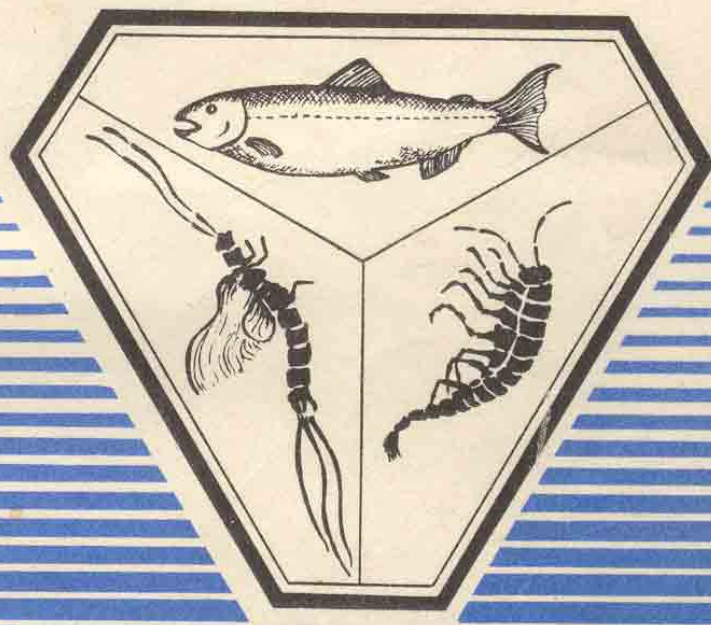


БИОЛОГИЯ ПРЕСНЫХ ВОД ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Иркутский государственный университет
Институт биологии и экологии растений и животных



Владивосток 1984

УДК 577.472(571.6)

Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ
АН СССР, 1984. 148 с.

Сборник статей посвящен различным вопросам систематики, экологии и фаунистики пресноводных беспозвоночных животных Дальнего Востока СССР.

В ряде статей рассмотрены фауна, систематика и распространение олигохет, планарий, поденок, ручейников и хирономид, приведены описания новых для науки видов. Составлены аннотированные списки видов отряда Plecoptera и сем. EphemereUidae отряда Ephemeroptera Дальнего Востока СССР. Впервые в Советском Союзе опубликован обзор мировой литературы по дрейфу речного бентоса.

В некоторых статьях содержатся рекомендации по рациональному использованию железо-гидрокарбонатных подземных вод Приморья для инкубации икры и выращивания сеголетков амурского сазана, а также данные по гидрохимическому режиму водоема-охладителя Приморской ГРЭС для рыбохозяйственного освоения.

Сборник представляет интерес для гидробиологов, ихтиологов, энтомологов, зоогеографов, специалистов рыбного хозяйства.

Издано по решению Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Редколлегия: д. б. н. *И. М. Леванидова* (ответственный редактор),
к. б. н. *Е. А. Макарченко, А. Ю. Семенченко*

ДРИФТ РЕЧНОГО БЕНТОСА

В. В. БОГАТОВ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Под дрейфом в настоящее время понимают перемещение беспозвоночных животных в речном потоке вниз по течению [Waters, 1972]. Как правило, различают снос бентосных (бентосток), планктонных и наземных форм. В свою очередь, совокупность донных организмов, дрейфующих в водной массе (реосиртон), принято разделять на пассивно вымываемых течением из грунта (эвсиртон) и активно поднимающихся в толщу воды (эконосиртон) [Константинов, 1969; 1972, 1979; и др.]. Нередко советские ученые понятие «реосиртон» считают синонимом «дрифта» [Константинов, 1969; Шустов, 1977, 1978а; и др.], однако такая аналогия представляется несколько некорректной, поскольку слово «drift» обозначает процесс и с английского переводится как «снос».

В большинстве нерестовых рек планктон практически отсутствует и основным источником пищи для многих рыб служат донные беспозвоночные. Мигрирующими в толще воды бентосными животными питаются мальки лососей и другие ценные виды рыб [Леванидов, 1964; Bailey, 1966; Elliott, 1967с, 1970а; Канидьеv, Жуйкова, 1971; и др.]. По данным Ю. А. Шустова [1977], в питании молоди лососевых дрейфующие организмы составляют не менее 80—90%. Мальки питаются ночью в период наибольшей плотности мигрантов [Elliott, 1967с, 1970а; Mason, 1969]. Важно, что благодаря дрейфу беспозвоночных обеспечивается транспорт реофильных гидробионтов с высокопродуктивных мелководных участков в места массового скопления рыбы, например, в заводи [Mason, Шарман, 1965]. Такой механизм облегчает использование донной фауны и тем самым повышает рыбопродуктивность [Waters, 1972]. От интенсивности сноса беспозвоночных зависит размер участка, защищаемый лососем [Jenkins, 1969; Mason, 1969]. Следовательно, на основе исследования параметров дрейфа и суточных рационов молоди рыбы, по-видимому, возможен расчет и плотности расселения мальков [Шустов, 1977; Смирнов, Шустов, 1978]. Немаловажно, что скат молоди лососей совпадает с периодом максимальной интенсивности бентостока, вследствие чего донные организмы могут выполнять роль «буфера», смягчающего выедание мальков хищниками [Леванидова, Леванидов, 1962].

Становится очевидным, что повышение кормовой базы рыбохозяйственных водотоков, а также разработка высокоэффективных охранных мероприятий, связанных с антропогенным загрязнением, невозможны без точного знания экологии донных животных и особенно их дрейфа.

та, играющего огромную роль в пищевых взаимоотношениях на высших трофических уровнях речных экосистем.

Одно из наиболее ранних исследований дрейфа беспозвоночных, проведенное П. Нидхэмом [Needham, 1928], посвящено сносу наземных насекомых, которые, попадая в поток, служили источником пищи для рыб. В ряде работ 40—50-х годов XX в. отмечался высокий снос различных организмов в периоды прохождения паводковых вод [Denham, 1939; Жадин, 1940; Ide, 1942; Dendy, 1944; Аристовская, 1945; Иоффе, 1949; Боруцкий, 1952; Ляхов, 1953; Ролл, Марковский, 1955; и др.]. Большое количество дрейфующих беспозвоночных обнаружили Л. Бернер [Berger, 1951] в р. Миссури (США), Дж. Хемсен [Hemsen, 1956] в ручьях Центральной Европы и К. Мюллер [Müller, 1954] в северных шведских реках.

В начале 60-х годов как у нас в стране, так и за рубежом появились первые сообщения о суточной периодичности дрейфа эконоциртона [Tanaka, 1960; Леванидова, Леванидов, 1962; Waters, 1962; Ключарева, 1963; Müller, 1963a, b]. С этого времени подавляющее количество работ было посвящено изучению активного дрейфа, о чем свидетельствуют вышедшие за рубежом обширные обзоры и статьи [Müller, 1966; 1974; Ulfstrand, 1968; Hynes, 1970a, b; Pearson, Kramer, 1972; Waters, 1972; и др.]. Существенный вклад в исследовании бентостока был внесен и советскими гидробиологами [Леванидова, Леванидов, 1962, 1965; Ключарева, 1963; Леванидова, 1968, 1982; Леванидова, Николаева, 1968; Константинов, 1969; Сыроежкина, 1973; Жуйкова, 1974; Жульков, Шершнева, 1975; Сидоров и др., 1977; Хренников и др., 1977; Шубина, 1977, 1979; Шубина, Мартынов, 1977; Шустов, 1977, 1978a, б; Богатов, 1978, 1979a, б, 1981, 1983; Смирнов, Шустов, 1978; Леванидов, 1979; Леванидов, Леванидова, 1979, 1981; Шустов, Широков, 1980; Чебанова, 1981].

Уже на раннем этапе исследований эконоциртона для подавляющего числа видов беспозвоночных, и в первую очередь для личинок поденок рода *Baëtis* и амфипод, было показано, что с наступлением темноты происходит резкий подъем организмов в толщу воды, некоторые изменения интенсивности сноса ночью и его полное прекращение на заре [Tanaka, 1960; Леванидова, Леванидов, 1962, 1965; Waters, 1962; Müller, 1963a, b; Ohgushi, Saito, 1963; и др.]. Незначительное число видов, в основном некоторые ручейники, отмечено в активном дрейфе в светлое время суток [Müller, 1966, 1970; Anderson, 1967; Waters, 1968; Pearson, Kramer, 1969; Шубина, 1979; и др.]. Интересно, что в ряде рек ярко выраженный дневной снос обнаружен и у диатомовых водорослей [Gustavsson et al., 1978].

В реках советского Дальнего Востока у гидробионтов в ночные часы наблюдалось от 1 до 3 массовых подъемов в толщу воды [Леванидова, Леванидов, 1962, 1965; Леванидова, Николаева, 1968; и др.], которые объяснялись как особенностями биологии мигрантов, так и частотой отбора проб [Леванидова, Николаева, 1968].

В работах многих других авторов подчеркивалось, что когда интервал отбора проб составлял от 1 до 3 ч, то отмечалось 2 пика активности у беспозвоночных: одна группа животных проявляла высокую активность в начале ночи и небольшую перед рассветом; другая — незначительную активность после наступления темноты и высокий пик миграций перед зарей [Müller, 1966; Elliott, 1969a; Waters, 1969]. Оказалось, что количество массовых подъемов организмов в водную массу зависело от продолжительности темного периода. Так, К. Мюллер [Müller, 1966] наблюдал 1 пик активности у беспозвоночных в короткие летние ночи и до 4 пиков в период зимних ночей. Однако Дж. Эллиотт, [Elliott, 1969a], сократив интервал отбора проб до 30 мин, в ко-

роткие летние ночи у разных организмов обнаружил небольшие дополнительные пики, тогда как А. Келлер [Keller, 1975] продолжал выделять только 2 главных пика при получасовом интервале наблюдений.

Трудно сказать, чем определяются наблюдаемые ритмы активности животных. Дж. Бишоп [Bishop, 1969], например, считал, что ритмика подъемов донных беспозвоночных в толщу воды имеет слабовыраженный эндогенный характер. И. Честон [Chaston, 1968, 1969a] рассматривал 1-й пик ночного дрефта как реакцию животных на наступление темноты, последующие — как результат их эндогенной активности. Регулируя интенсивность передвижений организмов в потоке путем изменения освещенности, К. Холт и Т. Уотерс [Holt, Waters, 1967] пришли к выводу, что наблюдаемые в природе ритмы сноса гидробионтов могут быть экзогенными. Пока ясно лишь, что сигналом для начала активных ночных миграций животных является снижение освещенности, измеренной на поверхности воды: в природе до 1—5 лк [Müller, 1963b; Elliott, 1967a; Holt, Waters, 1967; Chaston, 1969b], в лабораторных условиях до 0,001 лк [Bishop, 1969].

Установлено, что другие факторы среды также способны оказывать воздействие на общую интенсивность бентостока. Так, чрезвычайно высокий снос беспозвоночных могут вызывать паводки [Anderson, Lehmkuhl, 1968; Grizzell, 1976], значительное искусственное увеличение расхода воды [Brooker, Hemsworth, 1978], высокие температуры при засухе [Wojtalik, Waters, 1970], 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; и др.].

Заметное усиление дрефта многих видов может происходить и при уменьшении расхода и скорости течения воды, что связывают с ухудшением условий респираторного дыхания реофилов [Hughes, 1966; Carlsson, 1967; Elliott, 1967a; Madsen, 1968; Pearson, Franklin, 1968]. Интересно, что Д. Циммер [Zimmer, 1976] в р. Сканк (штат Айова, США) отметил обратную связь между расходом воды и численностью дрейфующих организмов только на участках с песчаным дном и отсутствие такой корреляции на участках, где дно было каменистым или глинистым. Скорость течения и плотность дрейфующих личинок в одних условиях также могли находиться в прямой зависимости [Elliott, 1968b], в других — такая зависимость получалась обратной [Minshall, Wigner, 1968]. Если Дж. Хайнс [Hynes, 1975] считал скорость течения в реках Ганы одним из главных факторов, определяющих снос, то А. С. Константинов [1969] не обнаружил подобной корреляции в Волге.

При повышении температуры воды наблюдалось увеличение интенсивности дрефта у амфипод *Gammarus pulex* [Müller, 1963c], личинок *Diura bicaudata* [Schwarz, 1970], *Baetis vagans* [Wojtalik, Waters, 1970] и снижение у *Ecdyonurus venosus* [Keller, 1975]. Усиление миграций животных отмечено при концентрациях кислорода в воде ниже 4 мг O₂/л [Lavandier, Capblancq, 1975], при увеличении мутности воды [Rosenberg, Wiens, 1975, 1978] и изменениях pH [Herricks, Cairns, 1974], расчистке и углублении русла [Pearson, Jones, 1975], механической уборке зарослей [Statzner, Stechmann, 1978], электролове рыбы [Fowles, 1975] и т. д. Ослабление дрефта, как правило, наблюдалось при низких температурах и избытке пищи [Otto, 1976; Hans, 1978].

Анализ опубликованных работ показывает, что у исследователей нет единого мнения, какие же из факторов, определяющих интенсивность дрефта, следует считать основными. К. Маклей [McLay, 1968] и Дж. Эллиотт [Elliott, 1968b] к таким факторам относили плотность поселения; Дж. Хайнс [Hynes, 1975] добавлял скорость течения и фа-

зы луны; К. Отто [Otto, 1976] — дистанцию дрефта и низкую сопротивляемость течению; А. С. Константинов [1979] — состав эконосиртона и особенности экологии отдельных форм. А. Келлер же [Keller, 1975] определяющими факторами считал стадию развития животного и доступность пищи; Д. Циммер [Zimmer, 1976] — тип субстрата и расход воды, Т. Уотерс [Waters, 1972] особое внимание уделял дистанции сноса и скученности организмов на грунте. К сожалению, в перечисленных исследованиях не всегда наблюдается четкое разграничение физических и биологических факторов, а некоторые из них, такие, как «сопротивляемость течению», «экология отдельных форм», «доступность пищи», «тип субстрата», не определены точно, и их нельзя оценить количественно.

Недавно удалось установить, что общая интенсивность сноса гидробионтов (N_d), выраженная количеством (биомассой) организмов, снесенных за сутки через площадь живого сечения потока с шириной l и высотой, равной глубине, определяется количеством (биомассой) организмов (M), перешедших за сутки в толщу воды с площади дна, равной l^2 (миграционной активностью) и дистанцией дрефта беспозвоночных (L) за то же время [Богатов, 1979б, 1981]:

$$N_d = LM/l. \quad (1)$$

При этом важно, что под воздействием каких-либо факторов среды параметры L и M могут существенно изменяться, тогда как общая интенсивность сноса гидробионтов (N_d) останется либо на том же уровне, либо изменится незначительно.

Так, полученные величины M и L у разных животных оказались связанными с расходом воды. Например, в августе 1977 и 1978 гг. в р. Ухта (бассейн Нижнего Амура) в период развития паводков по мере увеличения расхода воды относительная миграционная активность (миграционная активность, отнесенная к плотности) амфипод и личинок поденок закономерно уменьшалась (корреляционное отношение 0,7), а дистанция их дрефта увеличивалась (коэффициент корреляции $r=0,8$) [Богатов, 1983]. Такой механизм регулирования интенсивности дрефта позволяет гидробионтам в период паводков поддерживать некоторое время определенный уровень их общей величины сноса. В этот период прямое сопоставление дрефта эконосиртона с расходом воды может показать отсутствие корреляции, в то время как резкие изменения в количественной структуре речного бентоса могут оказаться крайне близкими.

Важно отметить, что при определении степени влияния каких-либо факторов на дрефт гидробионтов (особенно, если при этом сопоставляются участки водотоков с разными гидрохимическими характеристиками, плотностью животных на грунте, иной морфологией русла и т. д.) чрезвычайно важное значение имеет выбор показателей, которыми оценивается снос бентоса. В подавляющем большинстве работ дрефт донных беспозвоночных измеряется количеством (биомассой) мигрантов, сносимых через единицу площади живого сечения потока либо через живое сечение реки в единицу времени, либо количеством (биомассой) животных, находящихся в единице объема воды или отловленных ловушкой в единицу времени.

Для сравнения интенсивности дрефта в реках, имеющих разный сток, Т. Уотерс [Waters, 1972] предлагает 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, равном $1 \text{ м}^3/\text{с}$. Фактически показатель Т. Уотерса обозначает лишь среднее за сутки количество организмов, находившихся в $86\,400 \text{ м}^3$ воды, поскольку: $1 \text{ м}^3/\text{с} \times 86\,400 \text{ с}$ (24 ч) $= 86\,400 \text{ м}^3$.

К сожалению, по перечисленным выше показателям, в разной степени учитывающим гидродинамику потока, сравнивать дрейф организмов с учетом их плотности поселения на грунте невозможно. Действительно, в реках с разной биомассой животных при одинаком уровне их сноса его последствия для донных биоценозов могут быть различны. Если биомасса организмов на грунте достаточно высока, в результате дрейфа беспозвоночных ее величина в реке либо не изменится, либо при высокой продуктивности животных может даже увеличиться. В случае же низкой биомассы бентоса суточная потеря биомассы животных за счет дрейфа может превысить величину суточной продукции, в результате чего будет создана критическая ситуация для количественного развития популяций донных беспозвоночных.

Попытки оценить снос гидробионтов с учетом их плотности предпринимались неоднократно. Д. Рэдфорд и Р. Хартленд-Роу [Radford, Hartland-Rowe, 1971] предложили для этих целей использовать показатель, представляющий собой отношение количества организмов, находящихся в 1 м^3 воды, к их плотности на площади дна 1 м^2 : $x/(X-x)$, где x и X — количество особей в 1 м^3 воды и на 1 м^2 площади дна соответственно. Однако использовать этот показатель в условиях изменяющегося расхода и уровня воды, как это делает, например, П. Армитейдж [Armitage, 1977], не представляется возможным. Например, сопоставлять дрейф в разных реках по показателю Д. Рэдфорда не имеет смысла, если глубина одной реки $0,25 \text{ м}$, а другой — 10 м , поскольку в первом случае в столб воды объемом в 1 м^3 организмы поступят с 4 м^2 площади дна, а во втором — только с $0,1 \text{ м}^2$. В таких случаях более удачным является используемое Дж. Эллиоттом [Elliott, 1965, 1967a] отношение численности животных, находящихся в толще воды над 1 м^2 площади дна, к их количеству на 1 м^2 площади грунта. Однако оба этих показателя не учитывают скорость течения. Это существенный их недостаток, поскольку при одинаковой относительной плотности эконосиртона снос будет больше на тех участках, где скорость потока выше.

Можно ли вообще сопоставлять дрейф организмов и плотность их поселения? Из уравнения 1 следует, что непосредственно плотность поселения (N) не определяет величину дрейфа (N_d), однако N при $N=M$ будет определять максимально возможные значения M . В этой ситуации L будет иметь минимальные значения, а так как $M_{max}=N$, то

$$L_{min} = N_d \cdot 1/N. \quad (2)$$

Из уравнения 2 видно, что сопоставить величину дрейфа организмов с учетом плотности их поселения на грунте можно через показатель L_{min} , который означает дистанцию, на которую в водотоке могут переместиться донные беспозвоночные, если при наблюдаемой величине сноса в перемещении будут участвовать все особи популяции [Бога-тов, 1981]. Однако предложенный параметр еще не получил распространения.

Важно подчеркнуть, что приведенные до настоящего времени в литературе количественные данные по бентостокку редко поддаются сопоставлению и систематизации. Показательно, что даже Т. Уотерсу в обзоре, насчитывающем 115 источников, по предложенному им параметру, удалось сопоставить дрейф гидробионтов в разных реках только по 4 работам [Waters, 1972]. В частности, на основе опубликованных материалов им рассчитаны показатели суточного сноса, составившие в р. Миссури $2,16 \cdot 10^6$, по данным Л. Бернера [Berner, 1951]; в р. Тьюлан (Лапландия) $3 \cdot 10^6$, по данным С. Ульфстрэнда [Ulfstrand, 1968]; в одной из рек штата Миннесота (США) у *Baetis vagans* $1,1 \cdot 10^6$ и у *Gammarus pseudolimnaeus* $0,43 \cdot 10^6$, по собственным данным [Waters, 1962];

в р. Грин (штат Юта, США) у *Baetis* sp. $14,9 \cdot 10^6$ экз./сут на $1 \text{ м}^3/\text{с}$, по данным В. Пирсона и Д. Франклина [Pearson, Franklin, 1968]. Последний показатель дрефта, считавшийся до настоящего времени максимальным [Waters, Hokenstrom, 1980], в пересчете на объем воды в 1 м^3 оказался равным 172 экз./м^3 . Однако более высокая плотность реосиртона наблюдалась ранее в р. Хор (бассейн Амура) и составила в половодье $228,2 \text{ экз. личинок поденок и веснянок}$ в 1 м^3 воды [Леванидова, 1968]. Для сравнения отметим, что максимальная плотность беспозвоночных в Волге, измеренная В. И. Жадиным [1940], достигала 31 экз./м^3 ; в р. Шугор (Северный Урал), по данным В. Н. Шубиной [1977], численность дрейфующих организмов колебалась от $0,42$ до $35,5 \text{ экз./м}^3$; а в р. Мейз-Бек (Англия) П. Армitedж [Armitage, 1977] в 1 м^3 воды обнаружил от $0,04$ до $22 \text{ экз. мигрантов}$.

Из приведенных данных видно, что плотность организмов в 1 м^3 потока обычно невысока. Однако суммарные величины дрефта, выраженные в численности или биомассе мигрантов, сносимых через сечение реки, могут быть значительными. Так, в р. Селенга (бассейн оз. Байкал) дрефт гидробионтов колебался от 12 до 32 кг/сут [Сыроежкина, 1973]. В р. Грин при расходе воды всего в $11,4 \text{ м}^3/\text{с}$ максимальный снос личинок мошек составил $5,4$, а личинок *Baetis* sp. — $63,2 \text{ кг/сут}$ [Pearson, Franklin, 1968]. Как отмечает С. М. Ляхов [1961], в Волге за период паводка пассивно было снесено более 1 тыс. т организмов.

Уже первые исследования дрефта гидробионтов показали, что сносится огромное количество организмов [Bernier, 1951; Müller, 1954; Nemsen, 1956; и др.]. В 50—60-х годах нашего столетия многими гидробиологами был поднят вопрос: каким образом бентосные сообщества рек выдерживают столь, казалось бы, высокий уровень истощения? К настоящему времени определились две гипотезы. Первая из них, предложенная К. Мюллером [Müller, 1954], состоит из так называемого колонизационного цикла, включающего полет взрослых насекомых против течения, откладку яиц и массовое отрождение молоди в верховьях водотока, затем дрефт 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 дрефт личинок, лёт имаго вверх по течению оказался очень незначительным [Elliott, 1967a; Bishop, Hynes, 1969b; Pearson, Kramer, 1972], а в бассейне р. Амур лёт самцов *Cinygmula peltucida* отмечен против ветра по направлению течения [Байкова, 1978].

В ряде сообщений описывалась способность личинок водных насекомых плыть или ползти против потока [Hultin et al., 1969; Schuhmacher, 1969; и др.]. При одновременном наблюдении за личинками, мигрирующими против течения и дрейфующими в потоке, Дж. Бишоп, Х. Хайнс [Bishop, Hynes, 1969a] и Дж. Эллиотт [Elliott, 1971b] заключили, что таким способом компенсируется лишь очень малая доля активного сноса. Д. Уильямс и Х. Хайнс [Williams, Hynes, 1976] показали, что миграции против течения от всех изученных перемещений личинок составила лишь $18,2\%$, а К. Таунсенд и А. Хилдрю [Townsend и Hildrew, 1976] отметили, что дрефтом определяется 82% перемещений животных. В реках Канады при проведении экспериментов с P^{32} у личинок насекомых миграции против течения не обнаружены [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 *Gammarus pseudolimnaeus* значительных миграций против течения. Он же после анализа многочисленных наблюдений, полученных разными авторами, пришел к заключению, что два элемента гипотезы К. Мюллера (дрифт донных беспозвоночных и их перемещения к верховьям), по-видимому, друг с другом не связаны [Waters, 1972].

Т. Уотерс [Waters, 1961], объясняя механизм регуляции плотности популяций, предложил новую гипотезу, в которой независимо от направления полета имаго допускается компенсация дрефта организмов за счет их продукции, т. е. уровень сноса особей является некоторой функцией продуктивности популяций. Действительно, при сопоставлении интенсивности дрефта в реках с разной продуктивностью дрефт гидробионтов оказался выше в наиболее продуктивных водотоках [Hemsen, 1956; Waters, 1961; Müller, 1970]. В. Пирсон и Р. Крамер [Pearson, Kramer, 1972] показали наличие корреляции между суммарным годовым дрефтом и годовой продукцией у *Oligophlebodes sigma* и отсутствие таковой у *Baetis bicaudatus*. Связь среднесуточного сноса с годовой продукцией получена Т. Уотерсом и Дж. Хокенстромом для амфипод *Gammarus pseudolimnaeus* [Waters, Hokenstrom, 1980]. Высокий дрефт личинок насекомых в период их активного роста отмечал Дж. Эллиотт [Elliott, 1967b, 1968b], однако в экспериментах Дж. Циборовского [Ciborowski, 1979] нимфы *Ephemerella subvaria* оказались более склонны к дрефту на стадиях медленного роста.

Недавно нами на примере сообществ бентоса горных рек Дальнего Востока была предпринята попытка проверить гипотезу «компенсирующей продукции», для чего был введен показатель интенсивности дрефта (С), учитывающий последствия сноса бентоса для популяций:

$$C = (B_n/P_n) \cdot 100\%, \quad (3)$$

где P_n — суточная продукция организмов на грунте, а B_n — биомасса организмов популяции, снесенных через живое сечение реки за сутки [Богатов, 1983]. При этом B_n рассматривалась как результат распределения продукции популяции на всей территории, расположенной выше сечения наблюдения, а не только на площади, откуда непосредственно были снесены животные, как это, например, делали Т. Уотерс и Дж. Хокенстром [Waters, Hokenstrom, 1980].

При расчете показателя интенсивности дрефта (С) в р. Ухта оказалось, что биомасса сносимых амфипод не превысила продукцию популяции, а показатель С находился в пределах 10—80%. Только в период паводка 1978 г. биомасса мигрирующих рачков превысила их продукцию в реке. Понятно, что в результате такого дрефта биомасса популяции гаммарусов, выраженная в г/м² площади дна реки, должна уменьшаться. Интересно, что у личинок подёнок B_n даже в периоды паводков оказалась значительно ниже их продукции и величина показателя С в среднем составила 5—10%.

Несмотря на полученные результаты, заметим, что гипотезы К. Мюллера и Т. Уотерса, по-видимому, не являются универсальными и у разных организмов, очевидно, могут существовать различные механизмы регулирования плотности. Впрочем, сами Т. Уотерс и Дж. Хокенстром [Waters, Hokenstrom, 1980] подчеркивали, что так как не все виды склонны к дрефту, то и гипотеза «компенсирующей продукции» не может быть применима ко всем гидробионтам.

В процессе изучения миграций донных животных неоднократно предпринимались попытки объяснить причины и функциональный смысл дрефта. Х. Мун еще до открытия суточной периодичности бен-

тостока отмечал в реках в ночное время чрезвычайно интенсивную реколонизацию очищенных от фауны участков дна [Moon, 1940]. Считалось, что такие перемещения беспозвоночных по грунту в отсутствие света дают возможность животным избегать хищников [Chaston, 1969a], однако могут привести к их дрейфу [Madsen, 1966; Chaston, 1968; Elliott, 1968a, 1970b; Schwarz, 1970], поскольку в темноте, по утверждению Д. Хьюза [Hughes, 1966], организмы теряют ориентацию. Вскоре Б. Мадсен [Madsen, 1966, 1968], наблюдая внезапно выпущенных в поток беспозвоночных, показал способность реофильных организмов за считанные доли секунды находить субстрат и прикрепляться к нему. Однако если в специальном исследовании М. Бурно и М. Тибу [Bournaud, Thibault, 1973] было обнаружено совпадение времени повышенной интенсивности дрейфа с периодом наибольшей локомоторной активности животных, то Л. Коркам в недавно опубликованной работе [Cogkun, 1978] пришла к заключению, что активность и дрейф следует трактовать как независимые друг от друга явления.

Дж. Эллиотт [Elliott, 1967b] связывал ночной дрейф гидробионтов с поиском пищи. В дальнейшем П. Майер и Ф. 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 считает конкуренцию между организмами, вызванную высокими плотностями поселения [Waters, 1972; Waters, Hokenstrom, 1980]. С. Денхем [Denham, 1939] еще до Т. Уотерса также относил перенаселение и конкуренцию к факторам, содействующим дрейфу, а К. Мюллер [Müller, 1954] при обосновании гипотезы «колонизационного цикла» утверждал, что личинкам насекомых по мере их роста требуются для жизни все большие пространства, вследствие чего происходит их дрейф и заселение новых мест обитания. Подобное объяснение дрейфа гидробионтов как результата постоянно возникающих между организмами конкурентных связей принято и в советской литературе [Леванидова, Леванидов, 1965; Жуйкова, 1974; Шустов, 1977, 1978а; Шубина, 1979; и др.]. В качестве одного из доказательств данного утверждения обычно приводят отмеченную рядом авторов прямую зависимость дрейфа животных от их плотности [Pearson, Franklin, 1968; Шустов, 1978а; Шубина, 1979; Stoneburner, Smock, 1979]. В то же время, некоторые исследователи, пытаясь установить влияние скученности животных на их дрейф, подобной связи не обнаружили [Morris, Langemeier et al., 1968; Hildebrand, 1974; Hynes, 1975; Hans, 1978]. Проводя исследования личинок хирономид на руч. Карымайский (Камчатка), отличающемся постоянством гидрологических условий в течение всего года, В. В. Чебанова [1981] пришла к заключению, что процент особей личинок, принимающих участие в миграциях, остается практически неизменным при любых плотностях донной популяции.

Существенно, что в работах, где отмечена прямая связь плотности поселения беспозвоночных на грунте и их дрейфа (исключая работу В. В. Чебановой), для измерения бентостока были взяты параметры, которые не отражали реальной связи между плотностью поселения и числом донных животных [Богагов, 1983]. Расчеты по минимальной дистанции дрейфа (L_{min}) для амфипод, проведенные на реках Ухта и Пильда (бассейн Амура), показали, что этот параметр имеет значительную отрицательную корреляцию ($r = -0,51$) с биомассой рачков на 1 м² пло-

шади дна [Богатов, 1983]. Поскольку высокая биомасса гаммарид 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 особей. Отрицательная корреляция гидробионтов с их биомассой на грунте ($r = -0,43$) получена и для массовых видов насекомых [Богатов, 1983].

Исходя из изложенных выше данных, гипотезу о том, что конкуренция, вызванная перенаселением, является основной причиной дрефта, нет оснований считать убедительной. Несомненно, если в речном сообществе проявляются между особями конкурентные взаимоотношения, в результате дрефта может произойти их ослабление. Сказанное позволяет предположить, что ослабление конкурентных связей лучше рассматривать как один из результатов дрефта, а не как его причину [Богатов, 1981].

Анализ расчетов параметра C (уравнение 3) позволил предложить новую гипотезу функционального смысла дрефта. Предполагается, что в речном биоценозе из-за постоянного удаления за счет дрефта части его продукции донное сообщество водотока способно переходить в более устойчивое состояние, позволяющее системе сохранять высокое разнообразие [Богатов, 1983]. Однако высказанное предположение требует более тщательной эмпирической проверки.

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть чрезвычайную противоречивость полученных разными авторами результатов наблюдений. Многие уже полученные закономерности из-за отсутствия единых параметров сноса не поддаются сопоставлению и систематизации; практически ни по одному из вопросов, связанных с миграциями бентосных животных, не получено однозначных ответов. По-видимому, в настоящее время исследования бентостока находятся на стадии развития, и более интенсивные работы в этой области гидробиологии могут оказаться вполне оправданными.

ЛИТЕРАТУРА

- 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. Фенология Амурских поденок. — В кн.: Гидробиология бассейна Амура. Владивосток, 1978, с. 92—101.
- Богатов В. В. Влияние паводка на спос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зен). — Экология, 1978, № 6, с. 36—41.
- Богатов В. В. Активный дрефт донных беспозвоночных в горных и полугорных реках Дальнего Востока. — В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Ком. J. M., 1979a, с. 35—37.
- Богатов В. В. Методы определения дистанции дрефта донных беспозвоночных (на примере р. Буреи). — Экология, 1979b, № 4, с. 81—88.
- Богатов В. В. Некоторые аспекты количественной оценки дрефта беспозвоночных животных. — В кн.: Экосистемы юга Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 142—147.
- Богатов В. В. Донные беспозвоночные и их дрефт в некоторых реках Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. АН СССР. Зоол. ин-т. Л., 1983.
- Боруцкий Е. В. Сестон бассейна Амура и его роль в питании амурских рыб. — Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., 1952, т. 3, с. 5—139.
- Жадин В. И. Жизнь в Куйбышевском водохранилище. — Природа, 1940, № 6, с. 84—89.
- Жуйкова Л. И. О сносимом бентосе в реке Белой (Юго-Восточный Сахалин). — Изв. ТИНРО, 1974, т. 93, с. 124—128.
- Жульков А. И., Шершнев А. П. Материалы по суточному дрейфу водных беспозвоночных р. Приторной. — Там же, 1975, т. 95, с. 58—63.
- Иоффе Ц. И. К методике изучения сноса бентических организмов рекой и его роль в заселении водохранилища. — Изв. ВНИИОРХ, 1949, т. 29, с. 96—105.
- Канидьев А. Н., Жуйкова Л. И. Обеспеченность пищей как показатель допустимой концентрации молоди осенней кеты. — Изв. ТИНРО, 1971, т. 76, с. 97—110.
- Ключарева О. А. О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоноч-

- ных Амура. — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 11, с. 1601—1612.
- Константинов А. С. Сиртон и бентосток Волги близ Саратова в 1966 году. — Там же, 1969, т. 48, вып. 1, с. 20—29.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1972. 472 с.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1979. 480 с.
- Леванидов В. Я. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру. — Изв. ТИНРО, 1964, т. 55, с. 55—64.
- Леванидов В. Я. О биологической продуктивности горных и предгорных рек Советского Дальнего Востока. — В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Ком. J. M., 1979, с. 12—14.
- Леванидов В. Я., Леванидова И. М. Дрифт водных насекомых в реке Амур. — В кн.: 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 Усури). — В кн.: Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 22—37.
- 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. Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор). — Изв. ТИНРО, 1968, т. 64, с. 181—289.
- Леванидова И. М., Николаева Е. Т. Бентосток в реках Камчатки. — Там же, 1968, т. 64, с. 291—299.
- Леванидова И. М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Ляхов С. М. Комплексное изучение биологического стока р. Волги. — Зоол. ж., 1953, т. 32, вып. 3, с. 358—360.
- Ляхов С. М. Бентосток в Волге у Куйбышева до зарегулирования ее стока. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961, т. 11, с. 150—161.
- Ролл Я. В., Марковский Ю. М. Планктосток Среднего Днепра в связи с прогнозом будущего Кременчугского водохранилища. — Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3, с. 506—517.
- 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.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Оценка производительности нерестово-вырастных угодий лососевых рек. — В кн.: Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978, с. 65—70.
- Сыроежкина Н. В. Донное население и биосток р. Селенги. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное-на-Байкале, 1973, с. 15—16.
- Хреников В. В., Шустов Ю. А., Круглова А. Н. Характеристика кормовой базы нерестово-вырастных угодий семужьей реки Перья. — В кн.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних вод Европейского Севера. Сыктывкар, 1977, с. 67—68.
- Чебанова В. В. Связь интенсивности дрефта и плотности популяций у некоторых массовых видов хирономид в ключе Карымайском (Камчатка). — В кн.: IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва (Киев, 1—4 декабря 1981 г.): Тез. докл. Ч. 4. Киев: Наук. думка, 1981, с. 166—168.
- Шубина В. Н. Дрифт реки Шугор (Северный Урал). — В кн.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних вод Европейского Севера. Сыктывкар, 1977, с. 73—74.
- Шубина В. Н. Дрифт донных беспозвоночных в уральской семужье-нерестовой р. Шугор (бассейн Печоры). — В кн.: Печорский лосось. Сыктывкар, 1979, с. 119—134. (Тр. Коми фил. АН СССР; № 40).
- Шубина В. Н., Мартынов В. Г. Особенности питания рыб в семужье-нерестовой реке Шугор. — В кн.: Экологические исследования природных ресурсов Севера нечерноземной зоны. Сыктывкар, 1977, с. 70—84.
- Шустов Ю. А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках бассейна Онежского озера. — Гидробиол. ж., 1977, т. 13, № 3, с. 32—37.
- Шустов Ю. А. Дрифт беспозвоночных в притоках Онежского озера. — В кн.: Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978а, с. 50—53.
- Шустов Ю. А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках Карелии и Кольского полуострова. — В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978б, с. 195—196.
- Шустов Ю. А., Широков В. А. Методика изучения дрефта беспозвоночных в реках. — Гидробиол. ж., 1980, т. 16, № 3, с. 100—102.

- Anderson N. H. Biology and downstream drift of some Oregon Trichoptera. — *Can. Entomol.*, 1967, vol. 99, p. 507—521.
- Anderson N. H., Lehmkuhl D. M. Catastrophic drift of insects in a woodland stream. — *Ecology*, 1968, vol. 49, p. 198—206.
- Armitage P. D. Invertebrate drift in the regulated River Tees, and an unregulated tributary Maize Beck, below Cow Green dam. — *Freshwater Biol.*, 1977, vol. 7, N 2, p. 167—183.
- Bailey R. G. Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. — *Hydrobiologia*, 1966, vol. 27, p. 353—367.
- Benson N. G. Observations on anchor ice in a Michigan trout stream. — *Ecology*, 1955, vol. 36, N 3, p. 529—530.
- Berner L. M. Limnology of the lower Missouri River. — *Ibid.*, 1951, vol. 32, p. 1—12.
- Bishop J. E. Light control of aquatic insect activity and drift. — *Ibid.*, 1969, vol. 50, N 3, p. 371—380.
- Bishop J. E., Bishop J. B. A technique for selectively marking aquatic insects with ^{32}P . — *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, vol. 13, p. 722—724.
- Bishop J. E., Hynes H. B. N. Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem. — *Arch. Hydrobiol.*, 1969a, vol. 66, p. 56—80.
- Bishop J. E., Hynes H. B. N. Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1969b, vol. 26, N 2, p. 279—298.
- Bournaud M., Thibault M. La derive des organismes dans les eaux courantes. — *Ann. hydrobiol.*, 1973, vol. 4, N 1, p. 11—49.
- Brooker M. P., Hemsworth R. J. The effect of the release of an artificial discharge of water on invertebrate drift in the Wye, Wales. — *Hydrobiologia*, 1978, vol. 59, N 3, p. 155—163.
- Carlsson G. Environmental factors influencing blackfly populations. — *Bull. W. H. O.*, 1967, vol. 37, p. 139—150.
- Chaston I. Endogenous activity as a factor in invertebrate drift. — *Arch. Hydrobiol.*, 1968, vol. 64, p. 324—334.
- Chaston I. A comparison of the activity patterns of the aquatic larvae *Protonemura meyeri* and *Chaoborus punctipennis*. — *Am. Midl. Natur.*, 1969a, vol. 82, p. 302—307.
- Chaston I. The light threshold controlling the periodicity of invertebrate drift. — *J. Anim. Ecol.*, 1969b, vol. 38, p. 171—180.
- Ciborowski J. J. H. The effects of extended photoperiods on the drift of the mayfly *Ephemerella subvaria* McDunnough (Ephemeroptera: Ephemerellidae). — *Hydrobiologia*, 1979, vol. 62, N 3, p. 209—214.
- Corkum L. D. Is benthic activity of stream invertebrates related to behavioural drift? — *Can. J. Zool.*, 1978, vol. 56, N 11, p. 2457—2459.
- Coutant C. C. Insecticide sevin: effect of aerial spraying on drift of stream insects. — *Science*, 1964, vol. 146, p. 420—421.
- Dendy J. S. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. — *Ecol. Monogr.*, 1944, vol. 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, vol. 1, N. 5, p. 17—71.
- Elliott J. M. Invertebrate drift in a mountain stream in Norway. — *Nor. Entomol. Tidsskr.*, 1965, vol. 13, p. 97—99.
- Elliott J. M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. — *Arch. Hydrobiol.*, 1967a, vol. 63, p. 202—237.
- Elliott J. M. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. — *J. Anim. Ecol.*, 1967b, vol. 36, p. 343—362.
- Elliott J. M. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. — *J. Appl. Ecol.*, 1967c, vol. 4, p. 59—71.
- Elliott J. M. The daily activity patterns of mayfly (Ephemeroptera). — *J. Zool.*, 1968a, vol. 155, p. 201—221.
- Elliott J. M. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. — *J. Anim. Ecol.*, 1968b, vol. 37, p. 615—625.
- Elliott J. M. Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods. — *Oikos*, 1969a, vol. 20, p. 524—528.
- Elliott J. M. Life history and biology of *Serocostoma personatum* Spence. — *Ibid.*, 1969b, vol. 20, p. 110—118.
- Elliott J. M. Diel changes in invertebrate drift and the food of trout *Salmo trutta* L. — *J. Fish. Biol.*, 1970a, vol. 2, N 2, p. 161—165.
- Elliott J. M. The diel activity patterns of caddis larvae. — *J. Zool.*, 1970b, vol. 160, p. 279—290.
- Elliott J. M. Life histories and drifting of three species of Limnephilidae. — *Oikos*, 1971a, vol. 21, p. 56—61.
- Elliott J. M. Upstream movements of benthic invertebrates in a Lake District stream. — *J. Anim. Ecol.*, 1971b, vol. 40, p. 235—252.
- 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, vol. 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, vol. 9, N 1, p. 35—43.
- Gibson H. R., Chapman D. W. Effects of zectran insecticide on aquatic organisms in Bear Valley Creek, Idaho. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1972, vol. 101, N 2, p. 330—334.
- Grizzell R. A. Flood effects on stream ecosystems. — *J. Soil. and Water Conserv.*, 1976, vol. 31, N 6, p. 283—285.
- Gustavsson K., Marvan P., Müller-Haeckel A. Diel drift of diatoms in an equatorial river. — *Oikos*, 1978, vol. 31, N 1, p. 38—40.
- Hans W. Beziehungen zwischen dem Nahrungsangebot, der Drift und der räumlichen Verteilung der Larven von *Baetis rhodani* (Pictet) (Ephemeroptera: Baetidae). Untersuchungen in künstlichen Fließwassernlagen. — *Arch. Hydrobiol.*, 1978, vol. 84, N 4, p. 500—525.
- Hemsen J. Die organismische Drift in Fließgewässern. — *Österr. Fischerei*, 1956, vol. 9, p. 81—83.
- Herricks E. E., Cairns J. J. The recovery of stream macrobenthos from low pH stress. — *Revista biol. (Port)*, 1974, vol. 10, N 1, p. 1—11.
- Hildebrand S. G. The relation of drift to benthos density and food level in an artificial stream. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1974, vol. 19, p. 951—957.
- Holt C. S., Waters T. F. Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates. — *Ecology*, 1967, vol. 48, p. 225—234.
- Hughes D. A. On the dorsal light response in a mayfly nymph. — *Anim. Behav.*, 1966, vol. 14, p. 13—16.
- Hughes D. A. Some factors affecting drift and upstream movements of *Cammarus pulex*. — *Ecology*, 1970, vol. 51, p. 301—305.
- Hultin L., Svensson B., Ulfstrand S. Upstream movements of insects in a South Swedish small stream. — *Oikos*, 1969, vol. 20, p. 553—557.
- Hynes H. B. N. The ecology of running waters. Toronto: Univ. Toronto Press., 1970a. 555 p.
- Hynes H. B. N. The ecology of stream insects. — *Ann. Rev. Entomol.*, 1970b, vol. 15, p. 25—42.
- Hynes J. D. Downstream drift of invertebrates in a river in southern Ghana. — *Freshwater Biol.*, 1975, vol. 5, N 6, p. 515—531.
- Ide F. P. Availability of aquatic insects as food of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. — *N. Am. Wildl. Conf.*, 1942, vol. 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, vol. 24, N 9, p. 769—805.
- Jenkins T. M. Social structure, position choice and microdistribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. — *Anim. Behav. Monogr.*, 1969, vol. 2, p. 57—123.
- Keller A. Die Drift und ihre ökologische Bedeutung Experimentelle Untersuchung an *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) in einem Fließwassermodell. — *Schweizerische Z. Hydrologie*, 1975, vol. 37, N 2, p. 294—331.
- Kingsbury P. D. Effects of an aerial application of the synthetic pyrethroid permethrin on a forest stream. — *Manitoba Entomol.*, 1976, vol. 10, p. 9—17.
- Lavandier P., Capblancq J. Influence des variations d'oxygène dissous sur les invertébrés benthiques d'un ruisseau des Pyrénées centrales. — *Ann. Limnol.*, 1975, vol. 11, N 1, p. 101—106.
- Lehmann U. Stromaufwärts gerichteter Flug von *Philopotamus montanus*. — *Oecologia*, 1970, vol. 4, p. 163—175.
- Madsen B. L. Om rytmisk aktivitet hos døgnfluenymfer. — *Flora og Fauna*, 1966, vol. 72, N 4, p. 148—154.
- Madsen B. L. A comparative ecological investigation of two related mayfly nymphs. — *Hydrobiologia*, 1968, vol. 31, p. 337—349.
- Madsen B. L., Bengtson J., Butz I. Upstream movement by some Ephemeroptera species. — *Arch. Hydrobiol.*, 1977, vol. 81, N 1, p. 119—127.
- 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, vol. 22, p. 173—190.
- Mason J. C. Hypoxial stress prior to emergence and competition among coho salmon fry. — *Ibid.*, 1969, vol. 26, p. 63—91.
- Meir P. G., Bartholomae P. G. Diel periodicity in the feeding activity of *Potamanthus myops* (Ephemeroptera). — *Arch. Hydrobiol.*, 1980, vol. 88, N 1, p. 1—8.
- McLay C. L. A study of drift in the Kakanui River, New Zealand. — *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 1968, vol. 19, p. 138—149.
- Minckley W. L. Upstream movements of *Cammarus* (Amphipoda) in Doe Run, Meade County, Kentucky. — *Ecology*, 1964, vol. 45, p. 195—197.
- Minshall G. W., Wigner P. V. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. — *Ibid.*, 1968, vol. 49, N 3, p. 580—582.

- Moon H. P. An Investigation of the Movements of Freshwater Invertebrate Faunas. — *J. Anim. Ecol.*, 1940, vol. 9, N 1, p. 76—83.
- Morris L. A., Langemeier R. N., Russell T. R., With A. Jr. Effects of main stem impoundments and channelization upon the limnology of the Missouri River, Nebraska. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1968, vol. 97, p. 380—388.
- Müller K. Investigations on the organic drift in North Swedish streams. — *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 1954, vol. 35, p. 133—148.
- Müller K. Diurnal rhythm in «organic drift» of *Gammarus pulex*. — *Nature*, 1963a, vol. 198, p. 806—807.
- Müller K. Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der «Organischen Drift». — *Naturwissenschaften*, 1963b, vol. 50, p. 161.
- Müller K. Temperatur und Tagesperiodik der «Organischen Drift» von *Gammarus pulex*. — *Ibid.*, 1963c, vol. 50, p. 410—411.
- Müller K. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. — *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 1966, vol. 56, p. 93—142.
- Müller K. Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa. — *Osterr. Fischerei*, 1970, vol. 23, p. 111—117.
- Müller K. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1974, vol. 5, p. 309—323.
- Needham P. R. A quantitative study of the fish food supply in selected areas. — *N. Y. Cons. Dept. Suppl. Ann. Rep.*, 1928, vol. 17, p. 192—206.
- O'Donnell 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, vol. 43, p. 201—255.
- Ohgushi R., Saito Y. Ecological notes on the stream drifts in River Ukawa. — *Jap. J. Ecol.*, 1963, vol. 13, p. 28—35.
- Otto C. Factors affecting the drift of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) Larvae. — *Oikos*, 1976, vol. 27, N 1, p. 93—100.
- Pearson W. D., Franklin D. R. Some factors affecting drift rates of *Baetis* and *Simuliidae* in a large river. — *Ecology*, 1968, vol. 49, N 1, p. 75—81.
- Pearson W. D., Kramer R. H. A drift sampler driven by a waterwheel. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1969, vol. 14, N 3, p. 462—465.
- Pearson W. D., Kramer R. H. Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream. — *Ecol. Monogr.*, 1972, vol. 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, vol. 8, N 4, p. 273—268.
- 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, vol. 8, p. 583—603.
- 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, vol. 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, vol. 12, N 10, p. 753—763.
- Schumacher H. Kompensation der Abdrift von Köcherfliegen-Larven. — *Naturwissenschaften*, 1969, vol. 56, p. 378.
- Schwarz P. Autoökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten. T. 1, 2. — *Arch. Hydrobiol.*, 1970, vol. 67, p. 103—172.
- Stätzner B., Stechmann D. Der Einfluss einer mechanischen Entkrautungsmassnahme auf die Driftarten der Makroinvertebraten in Unteren Schierenseebach. — *Faun. Ökol. Mitt.*, 1978, vol. 5, N 5—6, p. 93—109.
- Stoneburner D. L., Smock L. A. Seasonal fluctuations of macroinvertebrate drift in a South Carolina Piedmont stream. — *Hydrobiologia*, 1979, vol. 63, N 1, p. 49—56.
- 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, vol. 9, p. 13—24.
- Thomas A. G. B. Epheméroptères du sudouest de la France. 1. Migrations d'images a haute altitude. — *Ann. Limnol.*, 1975, vol. 11, N 1, p. 47—66.
- Townsend C. R., Hildrew A. G. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. — *J. Anim. Ecol.*, 1976, vol. 45, N 3, p. 753—772.
- Ulfstand S. Benthic animal communities in Lapland streams. 1968. 120 p. (*Oikos Suppl.*; Vol. 10).
- 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, vol. 8, N 4, p. 259—268.
- Waters T. E. Standing crop and drift of stream bottom organisms. — *Ecology*, 1961, vol. 42, N 3, p. 532—537.
- Waters T. F. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. — *Ibid.*, 1962, vol. 43, p. 316—320.

- Waters T. F. Interpretation of invertebrate drift in streams.—*Ibid.*, 1965, vol. 46, N 3, p. 327—334.
- Waters T. F. Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate.—*Ibid.*, 1966, vol. 47, N 4, p. 595—604.
- Waters T. F. Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate.—*Ibid.*, 1968, vol. 49, p. 152—153.
- Waters T. F. Diel patterns of aquatic invertebrate drift in stream of northern Utah.—*Proc. Utah Acad. Sci. Arts Lett.*, 1969, vol. 46 (pt 2), p. 109—130.
- Waters T. F. The drift of stream insects.—*Ann. Rev. Entomol.*, 1972, vol. 17, p. 253—272.
- Waters T. F., Hokenstrom J. C. Annual production and drift of the stream amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota.—*Limnol. and Oceanogr.*, 1980, vol. 25, N 4, p. 700—710.
- Williams D. D., Hynes H. B. N. The recolonization mechanisms of stream benthos.—*Oikos*, 1976, vol. 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, vol. 99, p. 782—788.
- Zimmer D. W. Observations of invertebrate drift in the Skunk River Iowa.—*Proc. Iowa Acad. Sci.*, 1976, vol. 82, N 3—4, p. 175—178.