

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 3

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1984

УДК 574.91 : 595(551.482)

ЗНАЧЕНИЕ БЕНТОСТОКА В ПРОЦЕССАХ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОДУЦИРОВАНИЯ В РЕКАХ

В. В. Богатов

Для сопоставления дрефта донных беспозвоночных с плотностью организмов на дне и величиной суточной продукции их популяций предложены новые показатели: минимальная дистанция дрефта и его интенсивность. Минимальная дистанция дрефта находится в отрицательной корреляции с биомассой животных на грунте и в положительной — с интенсивностью дрефта. Дрефт гидробионтов редко превышает величину их продукции. Предполагается, что в результате дрефта донное сообщество водотока способно переходить в более устойчивое состояние.

В большинстве рек с быстрым течением планктон практически отсутствует и основным источником пищи для многих рыб служат донные беспозвоночные. При этом важное значение имеет дрефт бентосных организмов, под которым понимают перемещение беспозвоночных животных в речном потоке вниз по течению.

Уже первые исследования бентостока показали, что в реках сплосится огромное количество организмов. Поэтому 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 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. Уотерс (Waters, 1972) после анализа многочисленных наблюдений, выполненных разными авторами, пришел к заключению, что два элемента гипотезы Мюллера (дрефт донных беспозвоночных и их перемещения к верховьям), по-видимому, друг с другом не связаны. Для объяснения механизма регуляции плотности популяций Уотерс (Waters, 1961) предложил новую гипотезу, в которой независимо от направления полета имаго допускается компенсация дрефта за счет их продукции. Однако существующие показатели, которыми до сих пор оценивался спос бентоса, не позволили подтвердить предложенную Уотерсом гипотезу.

Дело в том, что в подавляющем большинстве работ дрефт донных беспозвоночных измеряется количеством (биомассой) мигрантов, сносимых через единицу площади живого сечения потока либо через сечение реки в единицу времени, или количеством (биомассой) животных, находящихся в единице объема воды либо отловленных ловушкой в единицу времени. Эти параметры в сильной степени зависят от гидродинамики потока, что обуславливает определенные трудности при их сопоставлении и систематизации. Так, Уотерс (Waters, 1972), проанализировав 115 источников, смог сопоставить дрефт гидробионтов в разных водотоках только по четырем работам. В этом же обзоре для сравнения интенсивности дрефта в реках, имеющих разный сток, Уотерс предложил количество (биомассу) организмов, снесенных за сутки через сечение реки, делить на расход воды. Тем самым, как указывает автор, обеспечивается оценка средней плотности мигрантов при едином расходе воды, равном $1 \text{ м}^3/\text{с}$. Фактически показатель Уотерса обозначает лишь среднее за сутки количество организмов, находившихся в $86\,400 \text{ м}^3$ воды, поскольку $1 \text{ м}^3/\text{с} \times 86\,400 \text{ с} (24 \text{ ч}) = 86\,400 \text{ м}^3$.

К сожалению, перечисленные выше показатели не позволяют сравнивать дрефт организмов с учетом их плотности поселения на грунте.

Предложенные для этих целей отношения количества организмов, находящихся в 1 м^3 воды (Radford, Hartland-Rowe, 1971) либо в толще воды над 1 м^2 площади грунта (Elliott, 1965), к величине плотности поселения животных на площади дна в 1 м^2 , не учитывают скорость течения. Это их существенный недостаток, поскольку при одинаковых значениях показателей снос будет больше на тех участках рек, где скорость потока выше. Отсутствие возможности оценки бентостока как с учетом плотности гидробионтов на грунте, так и с учетом гидродинамики водотока крайне затрудняло изучение связи дрефта бентосных животных и их продукции.

В задачу наших исследований входило изучение соотношения величины дрефта беспозвоночных и их продукции. При этом основное внимание уделялось поиску количественных оценок дрефта организмов, учитывающих не только гидрологию водотока, но и динамику популяций, величину их продукции.

Материалом для исследований послужили полевые наблюдения над сообществами донных животных на двух створах р. Ухта (расстояние между створами 160 м) и на р. Пильде (бассейн Нижнего Амура, 1977—1979 гг.). Кроме того, использованы литературные данные.

Для изученных водотоков характерен гравийно-галечный грунт, на котором преобладали амфиподы, личинки поденок, ручейпиков, веснянок и хирономид. Продукция их популяций рассчитывалась с использованием величин удельной продукции, приведенных в работе В. Е. Заики (1972). Для характеристики условий в местах обитания гидробионтов выполнены измерения расхода и скорости течения воды.

Ранее (Богатов, 1979) нами было показано, что величина дрефта донных животных N_d , выраженная численностью (биомассой) особей, пронесенных за определенное время через элементарную площадь живого сечения потока шириной l и высотой, равной глубине, определяется миграционной активностью животных M , измеряемой количеством (биомассой) организмов, перешедших за то же время в толщу воды с площади дна, равной l^2 , и дистанцией их дрефта L :

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

Отсюда следует, что непосредственно плотность поселения N , выраженная численностью (биомассой) особей, обитающих на площади дна, равной l^2 , не связана с величиной дрефта N_d . Однако N при $N=M$ будет определять максимально возможные значения M . В этой ситуации L будет иметь минимальные значения, или, исходя из уравнения (1),

$$L_{\min} = N_d l / M_{\max}, \quad (2)$$

а поскольку $M_{\max} = N$, то

$$L_{\min} = N_d l / N. \quad (3)$$

Из уравнения (3) видно, что сопоставить величину дрефта организмов с учетом их плотности поселения на грунте можно с использованием показателя L_{\min} , который означает дистанцию, на которую в водотоке могут переместиться донные беспозвоночные в том случае, если при наблюдаемой величине сноса в перемещении будут участвовать все особи популяции. Важно, что при этом автоматически учитывается и гидродинамика потока.

Если отбор проб дрефта производится на плесах, то среди дрейфующих организмов часто отмечается высокое количество животных, обычно обитающих на перекатах. Понятно, что в этом случае L_{\min} необходимо рассчитывать по плотности поселения, отмеченной на перекате. И наоборот, если на перекате среди мигрантов отмечены беспозвоночные, местообитание которых приурочено к плесам, то в данной

ситуации L_{\min} следует рассчитывать по плотности гидробионтов, которой они достигали на плесах. В обоих случаях обязательно учитывать степень сужения или расширения русла реки на перекате либо на плесе. Так, если дрейф животных на плесе приходится сопоставлять с их плотностью поселения на 1 м^2 площади дна переката, т. е. $l=1 \text{ м}$, то величина N_d на плесе рассчитывается для элементарной площади сечения потока S , равной

$$S = (1 \text{ м} \cdot l_1/l_2) h \text{ м}, \quad (4)$$

где l_1 и l_2 — ширина плеса и переката соответственно; h — глубина плеса.

Расчеты L_{\min} , проведенные нами, например, для популяций *Gammarus lacustris* в р. Ухте и Пильде, показали, что этот параметр при

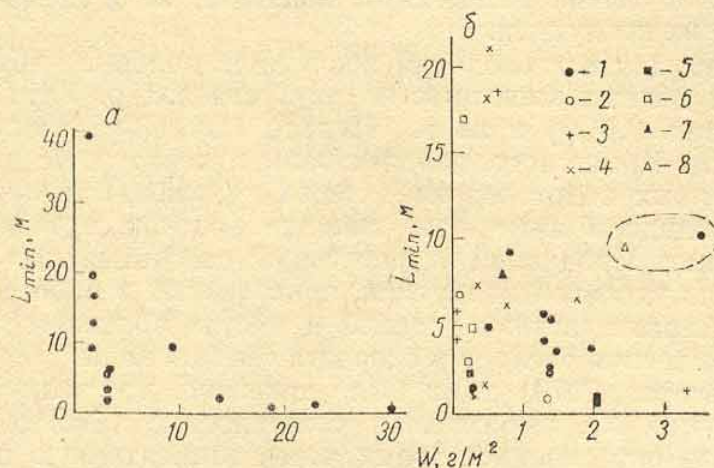


Рис. 1. Связь между минимальной дистанцией дрейфа гидробионтов (L_{\min}) и их биомассой на грунте (W):
 а—*Gammarus lacustris*; б— личинки насекомых: 1— *Cinygmula altaica*, 2—*Cinygmula* sp., 3—*Pseudocloeon fenestratum*, 4—*Ephemera aurivillii*, 5—*Baetis* sp., 6— личинки веснянок, 7—*Baetis bioculatus*, 8—*Ameletus montanus*.

$l=1 \text{ м}$ имеет значительную отрицательную корреляцию (коэффициент корреляции $r=-0,51$) с биомассой амфипод на 1 м^2 площади дна (рис. 1а). Поскольку высокая биомасса рачков на грунте создавалась главным образом за счет взрослых особей, можно допустить, что полученная зависимость объясняется не чрезмерной плотностью организмов, а более низкой интенсивностью миграций у взрослых гаммарусов, так как известно, что у гидробионтов, различающихся по возрасту, наиболее активно в сносе участвуют особи более ранних стадий развития (Богатов, 1979а). Значительная вариабельность при низкой биомассе животных объясняется относительно более высоким в этом случае значением молоди амфипод, обладающих по сравнению со взрослыми организмами меньшей устойчивостью к изменяющимся факторам среды.

Отрицательная корреляция L_{\min} гидробионтов с их биомассой на грунте ($r=-0,43$) отмечена и для массовых видов личинок насекомых (рис. 1б). Как и у амфипод, при низкой биомассе личинок наблюдалась значительная изменчивость интенсивности их сноса. Отметим, что высокие показатели L_{\min} у *Cinygmula altaica* и *Ameletus montanus*, выделенные на рис. 1б пунктирным кругом, характеризовали популяции животных, в которых многие особи находились на последних стадиях развития и следовало ожидать массовый вылет имаго. Так как известно, что перед вылетом имаго активность личинок насекомых повышается (Stoneburner, Smock, 1979), при расчете коэффициента корреляции эти точки не учитывались.

Полученные нами результаты позволили критически подойти к общепринятой гипотезе, объясняющей дрейфт организмов конкурентными отношениями между животными за субстрат и пищу. По-видимому, утверждение о том, что конкуренция, вызванная перенаселением, является основной причиной дрейфа, нет оснований считать убедительным. Можно предположить, что ослабление конкурентных связей гидробионтов лучше рассматривать как один из результатов дрейфа организмов, а не как его причину.

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

$$C = (B_n/P_n) \cdot 100\%, \quad (5)$$

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

При определении границ популяций важно, что для видов, обитающих в условиях быстрого или медленного течения, плесы или перекаты не являются преградой, препятствующей расселению животных. Истинная дистанция, на которую перемещаются дрейфующие беспозвоночные, например в период частых летних паводков, может составлять от нескольких десятков до нескольких сотен метров в сутки (Богатов, 1983). Поскольку продолжительность жизненного цикла амфипод и некоторых массовых видов личинок насекомых составляет около двух лет, можно с уверенностью сказать, что отдельные гидробионты в процессе онтогенеза благодаря активным миграциям способны осуществлять перенос генетической информации на достаточно большие расстояния. Таким образом, в исследованных нами полугорных потоках, имеющих, как правило, однотипный характер грунта, за территорию популяции можно считать весь отрезок реки, на котором обитает данный вид.

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

При расчете интенсивности сноса бентосных животных в р. Ухте (табл. 1) оказалось, что биомасса B_n сносимых *G. lacustris* при L_{\min} до 15 м не превысила продукцию популяции, показатель C находился в пределах 10—80%. Только в период паводка 1978 г. биомасса мигриру-

ющих амфипод превышала их продукцию в реке. Понятно, что в результате такого дрефта биомасса популяции гаммарусов должна уменьшаться. У личинок поденок B_n даже в периоды паводков оказалась значительно ниже величины их продукции и C в среднем составила 5—10%.

Таблица 1

Интенсивность дрефта гидробионтов в р. Ухте

Вид	Дата	Q, м ³ /с	Створ	S ₁ , тыс. м ²	W, г/м ²	P _n , B _n ,		C, %
						г/сутки		
<i>Gam. lacustris</i>	19—20	0,12	В	10	2,44	122	97,5	80
	VIII.77		Н				21,7	18
	23—24	0,24	В	10	2,44	122	90,5	74
	VIII.77		Н				71,1	58
	24—25	0,38	В	10	2,44	122	88,1	72
	VIII.77		Н				21,9	18
	20—21	0,58	В	15	1,51	113	171	150
	VIII.78		Н				118	104
	21—22	1,12	В	15	1,51	113	237	209
	VIII.78		Н				253	223
15—16	0,54	Н	12,5	13,82	864	108	13	
VII.79								
9—10	0,45	Н	12,5	22,79	912	175	19	
X.79								
<i>Cin. altaica</i>	19—20	0,12	В	10	1,71	308	10,2	3
	VIII.77		Н				3,6	1
	23—24	0,24	В	10	1,71	308	29,8	10
	VIII.77		Н				4,9	2
	24—25	0,38	В	10	1,71	308	17,5	6
	VIII.77		Н				12,3	4
	20—21	0,58	В	15	1,64	443	25,8	6
	VIII.78		Н				21,0	5
	21—22	1,12	В	15	1,64	443	46,6	11
	VIII.78		Н				53,2	12
15—16	0,54	Н	12,5	0,50	113	9,9	9	
VII.79								
9—10	0,45	Н	12,5	0,29	40	3,4	9	
X.79								
<i>Am. montanus</i>	15—16	0,54	Н	12,5	2,45	551	94,2	17
VII.79								
<i>Ps. fenestratum</i>	15—16	0,54	Н	12,5	0,06	13,5	1,4	10
	VII.79							
	18—19	1,59	Н	17,5	0,65	159	93,1	58
	IX.79							
9—10	0,45	Н	12,5	0,05	6,9	1,7	25	
X.79								
<i>Eph. aurivillii</i>	15—16	0,54	Н	12,5	0,45	101	2,9	3
	VII.79							
	18—19	1,59	Н	17,5	0,78	191	36,8	19
	IX.79							
9—10	0,45	Н	12,5	0,35	48	20,8	43	
X.79								

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

Расчет C для гидробионтов (рис. 2) позволил установить высокую положительную корреляцию этого параметра с минимальной дистанцией дрефта у амфипод и личинок поденок. На основании полученных

результатов связь между C и L_{\min} может быть аппроксимирована следующими уравнениями:

для *G. lacustris*, дрейфующих летом:

$$C = 12,24 \pm 2,23L_{\min}^{0,71 \pm 0,09}; \quad (6)$$

для личинок поденок, дрейфующих летом:

$$C = 2,33 \pm 0,27L_{\min}^{0,82 \pm 0,12}; \quad (7)$$

для личинок поденок, дрейфующих осенью:

$$C = 7,40 \pm 1,45L_{\min}^{0,71 \pm 0,12}. \quad (8)$$

Таким образом, для определенных участков рек открывается возможность рассчитывать C через L_{\min} , найти которую значительно проще, чем P_n . Нетрудно заметить, что между уравнениями (6), (7) и (8) при принятом уровне достоверности имеются статистически достоверные различия, которые объясняются разной величиной удельной продукции, зависящей как от температурных условий водотока, так и от систематического положения гидробионтов.

При расчете C для *G. lacustris* в р. Пильде оказалось, что доля продукции популяции, изымаемая в результате дрейфа с участка, расположенного выше места наблюдения, уменьшалась с 5,6% в верховьях реки до 1,6% на среднем течении (табл. 2). Таким образом, по мере удаления от истока реки все большая часть продукции популяции распределяется внутри экосистемы данного водотока. Поэтому для каждого отрезка реки связь L_{\min} с C будет иметь свои особенности. Этот вывод подтверждают рассчитанные нами по данным Пирсона и Крамера (Pearson, Kramer, 1972) результаты распределения продукции у *Oligophlebodes sigma* и *Baetis bicaudatus* в небольшой горной реке Темпл Фок (Юта, США). Станции наблюдения здесь располагались в 0,2, 1,8 и 4,2 км от истока, а средняя площадь дна реки составляла между истоком и 1-й станцией 620 м², между 1-й и 2-й станциями — 5856 м² и между 2-й и 3-й станциями — 9504 м². Оказалось, что, за небольшим исключением, в Темпл Фок, так же как и в р. Пильде, по мере удаления створа наблюдения от истока доля продукции, изымаемая с участка, находящегося выше выбранного створа, закономерно снижалась, хотя общий дрейфт гидробионтов в ряде случаев увеличивался (табл. 3).

Очевидно, что для оценки величины удаляемой биомассы животных из сообщества организмов, находящихся на участке, ограниченном верхним и нижним створами, необходимо знать величину биомассы на входе в систему, т. е. производить отбор проб дрейфа и на верхнем створе.

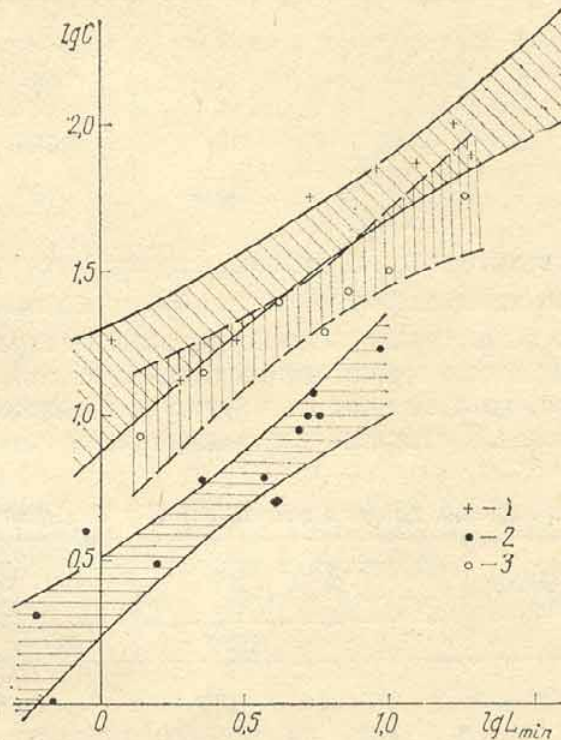


Рис. 2. Связь между показателем интенсивности дрейфа (C) и минимальной дистанцией дрейфа (L_{\min}) у *G. lacustris* (1) и у личинок поденок летом (2) и осенью (3). Масштаб логарифмический.

В этом случае C будет рассчитываться как

$$C = \frac{B_n'' - B_n'}{P_n'} 100, \quad (9)$$

где P_n' — суточная продукция организмов популяции, находящихся на участке реки между двумя створами; B_n' и B_n'' — биомасса организмов, снесенных за сутки через сечение реки на верхнем и нижнем створе со-

Интенсивность дрефта *G. lacustris* в р. Пильде

Таблица 2

Номер станции	Дата	Q, м³/с	S ₁ , тыс. м²	P _n , B _n		C, %
				кг/сутки		
1	2—3 VII.78	7,6	259	84,5	4,75	5,6
2	7—8 VII.78	15,6	637	107,8	4,28	3,9
3	8—9 VII.78	15,6	724	113,2	3,50	3,1
4	15—16 VII.78	43,9	1799	197,5	3,11	1,6

ответственно. В данном случае продукция из сообщества животных, находящихся на участке, будет изыматься при условии $B_n'' > B_n'$. Однако в практике часто встречаются ситуации, когда $B_n'' < B_n'$, т. е. прирост биомассы может происходить не только за счет продукции гидробионтов, но и за счет их интенсивного дрефта с верхних участков реки. При этом C будет иметь отрицательные значения.

Таблица 3

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

Номер станции	Продукция, г сух. веса/м² за год		Дрефт, г сух. веса через сечение реки за год		C, %	
	1968 г.	1969 г.	1968 г.	1969 г.	1968 г.	1969 г.

O. sigma

1	1,28	1,29	30	134	4	17
2	3,85	3,47	2567	2318	11	11
3	4,30	3,31	5987	1335	9	3

B. bicaudatus

1	1,96	1,95	1342	1990	112	167
2	1,18	1,07	2137	2621	26	35
3	2,13	1,76	1085	4381	4	18

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

Полученные данные позволяют высказать некоторые положения о расчете кормовой базы рыб в водотоках, а также о функциональном смысле дрефта речного бентоса.

В настоящее время при оценке продуктивности водоемов важное значение имеет расчет продукции биоценоза P_b за некоторый период времени t_1, t_2 , при котором учитывается соотношение трофических уровней (Алимов, 1979):

$$P_b = P_f + P_p - A_p, \quad (10)$$

где P_f, P_p — соответственно продукция мирных и хищных животных за время t_1, t_2 , а A_p — ассимилированная за время t_1, t_2 энергия хищниками, входящими в состав сообщества.

В реке часть продукции биоценоза постоянно изымается из системы в результате активного дрефта. В абсолютном выражении величина такого изъятия может иметь высокие значения: так, в р. Пильде суточная биомасса сносимого бентоса составляла 9—13 кг, в р. Ухте общий биосток колебался от 0,04 до 1,1 кг в сутки.

Допустим, что в горных и полугорных водотоках продукты жизнедеятельности хищников, входящих в состав биоценоза, за счет мощного потока воды сносятся вместе с водными массами. Тогда часть продукции донного биоценоза P_b'' , которая за период t_1, t_2 остается на участке выше створа наблюдения, может быть рассчитана из равенства

$$P_b'' = (P_f + P_p) - (B_d + C_p), \quad (11)$$

где B_d — биомасса организмов, снесенных через сечение реки за время t_1, t_2 , а C_p — рацион за время t_1, t_2 хищников, входящих в состав сообщества.

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

Из изложенного выше следует, что в водотоках, где по каким-либо причинам дрефт гидробионтов не происходит, донные биоценозы могут иметь упрощенную структуру. Действительно, в небольшом ручье (о-в Рейнике, Приморский край), вода которого фильтровалась под землю и поэтому возможность изъятия части биомассы организмов через их дрефт отсутствовала, нами на гравийно-галечном грунте в июне было отмечено сообщество, состоящее только из двух видов: *G. lacustris* и *Heptagenia* sp. Возможно, низкое разнообразие и невысокая плотность бентоса в некоторых северных реках Швеции (Ulfstrand, 1968) и Чукотки (Леванидов, 1976, 1977) может также являться следствием снижения активности донных организмов в период полного светового дня. Важно, чтобы пресс хищников при этом был незначителен, что, кстати, и было отмечено В. Я. Леванидовым (1976) в водотоках Чукотки.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
15 июля 1983 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Определение продукции биоценозов. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 139—141.
Алимов А. Ф. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных. — Экология, 1982, № 3, с. 45—51.
Богатов В. В. Методы определения дистанции дрефта донных беспозвоночных (на примере р. Буреи). — Экология, 1979, № 4, с. 82—88.

- Богатов В. В. Активный дрейф донных беспозвоночных в горных и полугорных реках Дальнего Востока.— В сб.: XIV Тихоокеанский научный конгресс (Хабаровск, август 1979). Комитет Л. Тез. докл. М., 1979а, с. 35—37.
- Богатов В. В. Донные беспозвоночные и их дрейф в некоторых реках Дальнего Востока. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, 18 с.
- Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972, 143 с.
- Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова.— В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: Биолого-почвенный ин-т, 1976, т. 36 (139), с. 104—122.
- Леванидов В. Я. Биомасса бентоса некоторых водотоков Чукотского полуострова.— Гидробиол. журнал, 1977, 13, № 1, с. 56—62.
- Уотт К. И. Ф. Концептуальная формулировка и математическое решение практических проблем динамики входов и выходов популяции.— В кн.: Исследования по общей теории систем. М.: Прогресс, 1969, с. 486—503.
- Elliott J. M. Invertebrate drift in a mountain stream in Norway.— Nor. Entomol. Tidsskr., 1965, 13, p. 97—99.
- Müller K. Investigations on the organic drift in North Swedish streams.— Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1954, 35, p. 133—148.
- Paine R. T. Food web diversity and species diversity.— Amer. Nat., 1966, 100, p. 65—75.
- Radford D. S., Hartland-Rowe R. A preliminary investigation of bottom fauna and invertebrate drift in an unregulated and a regulated stream in Alberta.— J. appl. Ecol., 1971, 8, p. 583—603.
- Stoneburner D. L., Smock L. A. Seasonal fluctuations of macroinvertebrate drift in a South Carolina Piedmont stream.— Hydrobiol., 1979, 63, № 1, p. 49—56.
- Ulfstrand S. Benthic animal communities in Lapland streams.— Oikos Suppl., 1968, 10, 120 p.
- Waters T. F. Standing crop and drift of stream bottom organisms.— Ecology, 1961, 42, № 3, p. 532—537.
- Waters T. F., The drift of stream insects.— Ann. Rev. Entomol., 1972, 17, p. 253—272.
- Waters T. F., Hokenstrom J. C. Annual production and of the stream amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota.— Limnol. and Oceanogr., 1980, 25, № 4, p. 700—710.

УДК 591.543.43 : 595.70

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В КРОНЕ БЕРЕЗЫ ИЗВИЛИСТОЙ У СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

И. А. Богачева

Изучали повреждаемость насекомыми-филлофагами различных частей кроны березы извилистой в Приобской лесотундре. Показано, что насекомые предпочитают южную часть кроны и ее отдельные высотные уровни (0—0,5 и 1—2 м). Такое распределение насекомых в кроне березы, а также вертикальные суточные миграции слоников, выявленные методом послойного энтомологического кошения, объясняются в первую очередь требованиями к температурным условиям.

По мере продвижения от лесной зоны к полярным пустыням ярусность животного населения снижается (Черпов, Матвеева, 1979). В частности, это проявляется в том, что если в таежной зоне наиболее полно осваиваются побеги деревьев самого высокого яруса (Баранчиков, 1981), то в лесотундре — растений кустарникового яруса (Богачева, 1979а).

В Приобской лесотундре верхний ярус растительности представлен в основном березой извилистой (*Betula tortuosa* Ldb.). Хотя ежегодно используется лишь очень небольшая часть продукции березы (Богачева, 1980), с ней связаны достаточно сложные группировки насекомых. Это обстоятельство, а также сравнительно большая вертикальная протяженность яруса (до 4—5 м) определили выбор березы как объекта для изучения пространственной организации консорциев на северном пределе распространения древесной растительности; были собраны данные по насекомым-филлофагам.