

**ОСОБЕННОСТИ МИКРОРАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПРОДУКЦИЯ
ПОПУЛЯЦИЙ ЛИЧИНОК ТРЕХ ВИДОВ СЕТЕПЛЕТУЩИХ
РУЧЕЙНИКОВ НА УЧАСТКЕ ПЛЕС-ПЕРЕКАТ МЕТАРИТРАЛИ
Р. КЕДРОВАЯ В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД**

С.Л. Кочарина

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Вопрос о влиянии факторов среды на распределение бентических организмов интересуют водных экологов на протяжении столетия (Adams, 1901). Сетеплетущие ручейники привлекают внимание исследователей вследствие своей экологической важности и повсеместного распространения. В настоящее время накопился большой объем информации по пищевой экологии, жизненным циклам, продукции и местам обитания для многих видов. Однако, несмотря на то что все эти исследования намного расширили понимание значения сетеплетущих ручейников в экосистемах водотоков, некоторые существенные вопросы, касающиеся факторов, сдерживающих распределение видов, все еще остаются не до конца выясненными.

Все многообразие факторов, влияющих на микрораспределение донных организмов, можно разделить на три группы: физические, химические, биотические. К наиболее важным физическим факторам среды обычно относят скорость течения, температуру, освещение, состав и характер грунта, глубину водотока. Среди химических выделяют концентрацию кислорода в воде и щелочность. Из биотических следует отметить внутри- и межвидовые отношения, наличие пищи и ее распределение, выбор места кладки яиц.

Взаимоотношения между средой и организмом могут быть очень сложными, но, как выяснилось, не все возможные факторы среды одинаково важны в каждой данной ситуации или для отдельного вида. Изучая конкретную ситуацию, можно с определенной долей уверенности выделить вероятные слабые звенья и сфокусировать свое внимание на тех условиях, которые могут оказаться критическими или лимитирующими на каких-то этапах его жизненного цикла. Таким образом, смысл анализа условий среды в том, чтобы путем наблюдения, анализа, эксперимента обнаружить «функционально важные» факторы и определить, как эти факторы влияют на особей, популяции и сообщества. Разумно выбрав нужный фактор из многих действующих, можно строить прогностические модели сложных ситуаций и довольно точно предсказать результат нарушений среды или планируемых ее изменений (Одум, 1986).

Среди всего количества факторов, по мнению многих исследователей, к основным для сетеплутущих ручейников следует отнести характер и размер частиц донного субстрата, скорость течения, распределение пищевого материала (Philipson, 1954; Cummins, 1964; Edington, 1965, 1968; Hynes, 1970; Alstad, 1982; Minshall, 1984; Gurtz, Wallace, 1986; Osborn, Herricks, 1987). Продолжительное время внимание исследователей было сфокусировано на особой важности детрита в речных экосистемах (Nelson, Scott, 1962; Cummins, 1973; Fisher, Likens, 1973; Hynes, 1975; Anderson, Sedell, 1979; и др.). Однако более поздними работами некоторые исследователи показали, что состав и распределение пищевого материала являются менее важными, чем другие факторы, в частности скорость течения водотока (Hawkins et al., 1982). Мак-Интайе (McIntire, 1966, 1968) также показал, что и продукция, и биомасса сообщества перифитона были наивысшими там, где скорость течения была наибольшей. Наивысшая доступность перифитонного источника пищи при увеличении скорости течения может частично объяснять тенденцию к наибольшей концентрации беспозвоночных в местах с высокой скоростью течения. Однако при изучении лотических систем скорость течения обычно связывают с характером и размером субстрата. Выделяют два основных типа речных местообитаний на основе размера субстрата и скорости течения (Cummins, 1964):

- 1) перекат, или быстрая вода, булыжниковая или гравийная донная поверхность;
- 2) плес, или медленная вода, осадочный субстрат (ил и песок).

Многие исследования по речной фауне верхнего и среднего участков реки показали, что комбинация плес–перекат является структурной единицей обитания для беспозвоночных (Kawanabe et al., 1956; Mizune, Gose, 1972; Kani, 1981; Rabeni, Jakobson, 1993). Большинство речных организмов нуждаются во множестве различных биотопов на протяжении своего жизненного цикла, так как их требования к факторам внешней среды меняются от возраста к возрасту (Takemon, 1997).

В задачи настоящего исследования входили изучение микрораспределения личинок сетеплутущих ручейников в зависимости от скорости течения, глубины водотока, температуры и количества органического вещества на участке плес–перекат в весенне-летний период 1993 г. и определение их продукции на исследуемом участке. Объектом для изучения послужили 3 вида ручейников: *Stenopsyche marmorata* Navas (сем. Stenopsychidae), *Arctopsyche palpata* Mart. (сем. Arctopsychidae), *Hydropsyche orientalis* Mart. (сем. Hydropsychidae).

Область исследования

Сбор материала для изучения поставленных задач был проведен на р. Кедровая – малой лососевой реке предгорного типа. Длина р. Кедровая равна 28 км, большая часть реки (18 км) протекает по территории заповедника «Кедровая Падь» и, следовательно, представляет собой неподверженный влиянию человека участок природы. В верхнем и среднем течении грунт реки примерно на 90% состоит из камней и гальки различных размеров; гравий и песок встречаются лишь на небольших участках. Более подробное описание р. Кедровая и ее притоков даны в работах В.Я. Леванидова (1977) и И.М. Леванидовой с соавторами (1977).

По термическому режиму, согласно классификации В.Я. Леванидова, р. Кедровая относится к типу умереннохолодных водоемов, подтипу предгорные речки (Леванидов, 1965).

Средние за период взятия проб температуры на перекате и плесе приведены ниже:

Место	Дата, °С								
	24.04	9.05	24.05	10.06	26.06	18.07	3.08	23.08	9.09
Перекат	3,9	7,2	11,1	10,0	11,2	12,1	11,9	11,8	14,0
Плес	4,3	11,2	14,1	12,1	11,4	13,7	12,4	13,4	14,0

Максимальная суточная температура отмечена 18 июля 1993 г. и достигала $14,4^{\circ}\text{C}$, минимальная – 24 апреля и равнялась $3,8^{\circ}\text{C}$. Средняя температура воды в весенне-летний период на перекате равна $10,3^{\circ}\text{C}$, а на плесе – $11,8^{\circ}\text{C}$. Максимальные суточные колебания температуры отмечены 9 мая – и составляли $5,0\text{--}11,3^{\circ}\text{C}$ (в среднем $6,3^{\circ}\text{C}$).

Материал и методика

Количественные пробы зообентоса на участке плес–перекат р. Кедровая были взяты в период с 24 апреля 1993 г. по 24 июля 1994 г. Из-за большого объема материала в настоящем исследовании мы ограничились данными, полученными при анализе количественного материала, собранного в весенне-летний период: весна – 24 апреля–10 июня и лето – 26 июня–9 сентября 1993 г.

Пробы бентоса взяты на небольшом отрезке реки (около 60 м), включающим в себя перекат и плес. В своем исследовании мы использовали метод картирования, который апробирован ранее японскими исследователями (Takemon, Tanida, 1993; Takemon, 1993a, b, 1997). Изучаемый отрезок реки был поделен на прямоугольники размером 2 м на 1 м. Перед каждым взятием проб были измерены температура воды, освещение, скорость течения, глубина водотока, а также определен характер грунта.

Образцы зообентоса были взяты бентометром площадью $0,075\text{ м}^2$, который представляет собой несколько модифицированный бентометр В.Я. Леванидова (1976). В каждой последующей серии мы старались брать пробы в других прямоугольниках, нежели в предыдущей. Всего отобрано за исследованный период 247 количественных проб.

При расчете продукции учитывали тот факт, что исследуемый участок реки разделен нами условно на 2 единицы: перекат и плес. Граница перехода от переката к плесу довольно отчетливая и соответствовала 16-й линии на картах-схемах (рис. 1).

Результаты

Влияние факторов среды

Температура внешней среды представляет собой один из наиболее важных факторов, в значительной степени влияющих на скорость протекания основных жизненных процессов у животных, в том числе и водных. Она является лимитирующим фактором, определяющим границы жизни и скорость функционирования пойкилотермных животных. Ручейники, как известно, обитают в определенных температурных границах и изменение температуры среды обитания влияет на интенсивность их роста и обмена. В р. Кедровая (особенно в весеннее и осеннее время) суточные колебания температуры воды составляют $3\text{--}5^{\circ}\text{C}$, а иногда и больше. По всей вероятности, пойкилотермные животные, обитающие в биотопах со значительными суточными колебаниями температуры, должны были выработать физиологические механизмы, обеспечивающие быструю акклимацию к температуре (Винберг, 1983). У таких животных проявление температурного стресса выражено менее, чем у животных, обитающих при относительно стабильных температурах (Голубков, Тиунова, 1988). В наших более ранних работах показано, что ручейники также обладают хорошей способностью быстрой акклимации к температуре (Голубков, Кочарина, 1988). Значение коэффициентов Q_{10} для личинок *S. marmorata* равны 2,28, а для *A. palpata* – 1,97. В настоящей работе мы использовали значения этих коэффициентов для корректировки данных по продукции в различные сезоны.

Температура также оказывает влияние на динамику численности популяций, продолжительность их жизненных циклов и число генераций в году. Как показали наши предыдущие исследования, все изученные виды в р. Кедровая имеют унивольтинный жизненный цикл с переннирующим типом развития (Кочарина, 1990). Средняя температура за весенне-летний сезон 1993 г. (на перекате она равна $10,4^{\circ}\text{C}$, на плесе – $11,8^{\circ}\text{C}$) была несколько выше таковой 1979 г. ($9,8^{\circ}\text{C}$). Тем не менее анализ динамики возрастного состава показал, что наличие и смена возрастов весенне-летнего сезона 1993 г. полностью совпадают с аналогичными весенне-летнего сезона 1979 г.

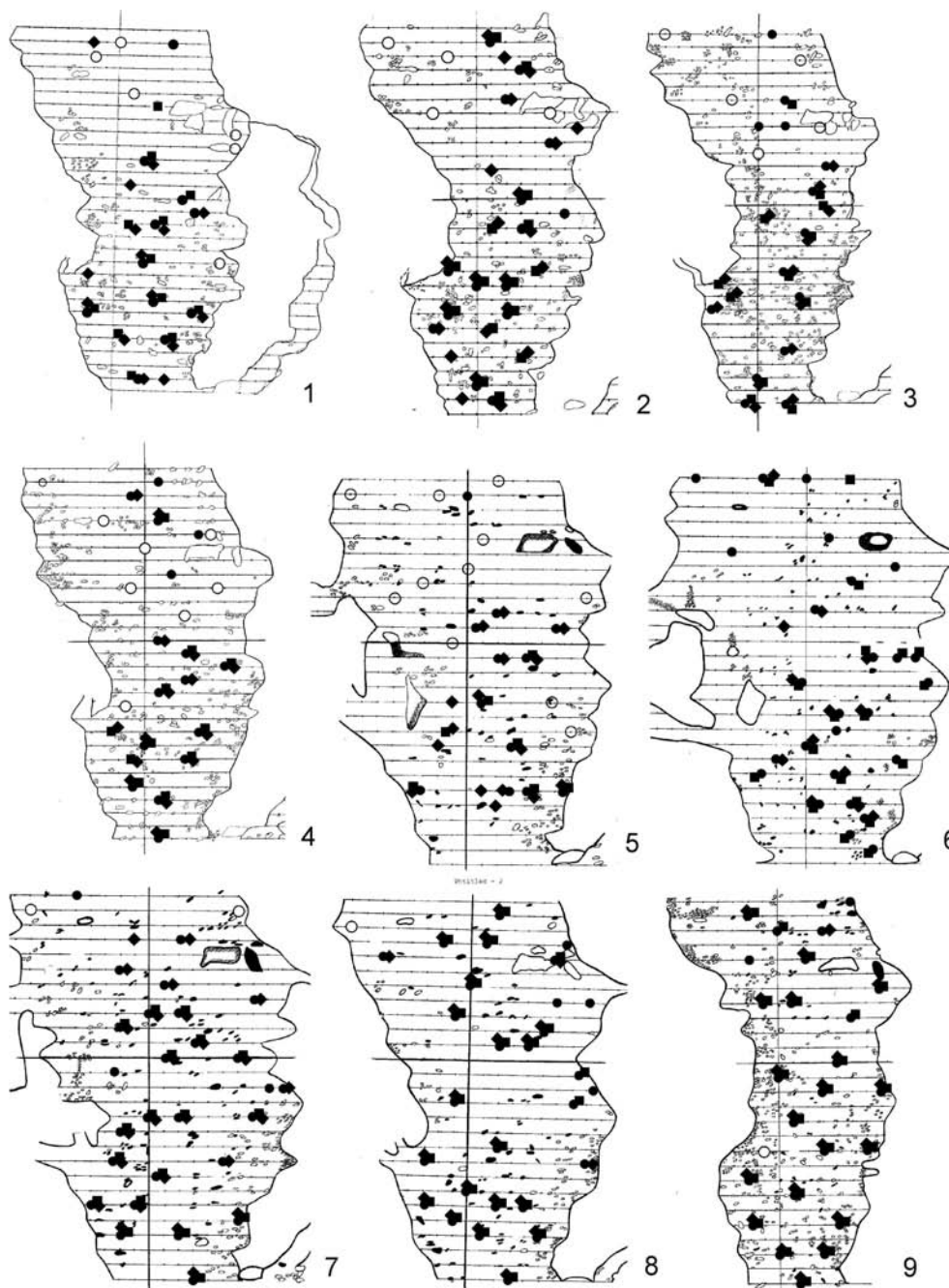


Рис. 1. Микрораспределение водных стадий сетеплетущих ручейников на участке «плес-перекат» метаритрали р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г. 1 – 24 апреля, 2 – 9 мая, 3 – 24 мая, 4 – 10 июня, 5 – 26 июня, 6 – 18 июля, 7 – 3 августа, 8 – 23 августа, 9 – 9 сентября

Скорость течения. В процессе эволюции у животных водотоков сформировалось большое количество морфологических адаптаций, которые помогают животным удерживаться на течении, такие как обтекаемая форма тела, различные приспособления для прикрепления к субстрату и т. п. У личинок сетеплетущих ручейников такими приспособлениями, выработанными в процессе эволюции, являются размер ячеи ловчей сети и их прочность.

Несомненное значение скорости течения для сетеплещущих ручейников состоит в том, что оно несет для них питательные вещества и кислород. В задачу наших исследований входило определение оптимальных скоростей течения, на которых изучаемые виды предпочитают строить свои ловчие сети для того, чтобы эффективнее использовать питательный материал, попадающий в них.

Личинки всех возрастов *S. marmorata* почти не заселяли места, где отсутствовало течение или было небольшим. Наибольшее количество личинок I и II возраста этого вида (14,4% и 4,8% соответственно) обнаружено на скорости течения 0,4–0,6 м/с. С увеличением скорости до 1,0 м/с относительное количество личинок этих возрастов постепенно падало, но снова возрастало (до 12,0% и 2,9% соответственно), когда скорость течения превысила 1,0 м/с. Относительное количество личинок III–V возрастов во всем интервале скоростей течения варьировало в меньшей степени (от 0 до 2,9%), а при увеличении скорости более 1,0 м/с их практически не обнаружено.

Что касается личинок *A. palpata*, то относительное количество личинок I возраста постепенно увеличивалось по мере возрастания скорости течения (от 2,4% при отсутствии скорости течения до 12,0% при скорости более 1,0 м/с). Количество личинок II возраста этого вида было, наоборот, наиболее высоким при отсутствии течения (5,9%). Личинки III–V возрастов были наиболее обильными в интервале скорости течения от 0,4 до 0,8 м/с.

Относительное количество личинок I–II возрастов *H. orientalis* при отсутствии течения было достаточно высоким (4,9 и 8,4% соответственно). Однако при скорости течения 0,2 м/с количество личинок этих возрастов снизилось до 2,8% (I возраст) и 3,7% (II возраст). При скорости течения 0,4 м/с количество личинок I–II возрастов снова возрастает до 7,4 и 9,9%, соответственно, а затем по мере увеличения скорости течения их количество постепенно уменьшается до 0,6% (I возраст) и до 2,2% (II возраст). Относительное количество личинок III и IV возрастов было наибольшим при скорости течения 0,4 м/с (6,2 и 4,3% соответственно), а личинки V возраста этого вида в большом количестве были обнаружены при скорости течения 0,8 и более 1,0 м/с (2,9 и 2,8% соответственно).

Таким образом, строгой приуроченности отдельных видов к какому-то определенному интервалу скоростей течения нами не обнаружено. Рис. 2 показывает высокую степень перекрытия скоростей течения в областях микрообитания исследованных видов. На наш взгляд, наиболее предпочитаемая скорость течения для всех видов находилась в пределах от 0,2 до 0,8 м/с. Почти 70% личинок *S. marmorata*, 57% личинок *A. palpata* и более 67% личинок *H. orientalis* встречено в этом интервале скоростей течения. Для всех видов характерно, что личинки V возраста присутствуют на всех скоростях в минимальных количествах, что объясняется, скорее всего, динамикой возрастного состава и жизненными циклами изученных видов: в весенне-летний период почти полностью из популяции исчезают личинки старших возрастов, которые либо окуклились, либо вылетели, а в сообществе идет массовое отрождение молодежи. Интересно отметить, что количество личинок I и II возрастов *S. marmorata* и *A. palpata* на скорости течения более 1,0 м/с, по непонятным пока причинам, возрастает почти в 2 раза по сравнению с их количеством на скорости течения, равной 1,0 м/с.

Глубина водотока. Наибольшее относительное количество личинок I возраста *S. marmorata* было обнаружено на глубине 20–40 см (около 46% всех личинок). Количество личинок II возраста в интервале глубин от 20 до 50 см изменялось в небольших пределах (от 2,8 до 4,2%). Личинки III–V возрастов в наибольшем количестве найдены на глубине 30 см, после которой их относительное обилие уменьшалось.

Количество личинок I возраста *A. palpata* постепенно увеличивалось с увеличением глубины. Максимальное их количество отмечено на глубине 40 см (12,5%). Затем на глубине 50 см их количество снижается до 5,3%. Количество личинок II–V возрастов постепенно увеличивалось до глубины 30 см (около 27% всех личинок), после которой отмечалось значительное падение относительной численности личинок этих возрастов на глубине 40 см (8,3% всех личинок).

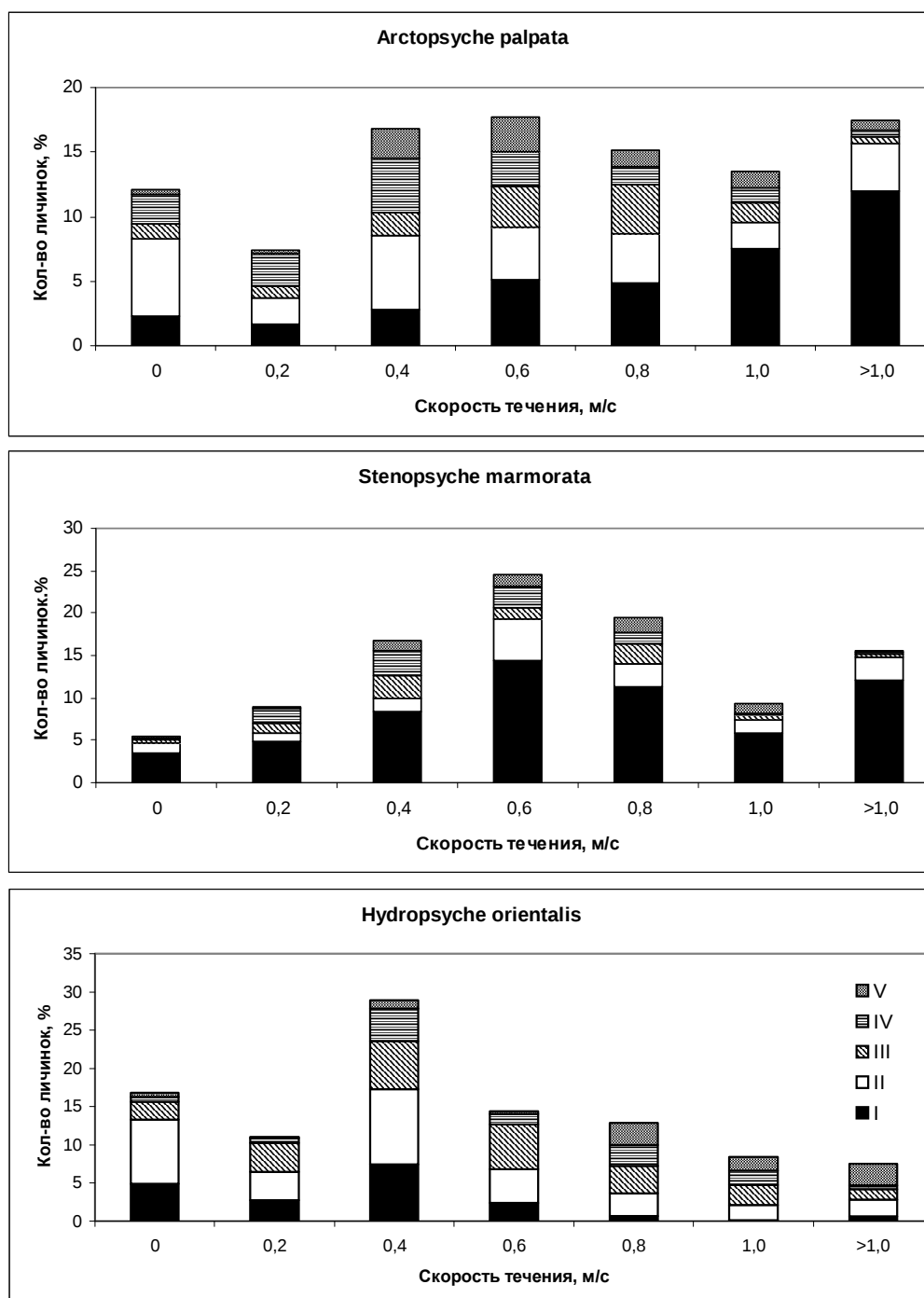


Рис. 2. Микрораспределение личинок сетеплетущих ручейников в зависимости от скорости течения на участке плес-перекат метаритрали р. Кедровая. I–V – возраст личинок

Личинки I возраста *H. orientalis* предпочитали заселять местообитания на глубине от 20 до 30 см (5,2 и 5,9% соответственно). Интересно отметить, что на глубине 40 см их относительное количество было наименьшим (0,6%), в то время как относительное количество личинок этого возраста для *S. marmorata* и *A. palpata* на этой глубине было

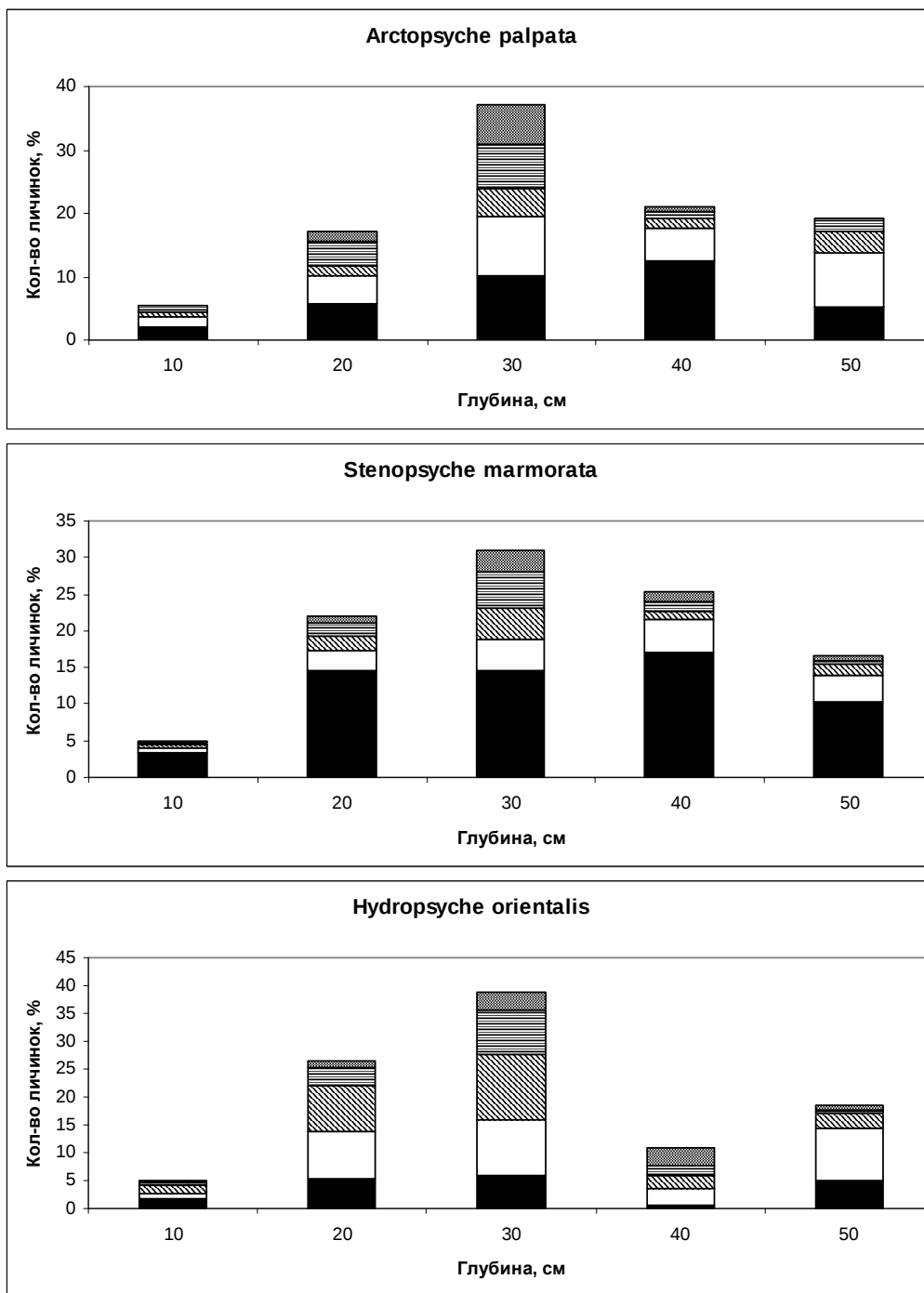


Рис. 3. Микрораспределение личинок сетеплутущих ручейников в зависимости от глубины водотока на участке плес-перекат метаритрали р. Кедровая. Обозначения как на рис. 2

максимальным. Личинки II возраста этого вида выбирали для заселения биотопы на глубине от 20 до 30 см (8,8 и 10,1% соответственно). Относительное количество личинок III–V возрастов постепенно увеличивалось до глубины 30 см, на которой их численность была наивысшей (около 23% всех личинок). На глубине 40 см их количество уменьшалось до 7,4%.

При анализе общих гистограмм микрораспределения личинок сетеплетущих ручейников от глубины водотока оказалось, что все 3 вида предпочитают заселять биотопы с оптимальной глубиной 30 см. Более 30% личинок *S. marmorata* и почти 40% личинок *A. palpata* и *H. orientalis* были встречены на этой глубине (рис. 3).

Количество органического вещества. Все сетеплетущие ручейники по способу питания относятся к фильтраторам, т. е. организмам, которые имеют те или иные приспособления для извлечения частиц органического вещества из воды. Захватывая взвешенные частицы из толщи воды, они создают энергетическую базу для других трофических уровней и тем самым препятствуют выносу энергии и питательных веществ из речного потока.

В эволюции сетеплетущих личинок прослеживается тенденция к усложнению структуры ротового аппарата и уменьшению размеров ловчей сети. Выяснено, что виды ручейников-фильтраторов с более крупной ячеей ловчей сети (например, личинки *Arctopsyche*) селятся в водотоках выше по течению, нежели виды с менее крупной ячеей (личинки *Hydropsyche*) (Wallace, 1975; Wallace, Merritt, 1980; Schroder, 1988).

Результаты промеров ячеей ловчей сети показали, что действительно личинки *A. palpata* имеют большие размеры ячеей, чем таковые *H. orientalis*, но тем не менее личинки обоих видов заселяют одни и те же местообитания на плесе и перекате (Kocharina, 1997). Исследования качественного состава пищи личинок показали, что они являются преимущественно всеядными. Представители этих родов занимают все трофические уровни от детритоядных до хищников и их пищевая позиция зависит от типа суспензионного материала и размеров его частиц. Обычно органическое вещество по размерам частиц подразделяют на 3 основные группы: 1) грубая фракция (>1 мм; СРОМ); 2) тонкая фракция (50 мкм–1 мм; FРОМ); 3) очень тонкая фракция (45–50 мкм; VFРОМ) (Hawkins et al., 1982).

Анализ зависимости количества личинок от количества СРОМ (g, DM) показал, что личинки всех видов стараются не заселять те биотопы, где грубое органическое вещество находится в больших количествах. Более 45% личинок заселяли биотопы с наименьшим количеством СРОМ. По мере его увеличения количество личинок уменьшается, т. е. очевидна обратная зависимость (рис. 4). Аналогичная зависимость относительного обилия беспозвоночных-фильтраторов от количества органического вещества на системном уровне получена американскими исследователями в р. Jacks Fork (штат Миссури, США) (Doisy, Rabeni, 2001). Таким образом, личинки избегают заселять местообитания, где течением переносится грубое органическое вещество в количестве 1,2 г сухого вещества/проба (или около 50 г сухого вещества/м²) для *A. palpata* и *H. orientalis*. Личинки *S. marmorata* почти не встречены в биотопах, где эта величина достигает 1,6 г сухого вещества/проба (64 г сухого вещества/м²).

Продукция популяций личинок

Ранее было отмечено, что все три исследуемых вида имеют одногодичный жизненный цикл. У изученных видов период вылета имаго, а следовательно, и период размножения растянуты. В связи с этим популяции практически пополняются особями новых когорт. В популяциях такого типа в отдельные периоды одновременно присутствуют особи всех возрастов и выделить когорты довольно сложно. Для этих популяций наиболее широкое применение при определении продукции нашел метод расчета, который учитывает скорость роста особей отдельных возрастных групп, динамику численности и возрастного состава (Иванова, Умнов, 1979; Иванова, 1985).

В популяции личинок *S. marmorata* мы выделили 42 размерные группы с интервалом 1,0 мм, для личинок *A. palpata* и *H. orientalis* – 46 и 29 размерных групп с интервалом 0,5 мм. Абсолютную скорость роста каждой размерной группы определяли при помощи уравнений, полученных ранее (Kocharina, 1989).

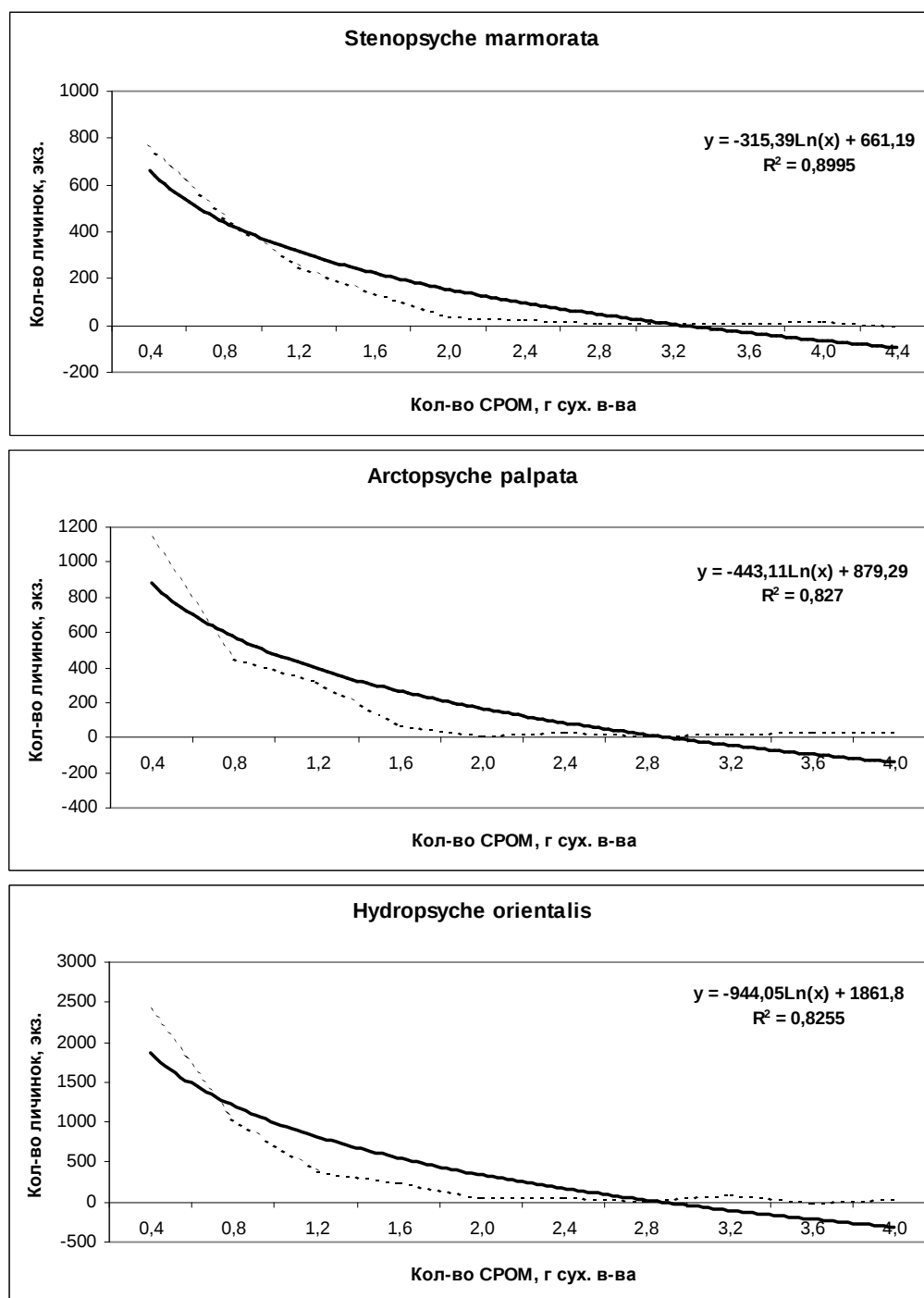


Рис. 4. Микрораспределение личинок сетеплетущих ручейников в зависимости от количества органического вещества на участке плес–перекат метаритрали р. Кедровая. Пунктир – эмпирические данные, сплошная линия – теоретическая кривая зависимости

Величины количества продукции популяций личинок исследованных видов в весенний и летний периоды 1993 г. приведены в таблице.

За исследованный период из всех изученных наиболее продуктивной на перекате оказалась популяция *A. palpata*. В весенний период ее продукция была более высокой (31,1 кДж/м²) по сравнению с таковой в летний период (22,68 кДж/м²). На плесе, наоборот, продукция в летний период превышала таковую весной (8,87 и 1,23 кДж/м², соответственно). Продукция *H. orientalis* на перекате была также довольно высокой и в весенний, и в летний периоды. В летний период продукция этого вида на плесе превышала аналогичный показатель в весенний период в 62 раза. Наименее продуктивной в весенне-летний сезон была популяция личинок *S. marmorata*. Величины продукции на перекате в весенний и летний периоды различались незначительно (5,0 и 6,13 кДж/м², соответственно). Однако на плесе количество продуцированного вещества в летний период в несколько раз превышало продукцию в весенний.

Средние показатели биомассы (кДж/м²) и продукции (кДж/м²) на перекате и плесе в весенний и летний периоды 1993 г. для популяций личинок 3 видов сетеплетущих ручейников

Показатель	Весна		Лето		Средние за сезон	
	Перекат	Плес	Перекат	Плес	Перекат	Плес
<i>Stenopsyche marmorata</i>						
P	5,0	2,64	6,13	8,69	11,13	11,33
B	2,64	6,49	1,30	6,75	1,80	6,65
P/B	1,9	0,4	4,7	1,3	6,2	1,7
<i>Arctopsyche palpata</i>						
P	31,1	1,23	22,68	8,87	53,78	10,10
B	24,03	0,86	5,62	2,13	12,52	1,89
P/B	1,3	1,4	4,0	4,2	4,3	5,4
<i>Hydropsyche orientalis</i>						
P	12,41	0,16	15,96	9,97	28,37	10,13
B	4,54	0,26	2,95	0,57	3,55	0,45
P/B	2,7	0,6	5,4	17	8,0	22,4

В целом динамика продуцированного вещества личинками изученных видов имеет сходный со средней биомассой характер сезонных изменений (рис. 5, 6).

Поскольку личинки исследованных видов различаются по массе и продолжительности роста, важное значение приобретает выбор подходящего сравнительного показателя, характеризующего скорость роста. Важнейшей характеристикой, при помощи которой можно сравнивать продукционные способности популяций, является коэффициент P/B (соотношение общего прироста органического вещества за длительный период к средней за тот же период биомассе популяции).

Значения P/B в изученных популяциях изменялись в течение весенне-летнего сезона в зависимости от возрастной структуры. В целом значения P/B для личинок исследованных видов были больше в летний период, нежели в весенний (см. таблицу). По мнению Е.В. Балускиной (1987), величина P/B будет тем больше, чем выше смертность у личинок старшего возраста в связи с выеданием крупных личинок хищными животными. Это положение полностью соответствует нашим результатам, поскольку в весенний период во всех популяциях в основном присутствуют личинки старших возрастов, а летний период характеризуется появлением большого количества личинок младших возрастов новой генерации. Наиболее высоким значение P/B было у личинок *H. orientalis*. Причем на плесе оно достигало 17, когда в популяции присутствовали личинки всех возрастов, но личинки I–III возрастов составляли около 96% от всего количества личинок. Существенно и то, что в популяциях более мелких по размерам животных, подверженных в большей степени воздействиям внешней среды, величины удельных потоков энергии выше, чем в популяциях более крупных гидробионтов (Алимов, 1988).

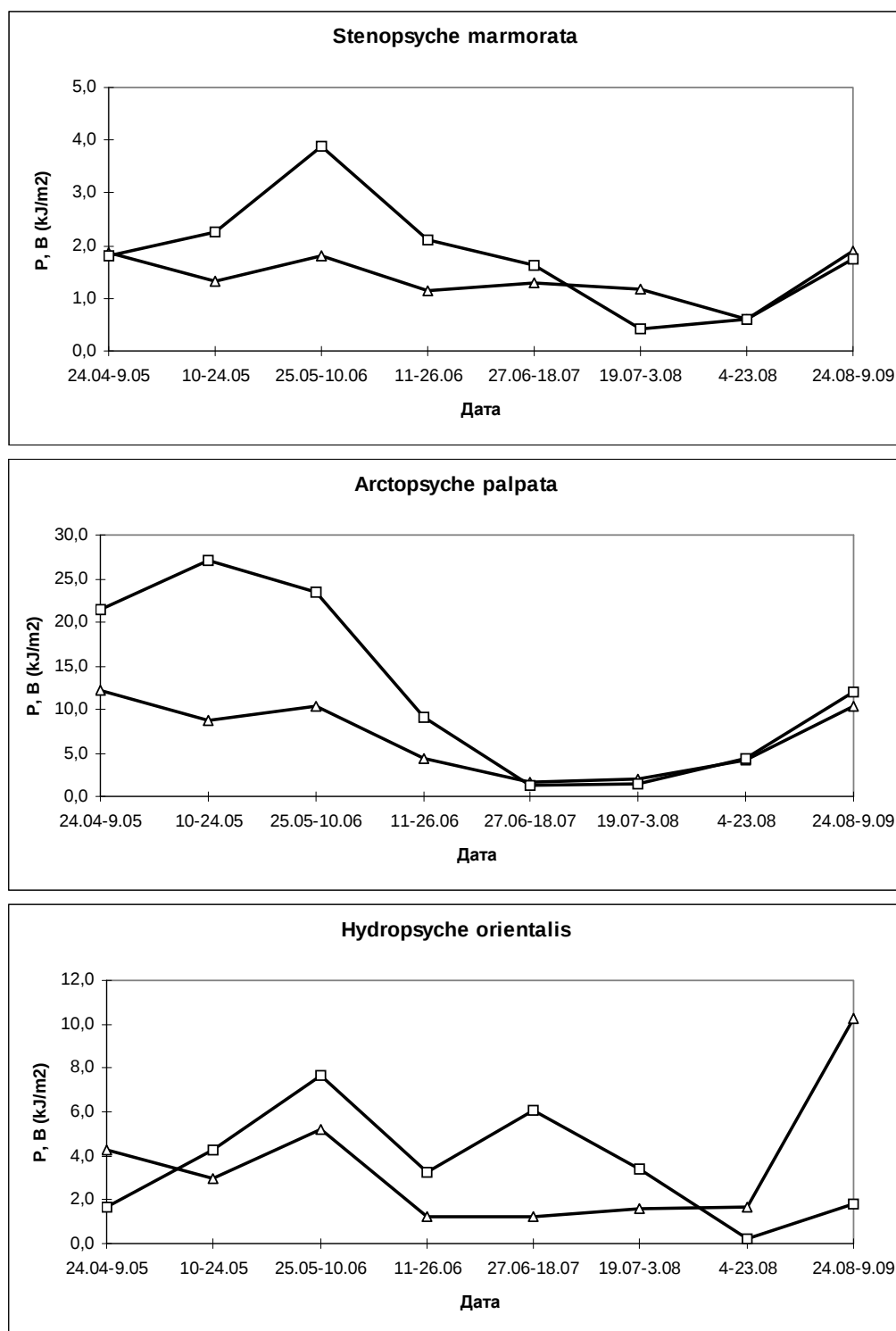


Рис. 5. Динамика биомассы (B) и продукции (P) популяций личинок 3 видов сетеплетущих ручейников на участке «перекат» метаритрали р. Кедровая. Квадрат – биомасса, треугольник – продукция

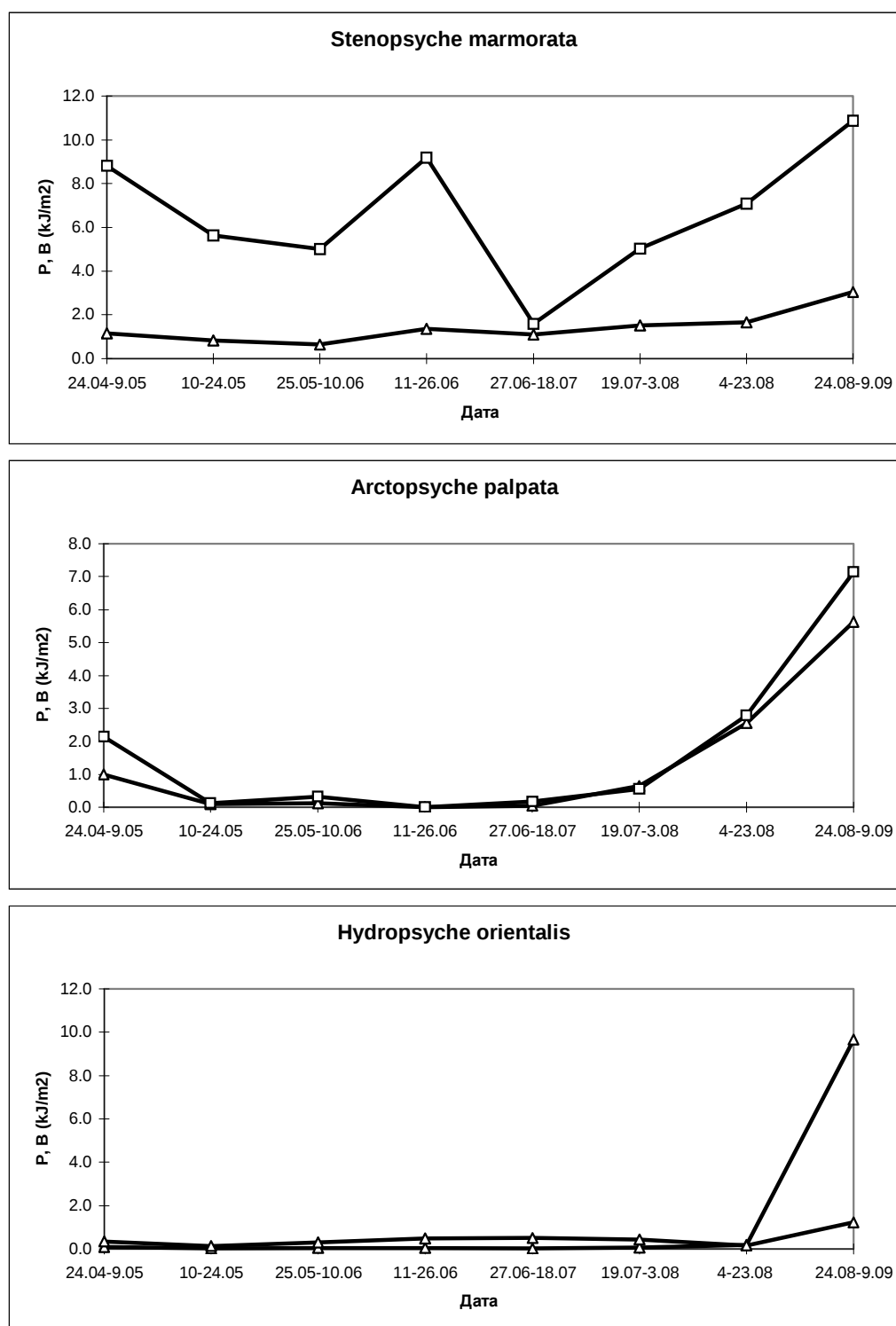


Рис. 6. Динамика биомассы и продукции популяций личинок 3 видов сетеплетущих ручейников на участке «плес» метаритарли р. Кедровая. Обозначения как на рис. 5

Коэффициент отношения продукции на перекате к продукции на плесе для *A. palpata* был равен 5,32, *S. marmorata* – 1,0 и *H. orientalis* – 2,8.

По всей вероятности, по величине отношения продукции переката к продукции плеса можно судить о степени равномерности распределения видов на изучаемом отрезке реки. Ручейник *S. marmorata* заселял и перекат, и плес в равной степени одинаково в исследуемый период. Личинки ручейника *H. orientalis* отдают незначительное предпочтение местообитаниям на перекате, в то время как личинки *A. palpata* в большей степени предпочитали заселять перекат и в отдельные сезоны вообще не были встречены на плесе.

Обсуждение

В настоящей работе изложены предварительные результаты исследования по распределению личинок сетеплетущих ручейников на участке плес–перекат метаритрали р. Кедровая и влиянию некоторых факторов среды на выбор их местообитания. Трудности при исследовании взаимосвязи между компонентами экосистемы вызваны тем, что многочисленные факторы среды действуют на компоненты не порознь, а совместно, и воздействуют не только напрямую, но и косвенно. Здесь мы рассматривали каждый фактор в отдельности независимо от других. Понимая всю искусственность нашего выделения, мы посчитали возможным выделить несколько основных положений, касающихся распределения личинок 3 видов сетеплетущих ручейников на изученном отрезке реки.

1. Личинки изученных видов обитают в биотопах со значительными суточными колебаниями температуры (до 6° C). В результате такого воздействия температуры они выработали физиологические механизмы, помогающие им переносить различные температурные стрессы.

2. Динамика возрастного состава в популяциях личинок в весенне-летний период 1993 г. полностью совпадает с таковой 1979–1980 гг., и это подтверждает наши данные об унивольтинном жизненном цикле исследованных видов.

3. Не было обнаружено какого-либо предпочтения к скорости течения у отдельного вида. Личинки всех видов предпочитают заселять местообитания со скоростями течения от 0,2 до 0,8 м/с.

4. Несмотря на то что личинки исследованных видов занимают биотопы с широким интервалом глубин, наиболее предпочитаемая глубина для их заселения 30 см.

5. Личинки всех изученных видов избегают заселять места с большим количеством органического вещества.

6. На основании полученных величин количества продуцированного вещества популяциями личинок изученных видов можно предположить, что личинки *S. marmorata* в одинаковой степени заселяют и плес, и перекат. Личинки *H. orientalis* отдают незначительное предпочтение местообитаниям на перекате, в то время как личинки *A. palpata* в большей степени предпочитают заселять перекат.

Аналогичные работы по микрораспределению макробеспозвоночных были проведены японскими исследователями на реках Японии (Takemon, Tanida, 1993; Takemon, 1997) и р. Кедровая (Takemon, 1993a). Благодаря этим исследованиям посредством метода картирования ими было выделено несколько типов мирообитаний внутри переката и плеса, каждое из которых соответствовало особенностям водотока. В этих работах отмечено, например, что личинки *S. marmorata* в своем распределении ограничены областью переката с более чем 20 сантиметровой глубиной и высокой скоростью течения. Эти данные в основном согласуются с результатами, полученными нами для личинок *S. marmorata*. Однако личинки этого вида в р. Кедровая, по нашим данным, не ограничиваются в своем распространении областью переката, в равной степени они заселяют и участки плеса.

Едингтон (Edington, 1968), рассматривая влияние скорости течения на распространение личинок сетеплетущих ручейников, разделяет их на виды, заселяющие местообитания с низкими скоростями течения (0–0,2 м/с), и виды, предпочитающие биотопы с высокими скоростями течения (0,15–1,0 м/с). Исследованные нами виды, по его класси-

фикации, следует отнести ко второй категории. При таких скоростях течения личинки сетеплетущих ручейников, по всей вероятности, получают необходимое количество кислорода для поддержания своей жизнедеятельности (Philipson, 1954), а их ловчие сети наиболее эффективно улавливают тонкий (FPOM) и очень тонкий (VFPOМ) суспензированный органический материал (Cummins, Klug, 1979; Benke, Wallace, 1980; Haefner, Wallace, 1981; Hauer, Stanford, 1986; Fuller et al., 1988).

Поскольку р. Кедровая относится к особой группе природных систем, в которых ведущую роль в регулировании выполняют экстремальные природные явления (Богатов, 1994), многие факторы среды могут оказаться лимитирующими. Пересыхание водотока, промерзание русла, многочисленные паводки могут существенно влиять как на структурно-функциональные характеристики природных сообществ в целом, так и на его отдельные компоненты. Мы исследовали влияние внешних факторов среды на распределение сетепледущих ручейников на участке плес–перекат, условно принимая, что все перечисленные выше положения характерны для них в условиях, далеких от экстремальных. Однако, учитывая то, что они способны занимать биотопы с широким интервалом скорости течения, глубины и температуры, можно предположить, что их жизненная стратегия может меняться с изменением условий внешней среды. Так, отмечено, что личинки *Hydropsyche* и *Arctopsyche* являются фильтраторами только в весенне-осенние месяцы (с марта по ноябрь) (Wallace et al., 1977; Wiggins, Mackay, 1978; Cummins, Klug, 1979; Williams, Hynes, 1973; Wallace, Marritt, 1980). С понижением температуры снижается их активность в построении ловчих сетей, и личинки переходят на хищный образ жизни (Petersen, 1960; Schumacher, 1970; Schroder, 1976; Fuller, Mackay, 1980a, b). Также было отмечено, что активность личинок в построении ловчих сетей увеличивается с возрастанием скорости течения (Edington, 1968).

В условиях постоянного воздействия экстремальных физических факторов важную роль в поддержании ее биологического разнообразия играет система естественных рефугиумов (Богатов, 1995), в которые беспозвоночные мигрируют при наступлении неблагоприятных условий (в периоды паводков – расщелины в скалах или относительно затишные участки русла, в период засухи – подрусловой поток или глубокие проточные ямы). По мнению В.В. Богатова (1995), в речной среде при возникновении экстремальных природных факторов образуется множество сигналов «тревоги», которые могут «включать» адаптационные механизмы управления популяциями, в первую очередь поведенческие. Такие поведенческие механизмы у многих популяций речных гидробионтов играют особую роль в их выживании, поскольку воздействие экстремальных факторов среды на речные системы происходит сравнительно часто и распределено во времени в основном случайным образом. По всей вероятности, личинки исследованных нами видов, благодаря адаптивным приспособлениям к существованию в биотопах с широким интервалом различных физических факторов, могут переживать неблагоприятные для них внешние факторы в таких убежищах и тем самым сохранять основные структурно-функциональные характеристики популяций.

В заключение хочу выразить свою искреннюю благодарность сотрудникам группы Продукционной гидробиологии за огромную помощь в разборе количественного материала, а также за ценные замечания, сделанные ими при прочтении настоящей статьи.

Литература

- Алимов А.Ф. Потоки энергии в популяциях и сообществах водных животных // Экологическая энергетика животных. Пушино, 1988. С. 8–10.
- Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 143).
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 210 с.
- Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.

- Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 1. С. 31–42.
- Голубков С.М., Кочарина С.Л. Зависимость интенсивности дыхания личинок двух видов ручейников от температуры воды // Информ. бюл. Ин-та внутр. вод. Л.: Наука, 1988. № 80. С. 57–60.
- Голубков С.М., Тиунова Т.М. Зависимость интенсивности потребления кислорода от температуры воды у трех видов личинок поденок // Экология. 1988. № 3. С. 82–84.
- Иванова М.Б., Умнов А.А. Способы определения продукции популяций водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 119–132.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 222 с.
- Кочарина С.Л. Функциональная экология ручейников малой лососевой реки юга Приморского края (на примере р. Кедровая): Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 25 с.
- Леванидов В.Я. Материалы к лимнологической характеристике текущих водоемов Дальнего Востока // Вопр. гидробиологии. М.: Наука, 1965. С. 251–252.
- 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, 1977. С. 126–158 (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР; Т. 45 (148)).
- Леванидова И.М., Леванидов В.Я., Макаренченко Е.А. Фауна водных беспозвоночных заповедника «Кедровая Падь» // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь». Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 3–43 (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР; Т. 45 (148)).
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Adams C.C. Basalveling and its faunal significance // Amer. Nat. 1901. V. 34. P. 839–852.
- Alstad D.N. Current speed and filtration rate link caddisfly phylogeny and distributional patterns on a stream gradient // Science. 1982. V. 216. P. 533–534.
- Anderson N.H., Sedell J.R. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems // Ann. Rev. Entomol. 1979. V. 24. P. 351–377.
- Benke A.C., Wallace J.B. Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a Southern Appalachian stream // Ecology. 1980. P. 108–118.
- Cummins K.W. Factors limiting the microdistribution of larvae of the caddisflies *Pycnopsyche lepida* (Hagen) and *Pycnopsyche gutifer* (Walker) in a Michigan stream // Ecol. Monogr. 1964. V. 34. P. 271–295.
- Cummins K.W. Trophic relationships of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. 1973. V. 18. P. 183–206.
- Cummins K.W., Klug M.J. Feeding ecology of stream invertebrates // Ann. Rev. Ecol. and Systemat. 1979. V. 10. P. 147–172.
- Doisy K.E., Rabeni C.F. Flow conditions, benthic food resources, and invertebrate community composition in a low-gradient stream in Missouri // J. N. Am. Benthol. Soc. 2001. V. 20. P. 17–32.
- Edington J.M. The effect of waterflow on populations of net-spinning Trichoptera // Mitt. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1965. V. 13. P. 40–48.
- Edington J.M. Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity // J. Anim. Ecol. 1968. V. 36. P. 675–692.
- Fisher S.G., Likens G.E. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystems metabolism // Ecol. Monogr. 1973. V. 43. P. 421–439.
- Fuller R.L., Mackay R.J. Feeding ecology of three species of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in southern Ontario // Can. J. Zool. 1980a. V. 58. P. 2239–2251.
- Fuller R.L., Mackay R.J. Field and laboratory studies of net-spinning activity by *Hydropsyche* larvae (Trichoptera: Hydropsychidae) // Can. J. Zool. 1980b. V. 58. P. 2006–2014.
- Fuller R.L., Fry T.J., Roelofs J.A. Influence of different food types on the growth of *Simuliim vittatum* (Diptera) and *Hydropsyche betteni* (Trichoptera) // J. N. Am. Benthol. Soc. 1988. V. 7 (3). P. 197–204.
- Gurtz M.E., Wallace J.B. Substratum-production relationships in net-spinning caddisflies (Trichoptera) in disturbed and undisturbed hardwood catchment // J. N. Am. Benthol. Soc. 1986. V. 5 (3). P. 230–236.

- Haefner J.D., Wallace J.B. Production and potential seston utilization by *Parapsyche cardis* and *Diplec-trona modesta* (Trichoptera: Hydropsychidae) in two stream draining contrasting Southern Appala-chian watersheds // Environ. Entomol. 1981. V. 10. № 4. P. 433–441.
- Hauer F.R., Stanford J.A. Ecology and coexistence of two species of *Brachycentrus* (Trichoptera) in a Rocky Mountain river // Can. J. Zool. 1986 V. 64. P. 1469–1474.
- Hawkins C.P., Murphy M.L., Anderson N.H. Effects of canopy, substrate composition and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in cascade range streams of Oregon // Ecology. 1982. V. 63. P. 1840–1856.
- Hynes H.B.N. The Ecology of Running Waters. Toronto: Univ. Toronto Presss, 1970. 555 p.
- Hynes H.B.N. The stream and its valley // Int. Ver. theor. und angew. Limnol.: Verhandlungen, 1975 V. 19. P. 1–15.
- Kani T. Stream classification in «Ecology of Torrent-Inhabiting Insects» (1944; an abridged translation) // Physiol. and Ecol., Japan. 1981. V. 18. P. 113–118.
- Kawanabe H., Miyadi D., Mori S., Harada E., Mizuhara H., Ogushi R. Ecology of natural stock of ayu, *Plecoglossus altivelis* (in Japanese) // Contributions to Physiology and Ecology of the Faculty of Sci-ence. Kyoto University, 1956. № 79.
- Kocharina S.L. Growth and production of filter-feeding caddisfly (Trichoptera) larvae in a foothill stream in the Soviet Far East // Aquat. Insects. 1989. № 3. P. 161–179.
- Kocharina S.L. The larval retreats and food of three species of net-spinning caddis flies in a river of the foothill type (Russian Far East, South Primorye) // Russian J. Aquat. Ecol. 1997. V. 6 (1–2). P. 43–51.
- McIntire C.D. Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams // Hy-drobiolog. 1966. V. 27. P. 559–570.
- McIntire C.D. Structural characteristics of benthic algal communities in laboratory streams // Ecology. 1968. V. 49. P. 520–537.
- Minshall G.W. Aquatic insect-substratum relationships // The ecology of aquatic insects. N. Y.: Praeger Publishers, 1984. P. 358–400.
- Mizune N., Gose K. Stream Ecology (in Japanese). Tokyo: Tsukiji-shokan, 1972. 245 p.
- Nelson D.J., Scott D.C. Role of detritus in the productivity of rock-outcrop community in a Piedmont stream // Limnol. and Okeanogr. 1962. V. 7. P. 396–413.
- Osborn L.L., Herricks E.E. Microhabitata characteristics of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) and the important of body size // J. N. Am. Benthol. Soc. 1987. V. 6 (2). P. 115–124.
- Peterson B.V. Notes on some natural enemies of Utah blackflies // Can. Entomol. 1960. V. 92. P. 266–274.
- Philipson G.N. The effect of water flow and oxygen concentration of six species of caddisfly (Trichop-tera) larvae // Proc. Zool. Soc. London. 1954. V. 124. P. 547–567.
- Rabeni C.F., Jakobson R.B. The importance of fluvial hydraulics to fish-habitat restoration in low-gradient alluvial streams // Freshwater Biol. 1993. V. 29. P. 211–220.
- Schroder P. Untersuchungen zur Nahrung der Larven studien von *Hydropsyche instabilis* (Trichoptera, Kocherfliegen) // Ent. Germ. 1976. V. 3. P. 260–264.
- Schroder P. Quantitative Aspekte zur Ernährungsbiologie Passiver Filtrierer (Larven der Simuliidae, Chi-ronomidae und netz-bauenden Trichopteren) // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 77. V. 2. P. 183–270.
- Schumacher H. Untersuchungen zur Taxonomic, Biologie und Okologie einiger Kocherfliegenarten der Gattung *Hydropsyche* Pict. (Insecta, Trichoptera) // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1970. V. 55. P. 511–557.
- Takemon Y. Microdistribution of macroinvertebrates in a single riffle-pool structure of a Far East russian stream, in relation to geomorphological features // Report of the studies on the structure and function of river ecosystems of the Far East. 1993a. V. 2. P. 45–51.
- Takemon Y. Spatial structure of habitat use among riparian animals in a Far East russian stream, in rela-tion to micro-geomorphological features // Report of the studies on the structure and function of river ecosystems of the Far East. 1993b. V. 2. P. 53–57.
- Takemon Y., Tanida K. Environmental elements for recovery and conservation of riverine nature // The Processing of the International Symposium on Global Amenity. Osaka: University of Osaka Prefec-ture, 1993. P. 349–356.

- Takemon Y. Management of biodiversity in aquatic ecosystems: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems // Biodiversity : an ecological perspective. Springer-Verlag New York, Inc., 1997. P. 259–275.
- Wallace J.B. The larval retreat and food of *Arctopsyche* with phylogenetic notes on feeding adaptations in Hydropsychidae larvae (Trichoptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1975. V. 68. № 1. P. 167–173.
- 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 J.B., Merritt R.W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. 1980. V. 25. P. 103–132.
- 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. № 6. P. 1211–1220.
- Williams N.F., Hynes H.B.N. Microdistribution and feeding of the net-spinning caddisflies (Trichoptera) of a Canadian stream // Oikos. 1973. V. 24. P. 73–84.