitherto existing indexes do not allow to compare the drift of hydrobionts considering their population density. The linear relationships between population density of invertebrates and their drift derived by various authors appeared to be doubtful. A new index is proposed for comparison of the drift of organisms considering their population density, viz. the minimal drift distance. In various hydrobionts this index shows the negative correlation with their biomass on the substrate. The derived dependence casts doubt on the generally accepted hypothesis that the competition between animals due to their overpopulation is the main cause for the drift.

6. In a certain part of a stream the intensity of the removal of the production from a community of benthic animals due to their active drift is related directly with their minimal drift distance. The total daily drift of organisms does not exceed primarily the total value of their daily production related to the part of the river above the site of observations. Thus, the hypothesis of the "compensatory production" of T. Waters has been proved. This hypothesis assumes the compensation for the drift of organisms as a result of their production to interpret the mechanism of the regulation of population

density. The farther from the headwaters, the part of the population production being removed via the drift of hydrobionts reduces, though the total drift of organisms across the river section may even rise.

7. In the study of the drift removal of benthos considering the dynamics of the benthos on substrate, the drift classification of T. Waters based upon the causes of the drift, appeared to be unsuitable. There was proposed to classify animal drift judging from the role it plays in the processes of biological production in rivers. The analytic criteria applied in the new classification of the benthos runoff allow to use it successfully in solving different problems in ecology, connected with the investigations in functioning of river benthic organisms.

8. It was found that the drift size in different invertebrates is determined by two main conditions: the migration activity of animals and their drift distance. Relating the environmental factors to the drift pattern instead of its total size, as it was being done before, we succeeded in finding the mechanism of the benthos runoff under the conditions of the rain flood. At the beginning of the flood the migration activity of animals decreases regularly while their drift distance raises. This allows migrants to maintain a certain drift size. Then the migration activity stabilizes and the total drift of hydrobionts increases strikingly. The biomass of the organisms drifted in the flood periods is considered as a "fee" of stream communities for their survival under the monsoon climate conditions.

9. It was shown that under the conditions of often extreme natural phenomena (floods, droughts, river bed freezing, etc.) the specific diversity of river communities and their survival is determined by the existence of natural refugia in the environment, which represent the buffers protecting the system from destruction. In the every river system the refugia are located at random. However, at the most part of cases, as moving from headwaters to rhithral, the amount and diversity of such refugia increases regularly and, therefore, the probability of finding of new groups of organisms also increases. As a result of the relationships of hydrobiont communities associated with refugia, a new internal framework of the river system may appear, that is expressed in origination of a continuum.

10. There was denoted the capacity of river communities to function independently during the long time periods in isolated parts of a river bed. That demonstrates the existence of some minimal links between subsystems within the river system. This arrangement of the links is evidenced by the comparatively insignificant values of the drift distance of benthic animals and transfer distance of suspended organic matter. This peculiarity allows organisms to maintain their activity and organisation pattern in certain biotops when large-scale disturbances happen in nearby parts of the river system. Therefore, river ecosystems reveal a certain structure of links that results in existing of subsystems closely connected but only negligibly interacting. These structures show a high capability for survival, i.e. the elimination of one such a subsystem does not result certainly in disruption of the whole system.

11. The rivers of the monsoon climate zone are referred to a particular group of natural systems where the extreme natural phenomena play the leading role in the regulation processes within the system. Many stream organisms appeared to be able to recognize the "alarm" signals arising within the system and leave the dangerous zones in advance. The regular consequence of low and high water periods influences favourably the general ecological situation in such rivers. Therefore, the extreme natural phenomena represent a necessary condition for existing of the stream

ecosystems in the monsoon climate zone, because only under such a condition they can maintain their unique dynamic pattern.

12. Discussing the problem of integrity of river systems there was introduced the biom level of organisation of the life matter. It is pointed out that in the river continuum there are different ecosystems that represent together a peculiar supra-ecosystem form of organisation of natural complexes, the rheobiom. As concerned to the whole assemblage of water ecosystems of a water basin or its certain large parts, one should apply the term 'hydrobiom'. To define the adjoining or spatially separated natural complexes, that maintain the existence of populations of widely migrating species (migratory salmon, eels, etc.) a new general biological term, polybiom, is proposed. The concept of the integrity of river bioms defines the strategy for the ecological optimisation in the human water management. The main principles of such a management are to avoid the harmful disturbances for the structure of a river system and to use natural processes in the environment as much as possible.

13. It was shown that the concepts of river continuum and patch dynamics available today explain the pattern of river ecosystems functioning from the different points of view and should be considered as mutually supplementing conceptions. That allows to estimate the condition of the natural river complexes more adequately and realistically and makes up the grounds for more accurate prediction of the possible shifts in their state, including also the effect of the antropogenic pressure.

Авакян А.Б., Полюшкин А.А. Наводнения: проблемы определения ущерба и защиты // Вод. ресурсы, 1991, N 4, с. 114-125.

Алимов А.Ф. Определение продукции биоценозов // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 139-141.

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 96).

Алимов А.Ф. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных // Экология, 1982, N 3, с. 45-51.

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидромете-издат, 1989. 152 с.

(Алимов А.Ф.) Alimov A.F. Structural and Functional Characteristics of Aquatic Animal Communities // Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1991, v. 76, N 2, p. 169-182.

Алимов А.Ф., Тесленко В.А. Структурно-функциональные характеристики речного зообентоса в зоне антропогенных воздействий // Гидробиол. журн., 1988, т. 24, N 2, с. 27-31.

Алимов А.Ф., Фиогинова Н.П., Балушкина Е.В., Арахелова Е.С. Продуктивность зообентоса // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л.: Наука, 1986, с. 87-124.

Алимов А.Ф., Шадрин Н.В. Калорийность некоторых представителей пресноводного бентоса // Гидробиол. журн., 1977, т. 13, N 3, с. 80-86.

Арабина И.П. Экспериментальные данные по росту водяного ослика - *Asellus aquaticus* (L.) // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Гомель. ун-т, 1986, с. 163-166.

Аристовская В.Г. О значении сноса донных организмов р. Волги // Тр. о-ва естествоиспытателей Казан. ун-та, 1945, т. 7, вып. 1-2, с. 111-113.

Байкова О.Я. К познанию поденок бассейна Амура. I. Imagines (Ephemeroptera, Ephemerella) // Изв. ТИНРО, 1972а, т. 77, с. 178-206.

Байкова О.Я. К познанию поденок (Ephemeroptera) бассейна Амура. II. Imagines (Rhithrogena, Heptagenia) // Изв. ТИНРО, 1972б, т. 77, с. 207-232.

Байкова О.Я. Фенология амурских поденок // Гидробиология бассейна Амура. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 92-101.

Баклановская Т.Н. Фитообрастания канала Московского водопровода // Каналы СССР. Киев: Наук. думка, 1968.

Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 143).

Баранов И.В., Лихарева Е.И. Значение органического вещества в повышении рыбопродуктивности озер Ленинградской области // Изв. ГОСНИИОРХ. 1981, вып. 164, с. 3-16.

Баранская Р.Н. Краткая физико-географическая характеристика бассейна Нижнего Амура // Перспективы комплексного использования водных, лесных и кормовых ресурсов Нижнего Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 13-19.

Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни р. Волги // Моногр. Волжск. биол. ст., 1924, N 1.

(Бенинг А.Л.) Behning A. Das Leben der Wolga // Die Binnengewasser, 1928 v. 5. p. 1-162.

Берг Л.С. Рыбы бассейна Амура // Зап. АН по физ.-мат. наукам. Сер. 8. Спб., 1909, т. 24. 270 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948-1949. - Ч. 1, 1948. 466 с.; Ч. 2, 1949а, с. 467-926; Ч. 3, 1949б, с. 927-1382.

Богатов В.В. Влияние паводка на снос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зеи) // Экология, 1978, N 6, с. 36-41.

Богатов В.В. Методы определения дистанции дрейфа донных беспозвоночных (на примере р. Буреи) // Экология, 1979а, N 4, с. 81-88.

Богатов В.В. Активный дрейф донных беспозвоночных в горных и полугорных реках Дальнего Востока // XIV Тихоокеанский научный конгресс, СССР, Хабаровск, август 1979. Комитет J. Науки о пресной воде. М., 1979б, с. 35-37.

Богатов В.В. Некоторые аспекты количественной оценки дрейфа беспозвоночных животных // Экосистемы юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 142-147.

Богатов В.В. Значение бентостока в процессах биологического продуцирования в реках // Экология, 1984а, N 3, с. 52-60.

Богатов В.В. Дрейф речного бентоса // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984б, с. 107-120.

Богатов В.В. Метод расчета миграционной активности и дистанции дрейфа бентоса в крупных реках // Гидробиол. журн., 1985, т. 21, N 3, с. 86-89.

Богатов В.В. Классификация дрейфа речного бентоса // Гидробиол. журн., 1988, т. 24, N 1, с. 29-33.

Богатов В.В. Рост и продукция амфиопод в реках Южного Приморья // Гидробиол. журн., 1991, т. 27, N 1, с. 39-46.

Богатов В.В., Богатова Л.В. Оценка степени загрязнения вод Нижнего Амура по составу бентоса // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986, с. 128-133.

Богатов В.В., Жуков Э.П., Лебедев Ю.М. Свечение у пресноводных олигохет // Гидробиол. журн., 1980, N 2, с. 55-56.

Богатов В.В., Затравкин М.Н. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 172 с.

Богатов В.В., Рензин О.М. Оценка ущерба, наносимого рыбному хозяйству при кратковременных сбросах кислот в пресные водоемы // Современные проблемы природопользования (региональные аспекты). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987, с. 116-124.

(Богатов В.В., Сиротский С.Е., Юрьев Д.Н.) Bogatov V., Sirotsky S., Yuriev D. The ecosystem of the Amur river // Ecosystems of the World. River and Stream Ecosystems. Ed. Cushing C.E., Cummins K., Minshall G.W. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo: Elsevier, 1994, p.531-544.

Боруцкий Е.В. Нагастиды пресных вод // Фауна СССР, ракообразные. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952а, т. 3, вып. 4. 425 с.

Боруцкий Е.В. Сестон бассейна Амура и его роль в питании амурских рыб // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М.: Издание МОИП, 1952б, т. 3, с. 141-228. (Новая серия, отд. зоологич., вып. 32(XLYII)).

Боруцкий Е.В., Ключарева О.А., Никольский Г.В. Донные беспозвоночные (зообентос) Амура и их роль в питании амурских рыб // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М.: Издание МОИП, 1952, т. 3, с. 5-139. (Новая серия, отд. зоологич., вып. 32(XLYII)).

Браун Ф. Биолуминесценция // Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1978, т. 3, с. 584-611.

Бродский К.А. Материалы к познанию фауны беспозвоночных горных притоков Средней Азии // Тр. Среднеазиатского гос. ун-та, Ташкент, 1935, сер. 8, вып. 15, с. 1-112.

Бродский К.А. Горный поток Тянь-Шаня. Эколого-фаунистический очерк. Л.: Наука, 1976. 224 с.

Бронштейн З.С. Ostracoda пресных вод // Фауна СССР, ракообразные. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947, т. 2, вып. 1. 339 с.

Булдовский А.Т. Новые представители семейства Palingeniidae (Ephemeroptera) из Дальнего Востока СССР // Вестник ДВФ АН СССР, Владивосток, 1935, N 14, с. 151-161.

Бульон В.В. Взаимосвязь между содержанием хлорофилла "а" в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки // ДАН СССР, 1977, т. 236, N 2, с. 505-508.

Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983а. 150 с.

Бульон В.В. Зависимость рыбопродуктивности водоемов от первичной продукции // Изв. ГОСНИИОРХ, 1983б, вып. 196, с. 3-11.

Бульон В.В., Винберг Г.Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР, 1981, с. 5-10.

Варламов В.Ф. Карл Бэр - испытатель природы. М.: Знание, 1988. 208 с. (Творцы науки и техники).

Винберг Г.Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение 1 // Тр. лимнол. ст. в Косине, 1934, т. 18, с. 5-24.

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукция водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Гомель. ун-т, 1986, с. 20-61.

Виноградова К.Л., Голлербах М.М., Зауер Л.М., Сдобникова Н.В. Зеленые, красные и бурые водоросли. Л.: Наука, 1980. 248 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 13).

Вишкова Т.С. Продольное распределение зообентоса ритрали реки Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988, с. 76-85.

Вишкова Т.С., Макаренко Е.А. К изучению гидрофауны малых водотоков Магаданской области // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Якутск: Якутский филиал СО АН СССР, 1986, с. 82-83 (Тез. докл. XI Всес. симпозиум "Биологические проблемы Севера", вып. 4).

Гайслер Р. Великие тропические реки // Экологические очерки о природе и человеке. М.: Прогресс, 1988, с. 382-388.

Гигиняк Ю.Г. Калорийность водных беспозвоночных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 43-57.

Гинко С.С. Катастрофы на берегах рек. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 128 с.

Голлербах М.М., Полянский В.И. Пресноводные водоросли и их изучение. Общая часть. М.: Сов. наука, 1951. 200 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 1).

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли. М.: Сов. наука, 1953. 652 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 2).

Голубков С.М. Скорость роста и калорийность тела некоторых личинок поденок сем. Baetidae // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, 1979, с. 157-168.

Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИИОРХ, 1957, т. 41. 236 с.

Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 8).

Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М. Желтозеленые водоросли. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 272 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 5).

Дмитриева Н.Г., Никольская В.В. Воды // Дальний Восток. Физико-географическая характеристика. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 116-158.

Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940а. 992 с. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 5, вып. 3-4).

Жадин В.И. Жизнь в Куйбышевском водохранилище // Природа, 1940б, N 6, с. 84-89.

Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.

Жадин В.И. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 4, ч. 1, с. 278-382.

Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 189 с.

Жизнь пресных вод. Под ред. В.И. Жадина. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940-1956. Т. 1, 1940. 460 с.; Т. 2, 1949. 537 с.; Т. 3, 1950. 820 с.; Т. 4, 1956. 580 с.

Жуйкова Л.И. О сносимом бентосе в реке Белой (Юго-Восточный Сахалин) // Изв. ТИНРО, 1974, т. 93, с. 124-128.

Жульков А.И., Шеринев А.П. Материалы по суточному дрейфу водных беспозвоночных р. Притонной // Изв. ТИНРО, 1975, т. 95, с. 58-63.

Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. Диатомовые водоросли. М.: Сов. наука, 1951. 619 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 4).

Заболоцкий А.А. Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги // Изв. ВНИИОРХ, 1959, т. 48, с. 44-64.

Задорина В.М. Выбор экспозиции ловушки при сборе проб дрефта // Гидробиол. журн., 1987, т. 23, N 2, с. 79-83.

Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 1972. 143 с.

Зайцев Ф.А. Плавунцовые и вертячки // Фауна СССР, насекомые жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 4. 377 с.

Засосов А.В. Динамика численности промысловых рыб. М., 1976. 312 с.

Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двусторчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 153 с.

Зернов С.А. Заметка о живом планктоне рек Шомы и Вятки // Дневн. Зоол. отд. Общ. люб. ест., антр. и этн., 1901, т. 3, N 2.

Зыков В.П. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии // Бюлл. МОИП, 1903, т. 17.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 222 с.

Иванова М.Б., Умнов А.А. Способы определения продукции популяций водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 119-132.

Ивлев В.С. Биологическая продуктивность водоемов // Успехи современной биологии, 1945, т. 19, вып. 1, с. 98-120.

Ивлев В.С. Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных. М.: Наука, 1966, с. 3-45.

Иоффе Ц.И. К методике изучения сноса бентических организмов рекой и его роль в заселении водохранилища // Изв. ВНИИОРХ, 1949, т. 29, с. 96-105.

Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности. Под ред. А.Ф.Алимова. Л.: Наука, 1986. 232 с.

Калишченко Р.А. Первичная продукция фитобентоса в канале Северный Донецк-Донбас // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. Киев: Наук. думка, 1976, с. 64-93.

Канибеев А.Н., Жуйкова Л.И. Обеспеченность пищей как показатель допустимой концентрации молоди осенней кеты // Изв. ТИНРО, 1971, т. 76, с. 97-110.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Качалова О.Л. Зообентос больших рек (Даугава, Лиелупе, Вента) Латвийской ССР // XIII науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Тез. докл. Тарту, 1966, с. 73-75.

Киселев И.А. Пирофитовые водоросли. М.: Сов. наука, 1954. 282 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 6).

Ключарева О.А. О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура // Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 11, с. 1601-1612.

Коган И.И., Яззулиева В.Е. Волоросли Каракумского канала в районе Ашхабада // Каналы СССР. Киев: Наук. думка, 1968.

Колесников Б.П. Чозения Chosenia macrolepis (Turcz.) Kom. и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДВ ФАН СССР. Сер. ботаническая, 1937, т. 2, с. 703-800.

Константинов А.С. Сиртон и бентосток Волги близ Саратова в 1966 году // Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 1, с. 20-29.

Константинов А.С. Хириноиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М.: Изд-во МОИП, 1950, т. 1, с. 147-286. (Новая серия, отд. зоологич., вып. 16(XXXI)).

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1972. 472 с.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1979. 480 с.

Корнилова О.Л. О рыбах низовьев реки Шугор // Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бас., 1967, вып. 9, с. 10-20.

Коробченко А.А., Матвеев В.С. Зейское водохранилище и борьба с наводнениями в Приамурье. Хабаровск, 1963. 72 с.

Кочарина С.Л. Рост и продукция личинок трех видов сетеплетущих ручейников в р. Кедровая (Южное Приморье) // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов. Тез. докл. УП зональной конференции. Рига: АН Латв. ССР, 1987а, с. 30-31.

Кочарина С.Л. Энергетический обмен личинок трех видов реофильных ручейников в р. Кедровая (Южное Приморье) // Донные беспозвоночные рек Дальнего Востока и Восточной Сибири. Вопросы продуктивности и биоиндикации загрязнений. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987б, с. 19-25.

Кочарина С.Л. Содержание сухого вещества, энергоемкость и зольность некоторых видов ручейников // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989а, с. 63-68.

(Кочарина С.Л.) Kocharina S.L. Growth and production of filter-feeding caddisfly (Trichoptera) larvae in a foothill stream in the Soviet Far East // Aquat. Insects, 1989b, N 3, p. 161-179.

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.

Кочарина С.Л., Макаренко Е.А., Макаренко М.А., Николаева Е.А., 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.

Кузьмич В.Н., Дзюменко З.М. Эколого-функциональная характеристика зоопланктона рек бассейна реки Виллой // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 11-22.

Куллус Л.П., Мерила Л.А. Данные по изученности, гидрометеорологическому и гидрохимическому режимам Чудско-Псковского озера // Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин: Валгус, 1966, с. 9-33.

Кустарева Л.А., Иванова Л.М. Бентос притоков озера Иссык-Куль. Фрунзе, 1980. 103 с.

Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.

Лебедев Ю.М. Первичная продуктивность и некоторые закономерности трансформации органического вещества в водотоках и водоемах бассейна Амура // XIV Тихоокеанский научный конгресс, СССР, Хабаровск, август 1979. Комитет J. Науки о пресной воде. М.: 1979, с. 16-17.

Лебедев Ю.М. Свет как фактор среды, контролирующей развитие водорослей в водных экосистемах // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987, с. 69-82. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 165).

Лебедев Ю.М. Биотический баланс водотоков // IX съезд ВГБО. Мурманск, 8-11 октября 1991 г. Тез. докл. Мурманск: Полярная правда, 1991, т. 2, с. 187-188.

Лебедев Ю.М., Богатов В.В., Жуков Э.П., Каспарова С.Г., Смотров М.А. Прогноз продуктивности и качества воды в Зейском водохранилище // Гидробиология бассейна Амура. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 46-70.

Лебедев Ю.М., Веселкова Т.В., Жуков Э.П., Сабусова Г.А., Стряпчий В.А. Расчет интенсивности трансформации органического вещества в водотоке с неустановившимся движением воды // Гидробиология бассейна Амура. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 3-22.

Лебедев Ю.М., Каспарова С.Г., Кашин Н.П., Куклина Н.М., Таловская В.С. Гидрохимическая гетерогенность бассейна верхней Зеи // Формирование химического состава природных вод Приамурья и Забайкалья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 57-66.

Левадная Г.Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986. 286 с.

Леванидов В.Я. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру // Изв. ТИНРО, 1964, т. 55, с. 55-64.

Леванидов В.Я. Материалы к лимнологической классификации текучих водоемов Дальнего Востока // Вопросы гидробиологии. М.: Наука, 1965, с. 251-252.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО, 1969, т. 67, с. 3-243.

Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 104-122 (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР, т. 36).

Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая Падь". Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977а, с. 126-158 (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР, т. 45(148)).

Леванидов В.Я. Биомасса бентоса некоторых водотоков Чукотского полуострова // Гидробиол. журн., 1977б, т. 13, № 1, с. 56-62.

Леванидов В.Я. О биологической продуктивности горных и предгорных рек Советского Дальнего Востока // XIV Тихоокеанский научный конгресс, СССР, Хабаровск, август 1979. Комитет Ю. Науки о пресной воде. М., 1979, с. 12-14.

Леванидов В.Я. Продукция двух близких видов рода Baetis (Ephemeroptera, Baetidae) в различных физико-географических районах и некоторые замечания по методике определения продукции // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 87-92.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Дрифт водных насекомых в реке Амур // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 3-26.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере р. Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные живо-

тные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 22-37.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.Т. Годовая динамика бентоса р. Кирпичной (юго-восточная Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 27-36.

Леванидова И.М. Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор) // Изв. ТИНРО, 1968, т. 64, с. 181-289.

Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.

Леванидова И.М. Горная река Сихоте-Алиня в свете концепции речного континуума // IX съезд ВГБО. Тез. докл. Тольятти, 1986. Ч. 2, с. 262-264.

Леванидова И.М., Леванидов В.Я. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек // Изв. ТИНРО, 1962, т. 48, с. 178-189.

Леванидова И.М., Леванидов В.Я. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. 1. Миграции личинок поденок в р. Хор // Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 3, с. 373-389.

Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А., Макаренченко М.А., Семенченко А.Ю. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989, с. 74-111.

Леванидова И.М., Николаева Е.Т. Бентосток в реках Камчатки // Изв. ТИНРО, 1968, т. 64, с. 291-299.

Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Anisipalpia) // Фауна СССР, ручейники. М.-Л.: Наука, 1964, т. 2, вып. 1. 565 с. (Новая серия, № 88).

Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integripalpia) // Фауна СССР, ручейники. М.-Л.: Наука, т. 2, вып. 2. 562 с. (Новая серия, № 95).

Линевич А.А. Хирономиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1981. 152 с.

Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов // Фауна СССР, пиявки. Л.: Наука, 1976, т. 1. 484 с.

Ляхов С.М. Комплексное изучение биологического стока р. Волги // Зоол. ж., 1953, т. 32, вып. 3, с. 358-360.

Макаренченко Е.А. Хирономиды Дальнего Востока СССР. Подсемейства Podonominae, Diamesinae и Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 200 с.

Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР, ВГБО, 1974. 60 с.

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 372 с.

Матвиенко А.М. Золотистые водоросли. М.: Сов. наука, 1954. 188 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 3).

Методы биотестирования вод. Черниголова: ИОХР АН СССР, 1988. 127 с.

Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г.Г.Винберга. Минск: Высшая школа, 1968. 246 с.

Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 638 с.

Мордовин А.М. Некоторые данные о химическом составе воды озера Удыля // Природные воды Дальнего Востока. Хабаровск, 1973, с. 113-117 (Вопросы географии Дальнего Востока, сб. 13).

Мордовин А.М., Сиротский С.Е., Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. Динамика гидрохимических показателей воды на Нижнем Амуре // Формирование вод суши юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988, с. 112-118.

Мошкова Н.А., Голлербах М.М. Зеленые водоросли. Класс улотриксые (1). Л.: Наука, 1986. 360 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 10 (1)).

Музафаров А.М. Флора водорослей водоемов Средней Азии. Ташкент: Фан, 1965. 567 с.

Нежиховский Р.А. Наводнения на реках и озерах. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 184 с.

Николаев С.Г. Продукция севанского Gammarus lacustris Sars (Amphipoda, Gammaridae) // Гидробиол. журн., 1980, т. 16, № 4, с. 51-56.

Николаева Е.А. Взаимосвязь массы и длины тела у личинок трех видов веснянок (Plecoptera) // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 121-127.

Никольская В.В. Географическое положение и основные особенности природы // Дальний Восток. Физико-географическая характеристика. Изд-во АН СССР, М., 1961, с. 9-13.

Никольский Г.В. Река Амур и ее пресноводные рыбы // МОИП, сер. Среди природы, 1948, т. 13, с. 1-95.

Никольский Г.В. Амурская ихтиологическая экспедиция 1945-1949 гг. // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М.: Изд-во МОИП, 1950, т. 1, с. 5-18. (Новая серия, отд. зоологич., вып. 16(XXXI)).

Никольский Г.В. Река Амур и ее рыбы. Хабаровское книжн. изд-во, 1953. 99 с.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. школа, 1974. 367 с.

Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М., 1947, вып. 6(21). 202 с.

Общие основы изучения водных экосистем. Под ред. Г.Г.Винберга. Л.: Наука, 1979. 273 с.

Огуль Р.А., Дембицкий Э.Б., Ахмедова Т.М., Захаренко В.Б. Эколого-фаунистический обзор гидробионтов ручьев и источников Левобережной Украины // Гидробиол. исслед. на Украине в 11 пятилетке. Тез. докл. 5 Конф. Укр. фил. Всес. гидробиол. об-ва, 2-4 апр., 1987. Киев, 1987, с. 118-119.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Оксиук О.П., Карпезо Ю.И. Экспериментальные исследования фито-бентоса песчаного грунта // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. Киев: Наук. думка, 1976, с. 130-151.

Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1964-1970. Т. 1, 1964; Т. 2, 1965; Т. 5, ч. 1, 1969; Т. 5, ч. 2, 1970.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Под ред. Л.А.Кутиковой и Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.

Остапеня А.П., Сергеев А.И. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных // Вopr. ихтиологии, 1963, т. 3, № 1(26), с. 177-183.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. Л.: Наука, 1982. 620 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 11 (2)).

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladinae (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л.: Наука, 1970. 343 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР; Вып. 102).

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 154 с. (Там же; Вып. 112).

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР. (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 296 с. (Там же; Вып. 134).

Панов В.Е. Рост и продукция Gammarus lacustris Sars в Невской губе // Гидробиол. журн., 1986, т. 22, № 5, с. 37-42.

Панов В.Е. Рост и продукция бокоплавов // Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. Л.: ЗИН АН СССР, 1988, с. 150-160 (Тр. ЗИН АН СССР, т. 186).

Пиху Э.Р. Характеристика современного рыболовства на Псковско-Чудском озере // Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин: Валгус, 1966, с. 270-282.

Полякова Т.Н. Дрифт донных беспозвоночных на основных притоках Онежского озера // Притоки Онежского озера. Петрозаводск: Карел. науч. центр АН СССР, 1990, с. 99-115.

Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 235 с.

Попова Т.Г. Эвгленовые водоросли. М.: Сов. наука, 1955. 282 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 7).

Резвой П.Д. Пресноводные губки (сем. Spongillidae и Lubomirskiidae) // Фауна СССР, губки. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936, т. 2, вып. 2. 124 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т.18. Дальний Восток. Л.: Гидрометеиздат, 1966, вып. 1. Верхний и Средний Амур. 781 с.; 1975, вып. 2. Нижний Амур. 136 с.; 1978, вып. 3. Приморье. 211 с.

Риккер У. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М., 1979. 408 с.

Ролл Я.В., Марковский Ю.М. Планктосток среднего Днепра в связи с прогнозом будущего Кременчугского водохранилища // Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 3, с. 506-517.

Руденко Г.П. Методы определения ихтиомассы, прироста рыб и рыбопродукции // Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск, 1985, с. 111-138.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Под ред. В.А.Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Рылов В.М. Пресноводные Calanoida СССР. Определитель организмов пресных вод СССР. Л., 1930, вып. 1. 288 с.

Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод // Фауна СССР, ракообразные. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т.3, вып. 3. 320 с.

Садыкова И.А. Методика определения возраста двустворчатых моллюсков. М., 1972. 40 с.

Сафонов В.В. Зоопланктон в экосистеме р. Амур // XIV Тихоокеанский научный конгресс, СССР, Хабаровск, август 1979. Комитет. Наука о пресной воде. М., 1979, с. 18-20.

Сидоров Г.П., Шубина В.Н., Мартынов В.Г., Рубан А.К. Биология атлантического лосося (*Salmo salar* L.) на этапе речной жизни // Серия препринтов "Научные доклады" Коми филиала АН СССР, Сыктывкар, 1977, вып. 35, 47 с.

Сиротский С.Е. Первичная продукция реки Амур и ее зависимость от величины суммарной солнечной радиации // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986, с. 134-140.

Сиротский С.Е. Формирование первичной продукции и деструкции органического вещества в процессе самоочищения водоема // Современные проблемы природопользования (региональные аспекты). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987, с. 124-129.

Сиротский С.Е. Первичная продукция и деструкция органического вещества бассейна Нижнего Амура: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1991. 26 с.

Сиротский С.Е., Юрьев Д.Н. Первичная продукция и фотосинтетическая активность фитопланктона р. Амур за летний период 1980 и 1982 гг. // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 2. Структура и продуктивность растительных сообществ. Тез. докл. VI Всес. лимнол. совещ. (Ливенское-на-Байкале, 4-6 сентября 1985 г.). Иркутск: СО АН СССР, 1985, с. 80-81.

Сиротский С.Е., Юрьев Д.Н. Продукционные характеристики микроводорослей водотоков и водоемов бассейна Нижнего Амура // Геология и экология бассейна р. Амур. Ч. III (2). Тез. докл. советско-китайского симп. Благовещенск, 1989, с. 66.

Скабичевский А.П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 348 с.

Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР, ракообразные. Л.: Наука, 1970, т. 1, вып. 2. 531 с.

Смирнов Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира // Фауна СССР, ракообразные. Л.: Наука, 1976, т. 1, вып. 3. 237 с.

Смирнов Ю.А., Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Шустов Ю.А. Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Биологический режим. Использование. Л.: Наука, 1978. 102 с.

Соколов И.И. Hydracarina - водяные клещи. Ч. 1, Hydrachnellae // Фауна СССР, паукообразные. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 5, вып. 2. 511 с.

Соколов И.И. Водяные клещи. Ч. 2, Halacgae // Фауна СССР, паукообразные. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952, т. 5, вып. 5. 202 с.

Соловкина Л.Н. Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма // Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 10, с. 1499-1510.

Соловьев И.А. Скорости течения и мутность воды вдоль фарватера Нижнего Амура // Природные воды Дальнего Востока. Владивосток, 1973, с. 69-84 (Вопросы географии Дальнего Востока, сб. 13).

Сорокин Ю.И. Микропланктон реки Енисей и его роль как фактора самоочищения // Журн. общ. биол., 1987, N 3, с. 350-367.

Состояние окружающей среды в мире, 1991 г. (Программа ООН по окружающей среде) // Пробл. окружающей среды и природных ресурсов: Обзор. информ. 1991, N 11, с. 5-78.

Станчинский В.В. О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Экология и биоценология, 1931, N 1.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 371 с.

Стрижова Т.А., Оглы З.П., Горлачева Е.П., Афонин А.В., Михеев И.Е., Орлик Л.А., Добрынина Н.А., Серебрякова М.С. Современные гидробиологические исследования рек Верхнего Амура // IV съезд ВГБО. Мурманск, 8-11 октября 1991 г. Тез. докл. Мурманск: Полярная правда, 1991, т. 2, с. 210-212.

Стряпчий В.А. Внутригодовое распределение стока рек бассейна Среднего Амура и некоторые вопросы его классификации. М.: Наука, 1979. 107 с.

Сукачкас В.Т. Статистическая модель биомассы и продукции ручьевой форели // Тр. АН Латв. ССР. Сер. В, биол. науки, 1978, т. 4, с. 67-72.

Суцены Л.М., Алимов А.Ф. Об организации "Нарочанских гидробиологических встреч" // Гидробиол. журн., 1990, т. 26, N 5, с. 108-109.

Сыроежкина Н.В. Донное население и биосток р. Селенги // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Ливенское-на-Байкале, 1973, с. 15-16.

Тесленко В.А. Роль личинок веснянок в сообществах пресноводных беспозвоночных малой лососевой реки Кедровая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 1992. 21 с.

Титов И.А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М.: Изд-во "Советская наука". 1952. 470 с.

Тиунова Т.М. Зависимость скорости роста от массы тела у личинок поденок // Донные беспозвоночные рек Дальнего Востока и Восточной Сибири. Вопросы продуктивности и биоиндикации загрязнений. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987а, с. 26-33.

Тиунова Т.М. Поденки реки Кедровая и их эколого-фаунистические характеристики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987б. 24 с.

Тиунова Т.М. Изменение сырой и сухой массы, калорийности и зольности тела личинок поденок (Ephemeroptera) в межличиночный период // Гидробиол. журн., 1989а, т. 24, N 4, с. 33-37.

Тиунова Т.М. Содержание сухой массы, калорийность и зольность тела реофильных личинок поденок // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989б, с. 45-49.

Тиунова Т.М. Рост и продукция пяти видов личинок поденок семейства Ephemerellidae реки Кедровая (Южное Приморье) // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989в, с. 50-62.

Тодераш И.К. Энергетический баланс личинок хирономид // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 31-42.

Умнов А.А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журн. общ. биол., 1976, т. 37, N 1, с. 71-86.

Унифицированные методы исследования качества вод. Методы биологического анализа вод. Часть III. М.: Изд-во СЭВ, 1976. 186 с.; 1977. 91 с.

Уотт К.И.Ф. Концептуальная формулировка и математическое решение практических проблем динамики входов и выходов популяции // Исследования по общей теории систем. М.: Прогресс, 1969, с. 486-503.

Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных // Киев: Наук. думка, 1973. 184 с.

Хмелева Н.Н., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных (генеративная и экзувиальная). Минск: Наука и техника, 1984. 216 с.

Хренников В.В., Шустов Ю.А., Круглова А.Н. Характеристика кормовой базы нерестово-выростных угодий симужьей реки Перья // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. вод Европейского Севера. Сыктывкар, 1977, с. 67-68.

Цимдинь П.А., Лиена Р.А. Концепция речного континуума. Применение на практике // Изв. АН ЛатвССР, 1989, N 5, с. 60-69.

Чебанова В.В. Связь интенсивности дрефта и плотности популяций у некоторых массовых видов хирономид в ключе Карымайском (Камчатка) // IV съезд ВГБО (Киев; 1-4 декабря 1981 г.): Тез. докл. Ч. 4. Киев: Наук. думка, 1981, с. 166-168.

Чебанова В.В. Динамика биомассы и продукция бентоса и дрефт донных беспозвоночных в некоторых речных системах Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1983. 21 с.

Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.

Чернова О.А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М.: Издание МОИП, 1952, т. 3, с. 229-360. (Новая серия, отд. зоол. вып. 32(XLVII)).

Черновский А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 185 с.

Шерстюк В.В. Калорийность кормовых организмов Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн., 1971, т. 7, с. 99-103.

Шерстюк В.В. Энергетическая оценка кормовых ракообразных // Гидробиол. журн., 1980, т. 16, N 6, с. 93.

Шубина В.Н. Дрефт донных беспозвоночных в уральской семужье-нерестовой р. Шугор // Печорский лосось. Сыктывкар, 1979, с. 119-134. (Тр. Коми филиала АН СССР, N 40).

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

Шубина В.Н., Мартынов В.Г. Особенности питания рыб в семужье-нерестовой реке Шугор // Экологические исследования природных ресурсов Севера нечерноземной зоны. Сыктывкар, 1977, с. 70-84.

Шубина В.Н., Мартынов В.Г. Дрефт донных беспозвоночных в лососевых реках Европейского севера СССР в период ледостава // Гидробиол. журн., 1990, т. 26, N 6, с. 27-31.

Шубина В.Н., Орлов А.В. Сравнение фильтрующей способности и уловистости ловушек при сборе проб дрефта донных беспозвоночных // Экология, 1991, N 4, с. 89-91.

Шустов Ю.А. Дрефт донных беспозвоночных в лососевых реках бассейна Онежского озера // Гидробиол. журн., 1977, т. 13, N 3, с. 32-37.

Шустов Ю.А. Дрефт беспозвоночных в притоках Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978, с. 50-53.

Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Шустов Ю.А., Широков В.А. Методика изучения дрефта беспозвоночных в реках // Гидробиол. журн., 1980, т. 16, N 3, с. 100-102.

Эшби У.Р. Конструкция мозга. М.: ИЛ, 1962. 400 с.

Юрьев Д.Н. Экология ледовых водорослей Нижнего Амура и их роль в экосистеме: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 24 с.

Юрьев Д.Н., Лебедев Ю.М. Влияние техногенного фактора на развитие диатомовых водорослей в обрастаниях р. Пильды (бассейн озера Удыля) // Биологические компоненты ландшафтов восточной зоны БАМа. Хабаровск, 1979, с. 64-76 (Вопросы географии Дальнего Востока, сб. 19).

Юрьев Д.Н., Лебедев Ю.М. Развитие ледового перифитона р. Амур в связи со световым фактором // Ботан. ж., 1988, т. 73, N 11, с. 1546-1551.

Юрьев Д.Н., Лебедев Ю.М. Динамика распределения органических и биогенных веществ во льду и воде Амура в связи с развитием ледовой флоры // Гляциохимические и криогенные гидрохимические процессы. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989, с. 113-129.

Allan J.D. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado // Ecology, 1975, v. 56, p. 1040-1053.

Anderson N.H. Biology and downstream drift of some Oregon Trichoptera // Can. Entomol., 1967, v. 99, p. 507-521.

Anderson N.H., Cummins K.W. Influences of diet on the life histories of aquatic insects // J. Fish. Res. Board of Canada, 1979, v. 36, p. 335-342.

Anderson N.H., Lehmkuhl D.M. Catastrophic drift of insects in a woodland stream // Ecology, 1968, v. 49, p. 198-206.

Andrews D.A., Minshall G.W. Longitudinal and seasonal distribution of benthic invertebrates in the Little Lost River, Idaho. // Amer. Midland Nat., 1979, v. 102, N 2, p. 225-236.

Armitage P.D. Invertebrate drift in the regulated River Tees, and an unregulated tributary Maize Beck, below Cow Green dam // Freshwater Biol., 1977, v. 7, N 2, p. 167-183.

Atoda M., Imada K. Studies on the aquatic insect fauna and environmental conditions of the Chihase River, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, 1972, N 27, p. 59-95.

Behmer D.J., Hawkins C.P. Effects of overhead canopy on macroinvertebrate production in a Utah stream // Freshwater Biol., 1986, v. 16, p. 287-300.

Benfield E.F., Paul R.W., Webster J.R. Influence of exposure technique on leaf breakdown rates in streams // Oikos, 1979, v. 33, N 3, p. 386-391.

Benke A.C. Secondary production of aquatic insects // The ecology of aquatic insects. New York: Praeger Publishers, 1984, p. 289-322.

Benke A.C., Van Arsdall T.S., Gillespie D.M., Parrish F.K. Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history // *Ecol. Monogr.*, 1984, v. 54, p. 25-63.

Benson N.G. Observations on anchovy in a Michigan trout stream // *Ecology*, 1955, v. 36, p. 529-530.

Berg M.B., Hellenthal R.A. Secondary production of Chironomidae (Diptera) in a north temperate stream // *Freshwater Biol.*, 1991, v. 25, p. 497-505.

Berner L.M. Limnology of the lower Missouri River // *Ecology*, 1951, v. 32, p. 1-12.

Bishop J.E. Light control of aquatic insect activity and drift // *Ecology*, 1969, v. 50, p. 371-380.

Bishop J.E., Bishop J.B. A technique for selectively marking aquatic insects with 32P // *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, v. 13, p. 722-724.

Bishop J.E., Hynes H.B.N. Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario // *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1969, v. 26, p. 279-298.

Botosaneanu L. Quinze années de recherches sur la zonation des cours d'eau: 1963-1978. Revue commentée de la bibliographie et observations personnelles // *Bijdr. Dierkunde*, 1979, afl. 49, N 1, S. 109-134.

Bott T.L., Brock C.S., Dunn R.J., Naiman R.W., Ovink R.W., Petersen R.C. Benthic community metabolism in four temperate stream systems: an interbiom comparison and evaluation of the river continuum concept // *Hydrobiol.*, 1985, v. 123, p. 3-45.

Bradt P.T., Wieland G.E. A comparison of the benthic macroinvertebrate communities in a trout stream: winter and spring 1973 and 1977 // *Hydrobiol.*, 1981, v. 77, p. 31-35.

Brittain J.E., Eikeland T.J. Invertebrate drift. A review // *Hydrobiol.*, 1988, v. 166, p. 77-93.

Brooker M.P., Hemsworth R.J. The effect of the release of an artificial discharge of water on invertebrate drift in the Wye, Wales // *Hydrobiol.*, 1978, v. 59, p. 155-163.

Brown A.V., Fitzpatrick L.C. Life history and population energetics of the dobson fly, *Crydalis conatus* // *Ecology*, 1978, v. 59, p. 1091-1108.

Brown D.S. The food of the larvae of *Chloeon dipterum* L. and *Baetis rhodani* (Pictet) (Insecta, Ephemeroptera) // *J. Animal Ecol.*, 1961, v. 30, p. 55-75.

Bruns D.A., Hale A.B., Minshall G.W. Ecological correlates of species richness in Three Guilds of Lotic Macroinvertebrates // *J. Freshwater Ecol.*, 1987, v. 4, N 2, p. 163-176.

Bruns D.A., Minshall G.W. River continuum relationships in an 7th-order river reach: Analyses of polar ordination, functional groups, and organic matter parameters // *Hydrobiol.*, 1985, v. 127, p. 277-285.

Busch D.E., Fisher S.G. Metabolism of a desert stream // *Freshwater Biol.*, 1981, v. 11, p. 301-307.

Carl M. The ecology of a Wadi in Iraq with particular reference to colonization strategies of aquatic macroinvertebrates // *Arch. Hydrobiol.*, 1989, v. 116, N 4, p. 499-515.

Carlsson G. Environmental factors influencing blackfly populations // *Bull. W.H.O.*, 1967, v. 37, p. 139-150.

Caspers N., Wagner R. Emergenz-Untersuchungen an einem Mittelgebirgsbach bei Bonn. II. Psychodiden-Emergenz 1976/1977 // *Arch. Hydrobiol.*, 1980, Bd. 88, N 1, S. 73-95.

Chapman D.W. The relative contributions of aquatic and terrestrial primary producers to the trophic relations of stream organisms // *Organism-substrate relationships in streams*. Pymatuning Laboratory of Ecology, Univ. of Pittsburgh, 1966, Special publication No 4, p. 116-130.

Chapman D.W., Demory R.L. Seasonal changes in the food ingested by aquatic larvae and nymphs in two Oregon streams // *Ecology*, 1963, v. 44, p. 140-146.

Chaston I. The light threshold controlling the periodicity of invertebrate drift // *J. Anim. Ecol.*, 1969, v. 38, p. 171-180.

Chauvet E. Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river // *Hydrobiol.*, 1987, v. 148, p. 35-44.

Chergui H., Pattee E. The impact of benthic invertebrates on the breakdown of poplar leaves in the network of large European river // *Arch. Hydrobiol.*, 1988, v. 113, p. 15-25.

Coutant C.C. Insecticide sevin: effect of aerial spraying on drift of stream insects // *Science*, 1964, v. 146, p. 420-421.

Cummins K.W. Trophic relations of aquatic insects // *Ann. Rev. Entomol.*, 1973, v. 18, p. 183-206.

Cummins K.W. Structure and function of stream ecosystems // *BioScience*, 1974, v. 24, p. 631-641.

Cummins K.W. The role of stream biota in watershed processes // *Calif. Water Resour. Cent. Univ. Calif. Davis. Rept.*, 1986, N 62, p. 7-11.

Cummins K.W., Klug M.J. Feeding ecology of stream invertebrates // *Ann. Rev. Ecol. and Systemat.*, 1979, v. 10, p. 147-172.

Cummins K.W., Klug M.J., Wetzel R.G., Petersen R.C., Suberkropp K.F., Manny B.A., Wuycheck J.C., Howard F.O. Organic enrichment with leaf leachate in experimental lotic ecosystems // *BioScience*, 1972, v. 22, p. 719-722.

Cummins K.W., Minshall G.W., Sedell J.R., Cushing C.E., Petersen R.C. Stream ecosystem theory // *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 1984, v. 22, p. 1819-1827.

Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B. Shredders and riparian vegetation leaf litter that falls into streams influences communities of stream invertebrates // *Bioscience*, 1989, v. 39, N 1, p. 24-40.

Davies B.R., Walker K.F. River systems as ecological units. An introduction to the ecology of river systems // *Ecol. River. Syst. Dordrecht e.a.*, 1986, p. 1-8.

Dawson F.H. Organic contribution of stream edge forest litter fall to the chalk stream ecosystem // *Oikos*, 1976, v. 27, N 1, p. 13-18.

Dawson F.H. The origin, composition and downstream transport of plant material in a small chalk stream // *Freshwater Biol.*, 1980, v. 10, N 5, p. 419-435.

Day J.A., Davies B.R. The Amazon river system // *Ecol. River. Syst. Dordrecht e.a.*, 1986, p. 289-318.

Decamps H. La vie dans les cours d'eau. Paris, 1971. 128 p.

Decamps H. Trichoptères nouveaux des Pyrénées // *Norv. Rev. Ent.*, 1972, N 2, p. 261-265.

Delucchi C.M. Comparison of community structure among streams with different temporal flow regimes // *Can. J. Zool.*, 1988, v. 66, N 3, p. 579-586.

Dendy J.S. The fate of animals in stream drift when carried into lakes // *Ecol. Monogr.*, 1944, v. 14, p. 333-357.

Denham S.C. A limnological investigation of the West Fork and Common Branch of White River // *Invest. Indiana Lakes, Streams*, 1939, v. 1, N 5, p. 17-71.

Dillard G.E. An epilithic diatom community of a North Carolina Sandhills stream // *Rev. algol.*, 1971, v. 10, N 2.

Edwards R.W., Owens M. The effects of plants on river conditions I. Summer crops and estimates of net productivity of macrophytes in a chalk stream // *Journal of Ecology*, 1960, v. 48, p. 161-163.

Egglishaw J.H. The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams // *J. Anim. Ecol.*, 1964, v. 33, p. 463-476.

Elder J.F., Flagg S.D., Mattraw H.C. Hydrology and ecology of the Apalachicola River, Florida: A summary of the river quality assessment // *US Geol. Surv. Water-Supply Pap.*, 1988, N 2196, p. 1-44.

Elliott J.M. Invertebrate drift in mountain stream in Norway // *Nor. Entomol. Tidsskr.*, 1965, v. 13, p. 97-99.

Elliott J.M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream // *Arch. Hydrobiol.*, 1967, v. 63, p. 202-237.

Elliott J.M. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream // *J. Appl. Ecol.*, 1967a, v. 4, p. 59-71.

Elliott J.M. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in Dartmoor stream // *J. Anim. Ecol.*, 1967b, v. 36, p. 343-362.

Elliott J.M. The life histories and drifting of Trichoptera in Dartmoor stream // *J. Anim. Ecol.*, 1968, v. 37, p. 615-625.

Elliott J.M. Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods // *Oikos*, 1969, v. 20, p. 524-528.

Elliott J.M. Methods of sampling invertebrate drift in running water // *Ann. Limnol.*, 1970, v. 6, p. 133-159.

Elliott J.M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates // *Scient. Publ. Freshwater Biol. Assoc.*, 1971a, No 25.

Elliott J.M. The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake District stream // *Oecologia*, 1971b, v. 6, p. 350-379.

Elwood J.W., Nelson D.J. Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a ³²P material balance method // *Oikos*, 1972, v. 23, p. 295-303.

Falkenmark, M. Fresh waters as a factor in strategic policy and action // *Global Resources an International Conflict.*, edited by A.H. Westing. Oxford: Oxford University Press, 1986.

Findlay S., Meyer J.L., Risley R. Benthic bacterial biomass and production in two blackwater river // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1986, v. 43, N 6, p. 1271-1276.

Fishar S.G., Carpenter S.R. Ecosystem and macrophyte primary production of the Fort River, Massachusetts // *Hydrobiol.*, 1976, v. 47, p. 175-187.

Flannagan J.F., Townsend B.E., de March B.G.E., Friesen M.K., Lonhard S.L. The effects of an experimental injection of methoxychlor on aquatic invertebrates: accumulation, standing crop, and drift // *Can. Entomol.*, 1979, v. 11, N 1, p. 73-89.

Fowles C.G. Effects of electric fishing on the invertebrate fauna of a New Zealand stream // *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 1975, v. 9, N 1, p. 35-43.

Garden A., Davies R.W. Decay rates of autumn and spring leaf litter in a stream and effects on growth of detritivore // *Freshwater Biol.*, 1988, v. 19, p. 297-303.

Gibson H.R., Chapman D.W. Effects of zectran insecticide on aquatic organisms in Bear Valley Creek, Idaho // *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1972, v. 101, N 2, p. 330-334.

Grafius E., Anderson N.H. Population dynamics, bioenergetics and role of *Lepidostoma quercina* Ross (Trichoptera: Lepidostomatidae) in an Oregon woodland stream // *Ecology*, 1979, v. 60, p. 433-441.

Grizzel R.A. Flood effects on stream ecosystems // *J. Soil. and Water Conserv.*, 1976, v. 31, N 6, p. 283-285.

Grzybkowska M. Production estimates of the dominant taxa of chironomidae (Diptera) in the modified, river Widawka and the natural, river Grabia, central Poland // *Hydrobiologia*, 1989, v. 179, p. 245-259.

Gustavsson K., Marvan P., Muller-Haeckel A. Diel drift of diatoms in an equatorial river // *Oikos*, 1978, v. 31, p. 38-40.

Hammer L. Photosynthese und Primärproduktion in Rio Negro // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1965, v. 50, p. 335-339.

Hans W. Beziehungen zwischen de Nahrungsangebot, der Drift und der raulichen Verteilung dei Larven von *Baetis rhodani* (Pictet) (Ephemeroptera: Baetidae). Untersuchungen in kunstlichen Fließwassernlagen // *Arch. Hydrobiol.*, 1978, v. 84, N 4, p. 500-525.

Hart D.D. Diversity in stream insects: regulation by rock size and microspatial complexity // *Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol.*, 1978, v. 20, N 2, p. 1376-1381.

Hauer F.R., Stanford J.A. Ecological responses of hydropsychid caddisflies to stream regulation // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, v. 39, 1235-1242.

Hawkes H. River zonation and classification // *River Ecology*, 1975, v. 2, p. 312-375.

Hawkins C.P., Sedell J.R. Longitudinal and seasonal change in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams // *Ecology*, 1981, v. 387-397.

Hemsen J. Die organismische Drift in Fließgewässern // *Osterr. Fischerei*, 1956, Bd. 9, S. 81-83.

Herricks E.E., Cairns J.J. The recovery of stream macrobenthos from low pH stress // *Revista biol. (Port)*, 1974, v. 10, N 1, p. 1-11.

Hildebrand S.G. The relation of drift to benthos density and food level in an artificial stream // *Limnol. Oceanogr.*, 1974, v. 19, p. 951-957.

Holt C.S., Waters T.F. Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates // *Ecology*, 1967, v. 48, p. 225-234.

Hoskin C.M. Studies of oxygen metabolism of stream of North Carolina // *Publication of the Institute of Marine Sciences, Univ. Texas*, 1959, v. 6, p. 182-192.

Howmiller R.P., Wenner A.M., Busath A.L. Species differences in breakdown of tree leaves in streams - Significance for composition of stream communities // *Univ. Calif. Water Resour. Cent. Rept.*, 1977, N 39, 1Y, p. 1-12.

Hubault E. Contribution a l'étude des invertébrés torrenticoles // *Bull. biol. France et Belg.*, 1927. Suppl., v. 9. 388 pp.

Hughes D.A. On the dorsal light response in a mayfly nymph // *Anim. Behav.*, 1966, v. 14, p. 13-16.

Hughes D.A. Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex* // *Ecology*, 1970, v. 51, p. 301-305.

Hultin L., Svensson B., Ulfstrand S. Upstream movements of insects in a South Swedish small stream // *Oikos*, 1969, v. 20, p. 553-557.

Hussein A.F. Rain pools significant breeding sites for chironomid midges (dipt.) in Sudan // *Entomol. Mon. Mag.*, 1991, v. 126, N 1520-1523, p. 37-38.

Hynes H.B.N. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream // *Arch. Hydrobiol.*, 1961, v. 57, p. 344-388.

Hynes H.B.N. Imported organic matter and secondary productivity of streams // *Int. Congr. Zool.*, 1963, v. 4, p. 324-329.

Hynes H.B.N. *The Ecology of Running Waters*. Toronto: Univ. Toronto Press., Toronto, 1970a, 555 pp.

Hynes H.B.N. The ecology of stream insects // *Ann. Rev. Entomol.*, 1970b, v. 15, p. 25-42.

Hynes H.B.N., Coleman M.J. A simple method of assessing the annual production of stream benthos // *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, v. 13, p. 569-573.

Hynes J.D. Downstream drift of invertebrates in a river in southern Ghana // *Freshwater Biol.*, 1975, v. 5, p. 515-531.

Ide F.P. Availability of aquatic insects as food of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis* // *N. Am. Wildl. Conf.*, 1942, v. 7, p. 442-450.

Ide F.P. Effects of forest spraying with DDT on aquatic insects of salmon stream in New Brunswick // *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1967, v. 24, N 9, p. 769-805.

Illies J. Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonideregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung // *Ber. Limnol. Flusstat. Freudenthal*, 1953, N 5, S. 1-28.

Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1961, Bd. 46, N 2, S. 205-213.

Illies J. Einführung in die Tiergeographie. Stuttgart, 1971. 92 S. Illies J. Annual and seasonal variation of individual weights of adult water insects // *Aquat. Insects*, 1979, N 3, p. 153-163.

Illies J., Botosaneanu L. Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue Faunistique // *Int. Verein. theor. angew. Limnol. Stuttgart*, 1963, N 12, S. 1-57.

Iversen T.M. Secondary production and trophic relationships in a spring invertebrate community // *Limnol. and Oceanogr.*, 1988, v. 33, p. 582-592.

Jackson J.K., Fisher S.G. Secondary production, emergence, and export of aquatic insects of a Sonoran desert stream // *Ecology*, 1986, v. 67, p. 629-638.

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c and C2 in higher plants algae and natural phytoplankton // *Biochem., Physiol. Pflanz.*, 1975, v. 167, p. 191-194.

Kevern N.R., Ball R.C. Primary productivity and energy relationships in artificial streams // *Limnol. and Oceanogr.*, 1965, v. 10, p. 74-87.

Killingbeck K.T. Direct measurement of allochthonous litter accumulation in a tallgrass prairie stream // *Southwest. Natur.*, 1984, v. 29, N 3, p. 357-358.

King D.K., Cummins K.W. Autotrophic-heterotrophic community metabolism relationships of a woodland stream // *J. Freshwater Ecol.*, 1989a, v. 5, p. 205-218.

King D.K., Cummins K.W. Factors affecting autotrophic-heterotrophic relationships of a woodland stream // *J. Freshwater Ecol.*, 1989b, v. 5, p. 219-230.

Kingsbury P.D. Effects of an aerial application of the synthetic pyrethroid permethrin on a forest stream // *Manitoba Entomol.*, 1976, v. 10, p. 9-17.

Kofoid C.A. The plankton of the Illinois River 1894-1899, with introductory notes upon the hydrography of the Illinois River and its basin. Part I. Quantitative investigations and general results // *Bull. of the Illinois St. Labor. of Nat. Hist.*, 1903, v. 6, p. 95-629.

Kofoid C.A. The plankton of the Illinois River 1894-1899, with introductory notes upon the hydrography of the Illinois River and its basin. Part II. Constituent organisms and their seasonal distribution // *Bull. of the Illinois St. Labor. of Nat. Hist.*, 1903, v. 8, p. 2-360.

Koslucher D.G., Minshall G.W. Food habits of some benthic invertebrates in a northern cool-desert stream (Deep Creek, Curlew Valley, Idaho-Utah) // *Trans. Amer. Microscopical Soc.*, 1973, v. 92, p. 441-452.

Kreutzweiser D.P., Sibley P.K. Invertebrate drift in a headwater stream treated with permethrin // *Arch. Environ. Contam. and Toxicol.*, 1991, v. 20, N 3, p. 330-336.

Krno I. Longitudinal changes in the structure of macrozoobenthos and its microdistribution in natural and moderately eutrophicated waters of the river Rajcianka (Strazovske vrchy) // *Acta fac. rerum natur. Univ. Comen. Zool.*, 1988, v. 33, p. 31-48.

Kubicek F. Mechanisms of permanent biological activity of running waters // *Folia prirodoz. fak. UJEP Brne*, 1978, v. 19, N 2, p. 33-44.

Ladle M., Bass J.A.B. The ecology of a small chalk stream and its responses to drying during drought conditions // *Arch. Hydrobiol.*, 1981, v. 90, N 44, p. 443-466.

Lake P.S., Barmuta L.A. Stream benthic communities: persistent presumption and current speculations // *Limnol. Austral. Dordrecht e.a.*, 1986, p. 263-276.

Lavandier P., Capblancq J. Influence des variations d'oxygene dissous sur les invertebres benthiques d'un ruisseau des Pyrenees centrales // *Ann. Limnol.*, 1975, v. 11, p. 101-106.

Lavandier P., Pujol J.Y. Cycle biologique de *Drusus rectus* (Trichoptera) dans les Pyrenees centrales: influence de la Temperature et de l'enneigement // *Annales Limnol.*, 1975, v. 11, N 3, p. 255-262.

Le Gren E.D. Estimates of fish populations and production in small streams in England // *Symp. of salmon and trout in streams. H.R. MacMillan lectures in Fisheries. Univ. of British Columbia*, 1969, p. 269-280.

Lehmann U. Stromaufwärts gerichteter Flug von *Philopotus montanus* // *Oecologia*, 1970, v. 4, p. 163-175.

Lillehammer A. Longitudinal zonation of the benthic invertebrate fauna in the river Glomma, Eastern Norway // *Brittain John. "Fauna norv."*, 1987, A8, N 5, p. 1-10.

Lindeman R. The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology*, 1942, v. 23, N 4, p. 399-418.

Losos B., Drapala M. The effect of different water discharge rates on the dynamics of Chironomidae larvae in the metarhithron of the river Svratka // *Scr. fac. sci. natur. UJEP brn.*, 1985, v. 15, p. 445-456.

MacFarlane M.B., Waters T.F. Annual production by caddisflies in a western Minnesota plains stream // *Can. J. of Fish. and Aquat. Sc.*, 1982, v. 39, p. 1628-1635.

Madsen B.L. A comparative ecological investigation of two related mayfly nymphs // *Hydrobiol.*, 1968, v. 31, p. 337-349.

Madsen B.L., Bengtson J., Butz J. Upstream movement by some Ephemeroptera species // Arch. Hydrobiol., 1977, v. 81, p. 119-127.

Magdy W.P. Salinity stress along a complex River Continuum: effects on mayfly (Ephemeroptera) distributions // Ecology, 1984, v. 65, p. 1662-1672.

Mann K.H. The dynamics of aquatic ecosystems // Advances in Ecological Research. Academic Press, New York, 1969, v. 6, p. 1-81.

Marchant P., Hynes H.B.N. The distribution and production of Gammarus pseudolimnaeus (Crustacea: Amphipoda) along a reach of the Credit River, Ontario // Freshwater Biol., 1981, v. 11, p. 169-182.

Martien R.F., Benke A.C. Distribution and production of two crustaceans in a wetland pond // Am. Midl. Nat., 1977, v. 98, p. 162-175.

Mason J.C., Chapman D.W. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels // J. Fish. Res. Bd Can., 1965, v. 22, p. 173-190.

Meier P.G., Bartholomae P.G. Diel periodicity in the feeding activity of Potamanthus myops (Ephemeroptera) // Arch. Hydrobiol., 1980, v. 88, p. 1-8.

McCauley V.J.E. Efficiency of trap for catching and retaining insects emerging from standing water // Oikos, 1976, v. 27, N 2, p. 339-345.

McConnell W.J., Sigler W.F. Chlorophyll and productivity in a mountain river // Limnol. and Oceanogr., v. 4, 1959, p. 335-351.

McCullough D.A., Minshall G.W., Cushing C.E. Bioenergetics of stream "collector" organism, Tricorythodes minutus (Insecta: Ephemeroptera) // Limnol. and Oceanogr., 1979a, v. 24, p. 45-58.

McCullough D.A., Minshall G.W., Cushing C.E. Bioenergetics of lotic filter-feeding insects Simulium spp. (Diptera) and Hydropsyche occidentalis (Trichoptera) and their function in controlling organic transport in streams // Ecology, 1979b, v. 60, N 3, p. 585-596.

McDuffett W.F. The transformation of energy by a stream detritivore Pteronarcys scotti (Plecoptera) // Ecology, 1970, v. 51, p. 975-988.

McIntire C.D., Colby J.A. A hierarchical model of lotic ecosystems // Ecol. Monographs, 1978, v. 48, p. 167-190.

McLay C.L. A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream // J. Fish. Res. Bd Can., 1970, v. 27, p. 359-370.

Methods the Estimation of Production of Aquatic Animals. Ed. G.G. Vinberg. London and New-York: Academic Press, 1977.

Milner N.J., Gee A.S., Hemsworth R.J. The production of brown trout, Salmo trutta in tributaries on the Upper Wye, Wales // J. Fish Biol., 1978, v. 13, N 5, p. 599-612.

Minckley W.L. Upstream movements of Gammarus (Amphipoda) in Doe Run, Meade County, Kentucky // Ecology, 1964, v. 45, p. 195-197.

Minshall G.W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland spring-brook community // Ecology, 1967, v. 46, p. 139-149.

Minshall G.W. Community dynamics of the benthic fauna of a woodland springbrook // Hydrobiol., 1968, v. 32, p. 305-339.

Minshall G.W. Stream ecosystem theory: a global perspective // J. N. Am. Benthol. Soc., 1988, v. 7, N 4, p. 263-288.

Minshall G.W., Cummins K.W., Petersen R.C., Cushing C.E., Bruns D.A., Sedell J.R., Vannote R.L. Developments in stream ecosystem theory // Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1985, v. 42, N 5, 1045-1055.

Minshall G.W., Hitchcock E., Barnes J.R. Decomposition of rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) carcasses in a forest stream ecosystem inhabited only by nonanadromous fish population // Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1991, v. 48, N 2, 191-195.

Minshall G.W., Petersen R.C., Cummins K.W., Bott T.L., Sedell J.R., Cushing C.E., Vannote R.L. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics // Ecol. Monogr., 1983, v. 53, p. 1-25.

Minshall G.W., Petersen R.C., Nimz C.F. Species richness in streams of different size from the same drainage basin // Amer. Naturalist, 1985, v. 125, N 1, p. 16-38.

Molles M. Recovery of a stream invertebrate community from a flash flood in Tesuque Creek, New Mexico // Southwest. Natur., 1985, v. 30, N 2, 279-287.

Mortensen E. Population, survival, growth and production of trout Salmo trutta in a small Danish stream // Oikos, 1977, v. 28, N 1, p. 9-15.

Morris L.A., Langemeier R.N., Russell T.R., Witt A.J. Effects of main stem impoundments and channelization upon the limnology of the Missouri River, Nebraska // Trans. Am. Fish. Soc., 1968, v. 97, p. 380-388.

Muller K. Investigations on the organic drift in North Swedish streams // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1954, v. 35, p. 133-148.

Muller K. Diurnal rhythm in "organic drift" of Gammarus pulex // Nature, 1963a, v. 198, p. 806-807.

Muller K. Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der "Organischen Drift" // Naturwissenschaften, 1963b, Bd. 50, S. 161.

Muller K. Temperatur und Tagesperiodik der "Organischen Drift" von Gammarus pulex // Naturwissenschaften, 1963c, Bd. 50, S. 410-411.

Muller K. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen // Z. Morphol. Oecol. Tiere, 1966, Bd. 56, S. 93-142.

Muller K. Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa // Osterr. Fischerei, 1970, Bd. 23, S. 111-117.

Muller K. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems // Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1974, v. 5, p. 309-323.

Naiman R.J., Sedell J.R. Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon // Arch. Hydrobiol., 1979, v. 87, N 4, p. 404-423.

Naiman R.J., Sedell J.R. Relationships between metabolic parameters and stream order in Oregon // Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1980, v. 37, N 5, p. 834-847.

Naiman R.J. The annual pattern and spatial distribution of aquatic oxygen metabolism in boreal forest watersheds // Ecol. Monogr., 1983, v. 53, p. 73-94.

Needham P.R. A quantitative study of the fish food supply in selected areas // N. Y. Cons. Dept. Suppl. Ann. Rep., 1928, v. 17, p. 192-206.

Nelson D.J., Scott D.C. Role of detritus in the productivity of a rock outcrop community in a Piedmont stream // Limnol. and Oceanogr., 1962, v. 7, p. 396-413.

Neves R.J. Secondary production of epilithic fauna in a woodland stream // Amer. Midland Natur., 1979, v. 102, N 2, p. 209-224.

O'Donnel D.J., Churchill W.S. Certain physical, chemical and biological aspects of the Brule River, Douglas County, Wisconsin // Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett., 1954, v. 43, p. 201-255.

Odum E.P. Trends expected in stressed ecosystems // Bioscience, 1985, v. 35, N 7, p. 419-422.

Odum H.T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida // Ecol. Monogr., 1957, v. 27, p. 55-112.

Ohgushi R., Saito Y. Ecological notes on the stream drifts in River Ukawa // Jap. J. Ecology, 1963, v. 13, p. 28-35.

Olsson T.I. Winter sites and coldhardiness of two gastropod species in a boreal river // Polar Biol., 1984, v. 3, N 4, 227-230.

Otto C. Growth and energetics in larval populations of Potamophylax cingulatus (Steph.) (Trichoptera) in a south Swedish stream // Journal of Animal Ecology, 1974, v. 43, p. 339-361.

Otto C. Factors affecting the drift of Potamophylax cingulatus (Trichoptera) Larvae // Oikos, 1976, v. 27, N 1, p. 93-100.

Owens M., Edwards R.W. The effect of plants on river conditions II. Further crop studies and estimates of net productivity of macrophytes in a chalk stream // Journal of Ecology, 1961, v. 49, p. 119-126.

Owens M., Edwards R.W. The effect of plants on river conditions III. Crop studies and estimates of net productivity in four stream in southern England // Journal of Ecology, 1962, v. 50, p. 157-162.

Paine R.T. Food web diversity and species diversity // Amer. Nat., 1966, v. 100, p. 65-75.

Patrick R. Benthic communities in streams // Trans. Conn. Acad. Arts and Sci., 1972, v. 44, p. 271-284.

Pearson W.D., Franklin D.R. Some factors affecting drift rates of Baetis and Simuliidae in a large river // Ecology, 1968, v. 49, p. 75-81.

Pearson W.D., Kramer R.H. A drift sampler driven by a waterwheel // Limnol. and Oceanogr., 1969, v. 14, N 3, p. 462-465.

Pearson W.D., Kramer R.H. Drift and production of two aquatic insects in mountain stream // Ecol. Monogr., 1972, v. 42, N 3, p. 365-385.

Pearson R.G., Jones N.V. The effects of dredging operations on the benthic community of a chalk stream // Biol. Conserv., 1975, v. 8, N 4, p. 273-268.

Pearson R.G., Tobin R.K., Smith R.E.W., Benson L.J. Standing crop and processing of rainforest litter in a tropical Australian stream // Arch. Hydrobiol., 1989, v. 115, N 4, p. 481-498.

Peñáz M. Contribution towards the knowledge of the biomass of zoobenthos in the Syrtka River above and below the Virdom basin // Zool. listy, 1966, v. 15, p. 363-372.

Perry J.A., Schaeffer D.J. The longitudinal distribution of riverine benthos: a river dis-continuum? // Hydrobiol., 1987, v. 148, 257-268.

Petersen R.C., Cummins K.W. Leaf processing in a woodland stream // Freshwater Biol., 1974, v. 4, p. 343-368.

Petersen R.C. In situ particle generation in southern Swedish stream // Limnol. and Oceanogr., 1986, v. 31, N 2, p. 432-437.

Petersen R.C., Madsen B.L., Wilzbach M.A., Magadza C.H.D., Paariberg A., Kullberg A., Cummins K.W. Stream management: emerging global similarities // Ambio, 1987, v. 16, N 4, 166-179.

Power G. Estimates of age, growth, standing crop and production of salmonids in some North Norwegian rivers and streams // Rept. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 1973, N 53, p. 78-111.

Radford D.S., Hartland-Rowe. A preliminary investigation of bottom fauna and invertebrate drift in an unregulated and a regulated stream in Alberta // J. appl. Ecol., 1971, v. 8, p. 583-603.

Reice S.R., Edwards R.L. The effect of vertebrate predation on lotic macroinvertebrate communities in Quebec, Canada // Can. J. Zool., 1986, v. 64, N 9, 1930-1936.

Rosenberg D.M., Wiens A.P. Experimental sediment addition studies on the Harris River, N. W. T., Canada: the effect on macroinvertebrate drift // Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol., 1975, v. 19, N 2, p. 1568-1574.

Rosenberg D.M., Wiens A.P. Effects of sediment addition on macrobenthic invertebrates in a Northern Canadian river // Water Res., 1978, v. 12, N 10, p. 753-763.

Sagar P.M. The effects of floods on the invertebrate fauna of a large, unstable braided river // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1986, v. 20, N 1, p. 37-46.

SCOR-UNESCO. Report of SCOR-UNESCO working group 17. Determination of photosynthetic pigments // Monographs on oceanographic methodology: Determinations of photosynthetic pigments in seawater. UNESCO, 1966, p. 9-18.

Schuhmacher H. Kompensation der Abdrift von Kocherfliegen-Larven // Naturwissenschaften, 1969, v. 56, p. 378.

Schwarz P. Autoökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Setipalpia-Arten. T. 1, 2. // Arch. Hydrobiol., 1970, v. 67, p. 103-172.

Scrimgeour G.J., Davidson R.J., Davidson J.M. Recovery of benthic macroinvertebrate and epilithic communities following a large flood, in an unstable, braided, New Zealand river // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1988, v. 22, N 3, p. 337-344.

Shelford V.E. Ecological succession. I. Stream fishes and the method of physiographic analysis // Biol. Bull. of the Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1911, v. 21, p. 9-35.

Shelford V.E. Animal communities in temperate America // Geogr. Soc. Chicago, Bull., 1913, N 5.

Short R.A., Ward J.V. Macroinvertebrates of a Colorado high mountain stream // Southwest. Natur., 1980, v. 25, N 1, p. 23-32.

Simon H.A. The Architecture of Complexity // Proc. Am. Philos. Soc., 1962, v. 106, p. 467-482.

Smock L.A., Gilinsky E., Stoneburner D.L. Macroinvertebrate production in a southeastern United States blackwater stream // Ecology, 1985, v. 55, p. 1491-1503.

Snellen R.K., Stewart K.W. The life cycle and drumming behavior of Zealeuctra claasseni (Frison) and Zealeuctra hitei Ricker and Ross (Plecoptera: Leuctridae) in Texas, USA // Aquat. Insects., 1979, N 2, p. 65-89.

Soluk D.A. Macroinvertebrate abundance and production of psammophilous Chironomidae in shifting sand areas of a lowland River // *Can. J. Fish and Aquat. Sci.*, 1985, v. 42, p. 1296-1302.

Soluk D.A., Craig D.A. Vortex feeding from pits in the sand: a unique method of suspension feeding used by a stream invertebrate // *Limnol. and Oceanogr.*, 1988, v. 33, p. 638-645.

Spencer D.J. Succession and current demand relationships of diatoms on artificial substrates in Prater's Creek, South Carolina // *J. Phycol.*, 1970, v. 6, N 2.

Stanford J.A., Ward J.V. The hyporheic habitat of river ecosystems // *Nature*, 1988, v. 335, N 6185, p. 64-66.

Statzner B. Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research direction // *Ecol. Stud.*, 1987, v. 61, p. 365-390.

Statzner B., Dejoux C., Elouard J.-M. Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). 1. Introduction: review of drift literature, methods, and experimental conditions // *Rev. hydrobiol. trop.*, 1984, v. 17, N 4, p. 319-334.

Statzner B., Gore J.A., Resh V.H. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential application // *J. N. Am. Bentol. Soc.*, 1988, v. 7, p. 307-360.

Statzner B., Higler B. Questions and comments on the River Continuum Concept // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, 1985, v. 42, p. 1038-1044.

Statzner B., Higler B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // *Freshwater Biol.*, 1986, v. 16, N 1, p. 127-139.

Statzner B., Stechmann D. Der Einfluss einer mechanischen Entkantungsmassnahme auf die Distributions der Makro-invertebraten in Unteren Schierenseebach // *Faun. Okol. Mitt.*, 1978, v. 5, N 5-6, p. 93-109.

Steinmann P. *Die Tierwelt der Gebirgsbäche*. Eine Faunistisch-biologische Studie // *Annales de Biol. Lac.*, 1907, v. 2, p. 30-150.

Stoneburger D.L., Smock L.A. Seasonal fluctuations of macroinvertebrate drift in a South Carolina Piedmont stream // *Hydrobiol.*, 1979, v. 63, p. 49-56.

Sweeney B.W. Bioenergetic and developmental response of a mayfly to thermal variation // *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, v. 23, p. 461-477.

Tanaka H. On the daily change of the drifting of benthic animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects // *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. (Japanese, English summary)*, 1960, v. 9, p. 13-24.

Teal J.M. Community metabolism in a temperate cold spring // *Ecol. Monogr.*, 1957, v. 27, p. 283-302.

Thomas A.G.B. Ephemeropteres du sudouest de la France. 1. Migrations d'images a haute altitude // *Ann. limnol.*, 1975, v. 11, N 1, p. 47-66.

Thomas I.D. The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* L.) in the river Teify, West Walls // *J. Anim. Ecol.*, 1962, v. 31, p. 175-205.

Thienemann A. Der Bergbach des Sauerland // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1912. Suppl. 4. 125 pp.

Thienemann A. Hydrobiologische Untersuchungen an den Kalten Quellen und Bachen der Halbinsel Jasmund auf Rugen // *Arch. Hydrobiol.*, 1926, v. 30, p. 167-262.

Townsend C.R. The ecology of streams and rivers. Inst. Biology's Stud. in Biology. London: Edward Arnold Ltd., 1980, N 122. 68 pp.

Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. N. Am. Bentol. Soc.*, 1989, v. 8, N 1, p. 36-50.

Townsend C.R., Hildrew A.G. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos // *J. Anim. Ecol.*, 1976, v. 45, p. 753-772.

Townsend C.R., Hildrew A.G., Schofield K. Persistence of stream invertebrate communities in relation to environmental variability // *J. Anim. Ecol.*, 1987, v. 56, N 2, p. 597-613.

Ulfstrand S. Benthic animal communities in Lapland-Streams // *Oikos*, 1968, suppl. 10. 120 pp.

Underwood A.J. What is a community? // *Patterns and Process. Hist. Life. Rept. Dahlem Workshop*, Berlin e.a., 1986, p. 351-367.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, v. 37, N 1, 130-137.

Wallace J.B., Merritt R.W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // *Ann. Rev. Entomol.*, 1980, v. 25, p. 103-132.

Wallace J.B., Webster J.R., Cuffney T.F. Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers // *Oecologia*, 1982, v. 53, p. 197-200.

Wallace J.B., Webster J.R., Woodall W.R. The role of filter feeders in flowing waters // *Arch. Hydrobiol.*, 1977, v. 79, p. 506-532.

Wallace R.R., Hynes H.B.N. The catastrophic drift of stream insects after treatment with methoxychlor (1,1,1-trichloro-2, 2-bis (p-methoxy-phenyl) ethane) // *Environ. Pollut.*, 1975, v. 8, N 4, p. 259-268.

Walton O.E. Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column // *Hydrobiologia*, 1980, v. 74, N 2, p. 129-139.

Ward G.M., Cummins K.W. Effects of food quality on growth of stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae) // *Ecology*, 1979, v. 60, p. 57-64.

Ward J.V., Stanford J.A. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor, Michigan: Ann Arbor Science Publishers, 1983, p. 29-42.

Waters T.F. Standing crop and drift of stream bottom organisms // *Ecology*, 1961, v. 42, p. 532-537.

Waters T.F. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates // *Ecology*, 1962, v. 43, p. 316-320.

Waters T.F. Interpretation of invertebrate drift in streams // *Ecology*, 1965, v. 46, p. 327-334.

Waters T.F. Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate // *Ecology*, 1966, v. 47, p. 595-604.

Waters T.F. Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate // *Ecology*, 1968, v. 49, p. 152-153.

Waters T.F. The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates // *Amer. Natur.*, 1969, v. 103, p. 173-185.

Waters T.F. The drift of stream insects // *Ann. Rev. Entomol.* 1972. v. 17, p. 253-272.

Waters T.F. Secondary production in inland waters // *Adv. Ecol. Res.*, 1977, v. 10, p. 91-164.

Waters T.F., Crawford G.W. Annual production of a stream mayfly population: a comparison of methods // *Limnol. and Oceanogr.*, 1973, v. 18, p. 289-296.

Waters T.F., Hokenstrom J.C. Annual production and drift of the stream amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota // *Limnol. and Oceanogr.*, 1980, v. 25, p. 700-710.

Whitton B.A. Biology of *Cladophora* in freshwaters // *Water Res.*, 1970, v. 4, N 7.

Wiggins G.B., Mackay R.J. Some relationships between systematics and trophic ecology in Nearctic aquatic insects, with special reference to Trichoptera // *Ecology*, 1978, v. 59, p. 1211-1220.

Williams D. Emergence pathways of adult insects in the upper reaches of a stream // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1982, v. 67, N 2, p. 223-234.

Williams D. Temporal patterns in recolonization of stream benthos // *Arch. Hydrobiol.*, 1980, v. 90, N 1, p. 56-74.

Williams D., Hynes H.B.N. The recolonization mechanisms of stream benthos // *Oikos*, 1976, v. 27, p. 265-272.

Wojtalik T.A., Waters T.F. Some effects of heated water on the drift of two species of stream invertebrates // *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, v. 99, p. 782-788.

Zelinka M. Differences in the production of mayfly larvae in partial habitats of a barbel stream // *Arch. Hydrobiol.*, 1980, v. 90, p. 284-297.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Общая характеристика рек.....	6
Основные группы речных организмов.....	9
Основные этапы и направления в изучении речных экосистем.....	11
ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ РЕК.....	16
ГЛАВА 2. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ.....	25
Методы сбора и количественного учета речных бентосных животных.....	27
Количественный учет вылета имаго водных насекомых.....	31
Оценка дрефта, перемещений против течения и миграционной активности бентосных организмов.....	33
Оценка дистанции и времени дрефта эконотона и сестона.....	36
ГЛАВА 3. ПРОДУКЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ.....	40
Первичная продукция.....	41
Распределение, численность и биомасса беспозвоночных животных в исследованных реках.....	47
Основные закономерности роста животных макробентоса.....	62
Зольность, калорийность и соотношение сухой и сырой массы тела гидробионтов.....	71
Продукция популяций беспозвоночных животных и их биоценозов.....	76
Сообщества рыб и рыбопродукция.....	83
Заключение.....	88
ГЛАВА 4. ДРИФТ ГИДРОБИОНТОВ.....	90
Видовая и размерная структура реонотона.....	90
Суточная динамика дрефта.....	94
Основные параметры дрефта.....	108
Связь дрефта гидробионтов с плотностью их поселения.....	114
Связь между продукцией и дрефтом донных организмов.....	118
Классификация дрефта.....	126
Заключение.....	130
ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ.....	132
Влияние наводнений.....	132
Меженный период и засуха.....	144
Особенности функционирования речного сообщества в зимних условиях.....	153
Заключение.....	158

ГЛАВА 6. КОНЦЕПЦИЯ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ	161
Проблема целостности речных экосистем.....	161
Существующие концепции функционирования речных экосистем и их синтез	167
ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ.....	174
ЛИТЕРАТУРА.....	180

CONTENT

INTRODUCTION	5
General description of rivers.....	6
Major groups of river organisms	9
Main stages and principal trends in the stream ecosystem researches	11
CHAPTER 1. PHYSICAL AND GEOGRAPHICAL CHARACTERISTICS OF THE FAR-EASTERN RIVERS.....	16
CHAPTER 2. MATERIAL AND METHODS	25
Methods of sampling and quantitative examination of river benthic animals	27
Quantitative examination of the emergence pattern of water insect imagoes.....	31
Estimation of the drift, upstream shift and migratory activity of benthic animals	33
Estimation of the distance and duration of the drift for econosyrton and seston	36
CHAPTER 3. HYDROBIONT PRODUCTION.....	40
Primary production	41
Distribution, population density and biomass of the invertebrates in the sampled rivers	47
Major patterns of the growth of macrobenthic animals.....	62
Ash content, calorific value and dry to wet body weight ratio for hydrobionts	71
Production of invertebrate populations and biocenoses	76
Fish communities and fish production	83
Conclusion	88
CHAPTER 4. HYDROBIONT DRIFT.....	90
Specific and size structure of rheosirton	90
Dynamics of the daily drift	94
Major drift parameters	108
Relations of the drift of hydrobionts to their population density.....	114
Relations of the production of bottom organisms to their drift.....	118
Classification of the drift types	126
Conclusion	130
CHAPTER 5. FUNCTIONING OF RIVER COMMUNITIES UNDER THE EXTREME ENVIRONMENTAL CONDITIONS.....	132
Effect of floods.....	132
Low water period and draught	144
Peculiarities of the river community functioning under the winter conditions.....	153
Conclusion	158

CHAPTER 6. CONCEPT OF FUNCTIONING OF THE RIVER ECOSYSTEMS.....	161
The problem of the integrity in river ecosystems	161
The concepts of the functioning of the river ecosystems available today and their synthesis.....	167
GENERAL CONCLUSIONS.....	177
REFERENCES	180

Виктор Всеволодович БОГАТОВ
ЭКОЛОГИЯ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Утверждено к печати Ученым советом
Биолого-почвенного института ДВО РАН
Сводный темплан издательства «Дальнаука» 1994г.
(Монографии).

Издание поддержано Международным научным фондом

Художник Р.К. Стукалова
Технический редактор Г.Н. Игнатьева
Редактор электронной верстки А.А. Новиков
Корректор В.Н. Сулимина

Лицензия ЛРН№040118 от 15.10.91. Подписано к печати 10.11.94.
Формат 60х84/16. Печать офсетная. Усл.печ.л. 12.79. Уч.-изд.л. 12.98.
Тираж 500 экз. Заказ 161.

Отпечатано в типографии издательства «Дальнаука» ДВО РАН
690041, Владивосток, ул. Радио, 7