

УДК 57+92
Л93

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
Ульяновского государственного
педагогического университета
имени И.Н.Ульянова

Любищевские чтения – 2013.

Л93 Современные проблемы эволюции и экологии.
Сборник материалов международной конференции
(Ульяновск, 5–7 апреля 2013 г.) – Ульяновск: УлГПУ, 2013. –
496 с.

ISBN 978-5-86045-601-3

Оргкомитет: Р. Г. Баранцев (Санкт-Петербург), Р. М. Зелеев
(Казань), А. Б. Савинов (Нижний Новгород),
А. В. Масленников (Ульяновск), Е. А. Артемьева
(Ульяновск), О. Ю. Марковцева (Ульяновск), О. Е.
Бородина (Ульяновск), С. А. Малявин (Санкт-Петербург)

Представлены тексты докладов очередных XXVII Чтений памяти
А.А. Любищева.

Статьи публикуются в авторской редакции.

ISBN 978-5-86045-601-3



© Оргкомитет Любищевских чтений, 2013

Богатов В.В.

ДРИФТ РЕЧНЫХ БЕНТОСНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ЕГО ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

vibogatov@rambler.ru

Под *дрифтом* речных бентосных беспозвоночных понимают их перемещение в речном потоке вниз по течению [Waters, 1972]. Кроме донных беспозвоночных с водной массой перемещаются микроорганизмы, водоросли, планктонные животные, а также взвешенные и растворенные органические вещества. Движущую силу потока использует молодь многих видов рыб при покатных миграциях [Павлов и др., 2007; и др.]. Таким образом, за счет дрифта гидробионтов происходит масштабное расселение водных организмов, осуществляются внутривидовые связи и контакты между сообществами на нижележащих по течению участках русла с вышележащими, образуется поток питательных веществ.

Массовый дрифт бентосных беспозвоночных, среди которых особую роль играют личинки амфибиотических насекомых, имеет важное значение в функционировании речных экосистем [Waters, 1972]. Мигрирующими в толще воды донными животными питаются мальки рыб. За счет дрифта беспозвоночных обеспечивается транспорт кормовых организмов с высокопродуктивных мелководных участков реки в места массового скопления рыб, например, в заводи [Mason, Chapman, 1965]. Было установлено, что скат молоди лососей рода *Oncorhynchus* совпадает с периодом максимальной интенсивности дрифта беспозвоночных [Леванидова, Леванидов, 1962], вследствие чего дрейфующие организмы могут играть роль «буфера», смягчающего выедание мальков хищниками.

Обычно различают «активный» или «поведенческий» дрифт (*active or behavioral drift*) донных беспозвоночных, который осуществляется в результате самостоятельного подъема гидробионтов в толщу воды (такой подъем обычно происходит в ночной период), и «пассивный/постоянный» дрифт (*passive or constant drift*), – иногда его называют «непрерывным» дрифтом (*continuous drift*), – в котором участвуют организмы, случайно оторвавшиеся от субстрата (рис. 1). Если в результате дрифта гидробионтов их биомасса на грунте уменьшается, увеличивается или остается неизменной, то говорят, соответственно, об «отрицательном», «положительном» и «нейтральном» дрифте [Богатов, 1988]. Дрифт зрелых куколок или нимф амфибиотических насекомых, сопровождающийся массовым вылетом имаго, называют «предимагинальным» дрифтом. В особых случаях выделяют «катастрофический» дрифт (*catastrophic drift*), который может быть вызван как экстремальными природными явлениями (например, крупными или катастрофическими паводками), так и антропогенными факторами (например, при залповом сбросе загрязнений). В результате «катастрофического» дрифта на определенных участках водотока происходит резкое изменение структуры или разрушение донных сообществ.

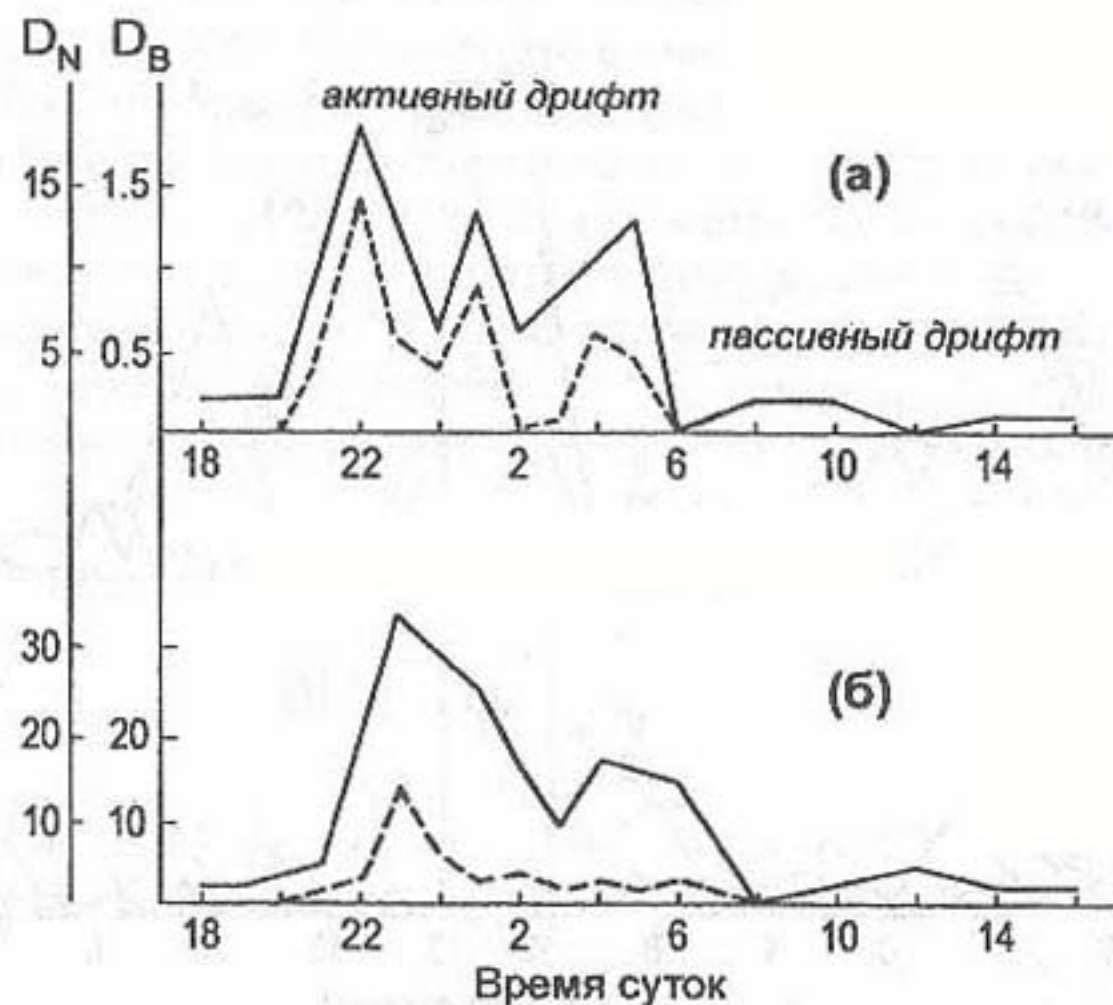


Рис. 1. Дрейфт личинок веснянок – *Ceratiidae* (а) и личинок хирономид (б) в р. Бурее (левый приток Амура) в начале сентября 1976 г.: D_N – численность (сплошная линия), экз. в сачке за 10 мин; D_B – биомасса мигрантов (пунктирная линия), мг. Из: [Богатов, 1994].

Массовый активный подъем беспозвоночных в толщу воды может происходить в короткие промежутки времени, чаще всего он наблюдается в первые часы ночного периода. Этот эффект возникает за счет коллективных (т.е. сходных) свойств гидробионтов (например, реакция на снижение освещенности), благодаря которым беспозвоночные ведут себя как единое целое, в том числе в тех случаях, когда организмы удалены друг от друга на большие расстояния. Тем не менее, на протяжении суток у разных видов и их размерных групп может наблюдаться разная ритмика активности. При определенных условиях активный подъем гидробионтов в толщу воды может происходить в дневное время. Например, в теплый период года на реках российского Дальнего Востока до 90% миграций донных организмов происходит ночью [Богатов, 1994]. Однако в подледный период активный дрейфт гидробионтов наблюдается как в ночные, так и дневные часы (рис. 2), причем численность дневных мигрантов обычно преобладает над численностью ночных [Богатов, Астахов, 2011].

Далеко не все бентосные беспозвоночные участвуют в активном дрейфе. Например, среди донного населения реки Рейн (в пределах французской территории), лишь 18% таксонов составили 98% от общего числа дрейфующих организмов [Cellot, 1996]. Среди активных мигрантов степень участия в дрейфе также может существенно различаться. Особенно это заметно при сравнении отдельных трофических групп беспозвоночных. Например, представители трофической группы соскребателей в дрейфе крайне редки, тогда как личинки насекомых, относящиеся к коллекторам (сборщикам), показывают высокую склонность к дрейфу [Wilzbach et al., 1988].

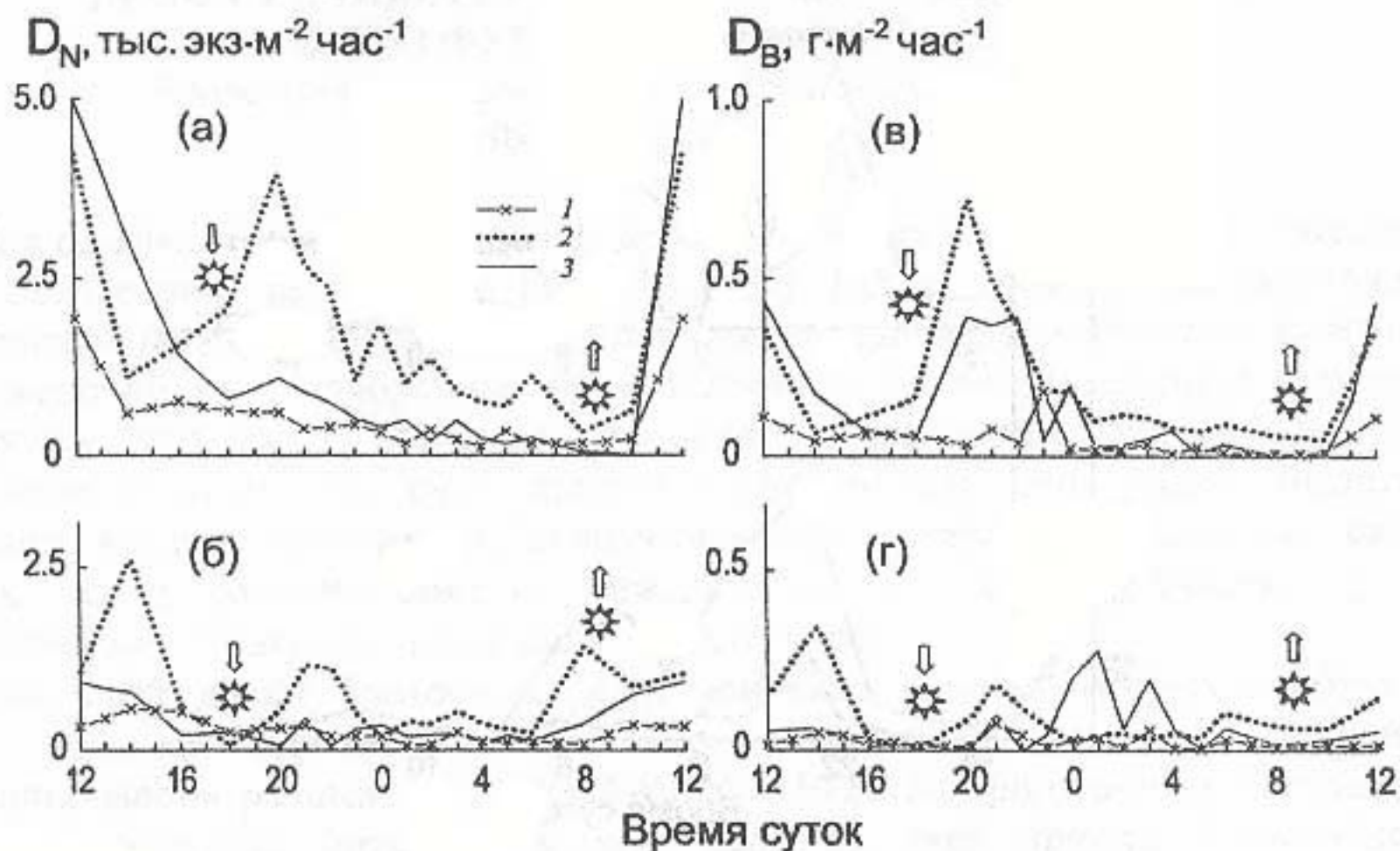


Рис. 2. Суточная динамика численности (D_N , тыс. экз/м²·час) и биомассы (D_B , г/м²·час) дрейфующих беспозвоночных через учетное сечение потока р. Кедровая (юг Приморского края). Даты: а, в – 19–20.12.2006, б, г – 19–20.01.2007; 1 – Diptera, 2 – Ephemeroptera, 3 – прочие беспозвоночные. Стрелками показано время захода и восхода солнца. Из: [Богатов, Астахов, 2011].

Еще на ранних этапах изучения активного дрейфа донных беспозвоночных было установлено, что в реках сносится огромное количество организмов [Тапака, 1960; Waters, 1962; Леванидова, Леванидов, 1962; Müller, 1963 и др.]. В связи с этим у исследователей возник вопрос: каким образом бентосные сообщества рек выдерживают, казалось бы, столь высокий уровень истощения? Были выдвинуты две гипотезы, объясняющие «парадокс» дрейфа: «колониационного цикла» Мюллера [Müller, 1954; 1982] и «компенсирующей продукции» Уотерса [Waters, 1961]. Первая из них относится к амфибиотическим насекомым и включает полет имаго против течения, откладку яиц и массовое отрождение молоди в верховьях водотока, затем дрейфт неполовозрелых личинок для колонизации всех доступных мест обитания и новый полет имаго к верховьям для завершения цикла. Во второй гипотезе утверждается, что компенсация дрейфа донных беспозвоночных происходит за счет их продукции, т.е. уровень сноса особей является некоторой функцией продуктивности популяций. При объяснении причин дрейфа авторы гипотез пришли к заключению, что беспозвоночным в процессе роста требуются для жизни все большие пространства, вследствие чего происходит дрейфт организмов и заселение новых мест обитания.

Для проверки возможного влияния конкурентных отношений между речными бентосными беспозвоночными на их дрейфт автором был использован параметр удельного дрейфа (D_{CB} , сут.⁻¹), представляющий собой отношение интенсивности дрейфа (D_{RB} , мг м⁻² сут.⁻¹) к их биомассе на 1 м² площади грунта (B , мг м⁻²): $D_{CB} = D_{RB}/B$, где D_{RB} – биомасса организмов, сносимых за сутки через сечение потока,

с шириной, равной 1 м, и высотой, равной глубине участка (h , м) в исследуемый момент времени [Богатов, 2005]. В результате проведенной на предгорных реках юга Дальнего Востока России оценки удельного дрефта (D_{CB}) у двух разных групп беспозвоночных (амфиподы *Gammarus lacustris* и личинки поденок), была получена отрицательная корреляция данного параметра с биомассой гидробионтов (рис. 5). В летний период коэффициент корреляции отмеченной взаимосвязи для *G. lacustris* и личинок поденок составил -0.51 и -0.43 соответственно. Таким образом, полученные результаты расчетов вошли в противоречие с гипотезой, объясняющей дрефт организмов конкурентными отношениями между животными за субстрат и пищу.

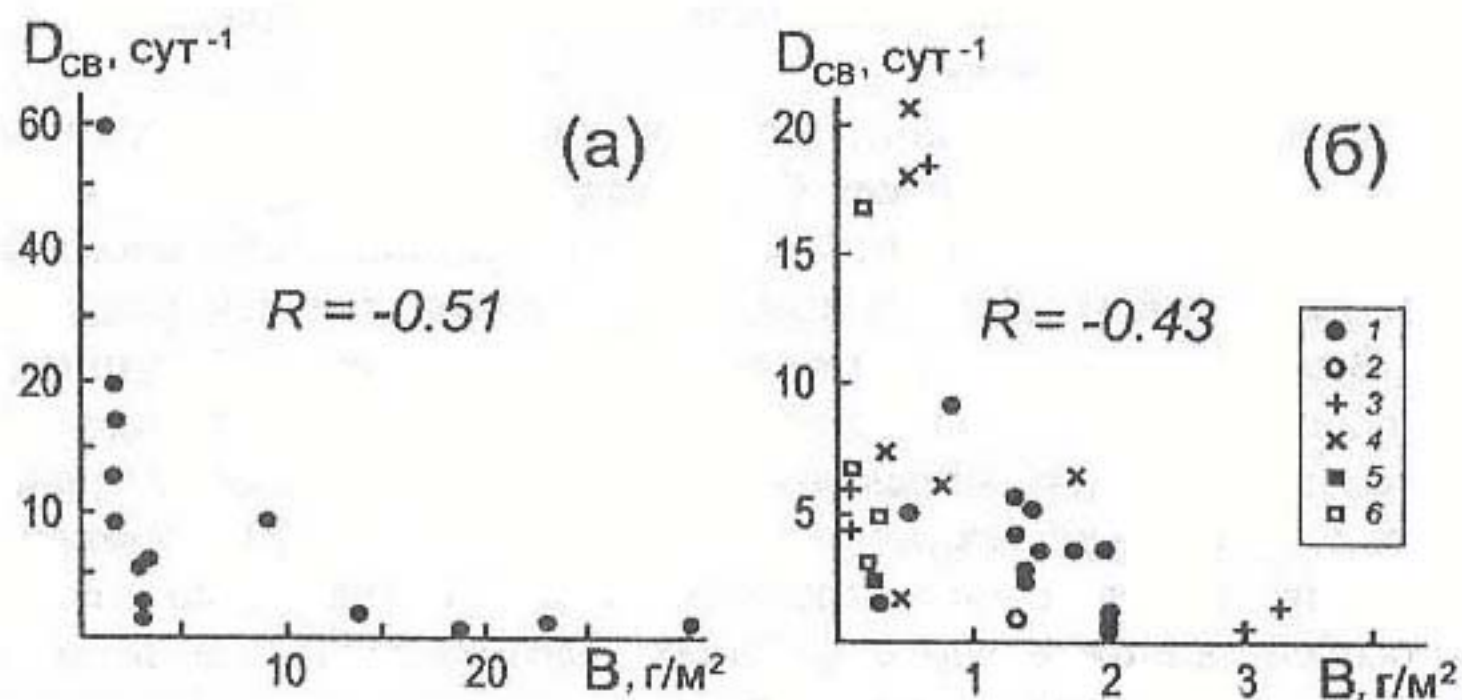


Рис. 3. Связь между удельным дрефтом гидробионтов (D_{CB} , сут.⁻¹) в реках бассейна нижнего Амура (теплые сезоны) и их биомассой на грунте (B , г/м²): а – *Gammarus lacustris*; б – личинки насекомых (1 – *Cinygmula altaica*, 2 – *Cinygmula* sp., 3 – *Pseudocloeon fenestratum*, 4 – *Ephemerella aurivillii*, 5 – *Baetis* sp., 6 – личинки – *Baetis biocudatus*); R – коэффициент корреляции. Из: [Богатов, 1994].

Несомненно, высокая плотность организмов, особенно при массовом отрождении молоди, а также активный рост гидробионтов относятся к важнейшим факторам, содействующим дрефту. В то же время, по-видимому, не существует какого-либо доминирующего фактора, определяющего дрефт беспозвоночных (рост, питание, циркадные ритмы, гидрологические и химические факторы, случайные воздействия и т.п.). Причины, определяющие уровень дрефта, по-видимому, могут быть разные не только у разных видов, но и у размерных групп гидробионтов, и даже у одних и тех же по размеру организмов. Причем особи одних и тех же видов в определенных условиях могут вести себя по-разному. Не исключено, что отдельные беспозвоночные – участники дрефта – способны несколько раз за сутки подниматься в толщу воды, в то время как некоторая часть особей может вообще не участвовать в дрефте. По крайней мере, известно, что, например, молодь речных полупроходных и жилых видов рыб четко разделяется на две группы – участвующие и неучаствующие в покатной миграции [Павлов и др., 2007]. На сходное поведение многих донных беспозвоночных указывает то обстоятельство, что даже у самых активных видов-мигрантов на верхних участках жизненного пространства все равно остаются особи, которые именно здесь завершают свой цикл развития [Богатов, 2005].

Отрицательная корреляция удельного дрефта с биомассой гидробионтов указывает на отсутствие значимого влияния конкуренции за место и пищу на дрефт организмов и, по-видимому, может иметь разное функциональное значение. Что касается амфипод, то в этом отношении интересны результаты лабораторных экспериментов Вильямса и Мура (Williams, Moore, 1985) с *Gammarus pseudolimnaeus*. Эти авторы добавляли в проточные резервуары по 20, 50, 200 и 600 особей гаммарид и затем наблюдали изменение их дрефта. Оказалось, что при добавлении в резервуар дополнительных особей показатели дрефта амфипод заметно снижались. Вильямс и Мур выдвинули гипотезу, что уменьшение дрефта *G. pseudolimnaeus* было связано с пищевым поведением этих рачков, которые демонстрировали коллективный тип питания и в период потребления пищи собирались в больших количествах (например, 900 экз. на 0.1 м² на площади грунта).

У личинок поденок снижение показателей удельного дрефта с увеличением их биомассы на грунте скорее всего может быть связано с формированием стайного поведения этих беспозвоночных, обеспечивающего им предстоящий массовый (т.е. одновременный) вылет имаго. Дело в том, что у имаго поденок редуцированы ротовые органы. Вылетевшие насекомые живут всего несколько дней, а то и часов и не отличаются хорошими летными качествами. Их спаривание обычно происходит в условиях одновременного вылета и последующего роения. Таким образом, снижение удельного дрефта у более взрослых личинок может быть связано с формированием стайного поведения поденок и необходимостью максимально возможной концентрацией особей на определенных участках водотока задолго до их массового вылета. Пока еще неизвестны особенности данного процесса. Очевидно, что массовый вылет имаго обусловлен не только сходными экологическими условиями на определенных участках рек, но и наличием у взрослых личинок насекомых стайного инстинкта. В то же время для выявления механизмов формирования стайного инстинкта на этапе личиночной стадии требуются дальнейшие исследования.

Литература

- Богатов В.В. Классификация дрефта речного бентоса // Гидробиол. журн., 1988. – Т. 24. № 1. – С. 29–33.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.
- Богатов В.В. Основные методы изучения дрефта речного бентоса // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – Вып. 3. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – С. 5–17.
- Богатов В.В., Астахов М.В. 2011. Подледный дрефт беспозвоночных на предгорном участке реки Кедровая (Приморский край) // Биология внутр. вод, 2011. – № 1. – С. 62–70.
- 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.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. – М.: Наука, 2007. – 213 с.
- Cellot B. Influence of side-arms on aquatic macroinvertebrate drift in the main channel of a large river // Freshwat. Biol., 1996. – V. 35. – P. 149–164.
- Mason J.C., Chapman D.W. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels // J. Fish. Res. Bd. Can., 1965. – V. 22. – P. 173–190.

Müller K. Investigations on the organic drift in North Swedish streams // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1954. – V. 35. – P. 133–148.

Müller K. 1963. Diurnal rhythm in 'organic drift' of *Gammarus pulex* // Nature, 1963. – V. 198. – P. 806–807.

Müller K. The colonization cycle of freshwater insects // Oecologia, 1982. – V. 52. – P. 202–207.

Tanaka H. On the daily change of the drifting animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects (Japanese, English summary) // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 1960. – V. 9. – P. 13–24.

Waters T.F. Standing crop and drift of stream bottom organisms // Ecology, 1961. – V. 42. – P. 532–537.

Waters T.F. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates // Ecology, 1962. – V. 43. – P. 316–320.

Waters T.F. The drift of stream insects // Ann. Rev. Entomol., 1972. – V. 17. – P. 253–272.

Williams, D.D., and K.A. Moore, 1985. The role of semiochemicals in benthic community relationships of lotic amphipod *Gammarus pseudolimnaeus*: a laboratory analysis // Oikos, 1985. – V. 44. – P. 280–286.

Wilzbach M.A., Cummins K.W., Knapp R. Toward a functional classification of stream invertebrate drift // Verh. Intern. Verein. Limnol., 1988. – V. 23. – P. 1244–1254.

Резюме

Дается определение дрефта речного бентоса и его классификация. Кратко анализируется состав и суточная периодичность дрефта. Приводятся материалы о значении дрефта в функционировании сообществ ритрона. Обсуждается связь дрефта донных беспозвоночных с их плотностью на грунте в условиях формирования стайного поведения организмов.

Summary

The drift of stream benthic hydrobionts is defined and its classification is described. The structure and daily periodicity of the drift are briefly analyzed. Materials about the value of drift in functioning of rhithron communities are listed. The connection between the drift of the invertebrates and their density on the bottom during conditions of the gregarious behavior's formation is discussed.

Брынцев В.А.

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ. ЦИКЛЫ И КАЧЕСТВЕННЫЕ ПЕРЕХОДЫ

Московский государственный университет леса, Мытищи, Московской обл.

bryntsev@mail.ru

В последнее время все чаще ставится вопрос о новом более широком синтезе наиболее известных эволюционных направлений: Ламаркизм-Номогенез-Дарвинизм (Зусмановский, 2011). Необходимость в этом назрела, однако встает вопрос, на каких основаниях он должен осуществляться, поскольку положения данных эволюционных направлений часто отрицают друг друга.

Эволюция не может быть описана одним перечислением принципов и факторов без описания взаимодействия этих факторов и следствий, которые из этого вытекают,