

УДК 57+92  
Л93

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

**Любищевские чтения – 2012.**

Л93 Современные проблемы эволюции. Сборник материалов  
международной конференции (Ульяновск, 5-7 апреля 2012 г.) –  
Ульяновск: УлГПУ, 2012. – 342 с.

**ISBN 978-5-86045-491-0**

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. Мар-  
ковцева (Ульяновск), О. Е. Бородина (Ульяновск),  
С.А. Малявин (Санкт-Петербург)

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

Статьи публикуются в авторской редакции.

ISBN 978-5-86045-491-0



9 785860 454910

© Оргкомитет Любищевских чтений, 2012

Богатов В.В.

## ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА РОССИИ В УСЛОВИЯХ МУСОННОГО КЛИМАТА

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

vibogotov@rambler.ru

В Российской Федерации мусонный климат характерен для южной части Дальнего Востока, большая часть территории которой относится к горно-лесной зоне. Неустойчивый водный режим рек здесь определяет общую динамику фито- и зообентосных сообществ, а также особенности жизненных циклов рыб. В результате крупных паводков биомасса зообентоса в горных реках уменьшается в десятки раз (Богатов, 1978), причем только за один паводок из верховьев рек выносятся до 30% от годовой продукции беспозвоночных (Богатов, 1994). В то же время, в силу исторических и геологических предпосылок речные пресноводные сообщества региона отличаются самым высоким в России биологическим разнообразием, по сравнению, например, с речными системами Сибири и европейской части России (Леванидов, 1969; Богатов, 1994). Основу донной речной биоты юга Дальнего Востока составляет богатейший комплекс личинок амфибиотических насекомых (ручейники, поденки, веснянки и др.). Они преобладают в лососевых реках, достигая 90% от биомассы всего бентоса (Тиунова, 2006).

Характерная особенность речных систем юга Дальнего Востока – эвтрофирование зон ритрали и потамали в условиях длительной межени. Особенно выразительно процесс эвтрофикации проявляется в вегетационные сезоны, которым предшествуют малоснежные зимы. Например, если в области ритрали после прохождения весенних половодий концентрация хлорофилла «а» на грунте составляет  $2-10 \text{ мг/м}^2$ , то при отсутствии половодья уже к июню эти показатели могут достигать 7 тыс.  $\text{мг/м}^2$ . Развитие фитобентоса сопровождается массой гибелью личинок насекомых, а также личинок и мальков рыб (Богатов, 1994). В зоне кренали в этот период формируются плотные «пакеты» листового опада, внутри которых развиваются анаэробные процессы. Лишь паводок «спасает» ситуацию: образовавшиеся водорослевые маты и пакеты листового опада сносятся течением, одновременно промываются заиленные участки русла. После завершения паводка массовая гибель беспозвоночных и рыб прекращается, наблюдается быстрое (2–4 декады) формирование многовидового сообщества зообентоса.

В теплое время года при чередовании меженных периодов с паводками небольшой и средней силы, гидробионты распределяются по микробиотопам и формируют пятнистую (ячеистую) структуру биоценозов. Например, в пределах структурного звена ритрали «плес-перекат» отмечаются виды личинок поденок, которые обитают исключительно либо на перекате, либо на плесе, а также виды, преобладающие по численности на том или ином участке (Тиунова, 2003). На примере личинок веснянок было показано существенное влияние на их микрораспределение скорости течения, температуры воды и количества листового опада (Тесленко, Холин, 2005). Видовой состав беспозвоночных, как правило, отличается в прибрежной зоне и на стрежне реки. Выделяются особые по составу видов сообщества в затишных участках, среди заломов, топляков и ям. При

мсандрирующем русле наблюдается превышение плотности и биомассы зообентоса в зоне размыва грунта над таковыми в зоне осаждения взвесей (Лабай, 2009). Видовая структура, численность и биомасса зообентоса может быть связана с гранулометрическим составом донных отложений. Например, в реках Камчатки наблюдается устойчивое снижение биомассы и численности зообентоса, по мере уменьшения среднего диаметра частиц грунта (Леман, Чебанова, 2005). В то же время, на определенных участках ритрали, несмотря на неустойчивый гидрологический режим и пятнистую структуру биоценозов, десятилетиями отмечается поразительная стабильность в соотношении в среднем за сезон основных таксономических групп гидробионтов (рис. 1).

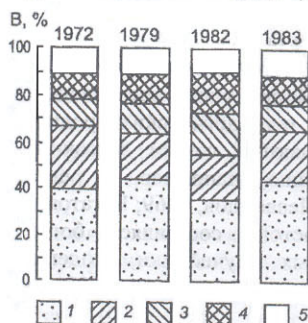


Рис. 1. Состав биомассы (B, %) бентоса метаритрали р. Кедровой: 1 – личинки ручейников, 2 – личинки поденок, 3 – личинки веснянок, 4 – амфиподы, 5 – прочие; 1972 г. – по данным Леванидова (1977), 1979 г. – по данным Кочариной и др. (1988), 1982 г. – по данным Богатова (1994), 1983 г. – по данным Тиуновой (2001).

При длительном отсутствии крупных и катастрофических паводков, в речных системах региона проявляется континуальность в изменении интегральных структурно-функциональных характеристик сообществ по мере увеличения мощности потока. Как и в других речных бассейнах мира, водосбор которых покрыт лесом, в верховьях дальневосточных рек значительную долю в биотическом балансе составляют аллохтонные органические вещества (ОВ). Затем, по мере удаления от истока реки, все большее значение в функционировании экосистем приобретает автохтонная органика. Причем в континууме водного потока горных рек были выявлены закономерные изменения в сносимом сестоне соотношений фракций органических частиц аллохтонного и автохтонного происхождения. В частности, изучение органической составляющей сестона р. Пионерская (водоохранная зона г. Владивостока), проведенное в конце летне-осенней межени 1991 г., показало, что доля сносимого аллохтонного ОВ (размер взвешенных частиц до 1 мм) максимальна в зоне кренали. По мере продвижения от истоков реки к зоне метаритрали все большее значение в сестоне приобретало автохтонное ОВ в виде отдельных групп клеток или обрывков нитей водорослей. Доля фрагментов экзுவиев личинок водных насекомых и амфипод в сестоне на всем исследованном участке реки практически не изменялась и находилась в пределах 10–20% от общей сухой массы ОВ (рис. 2) (Богатов, 1994).



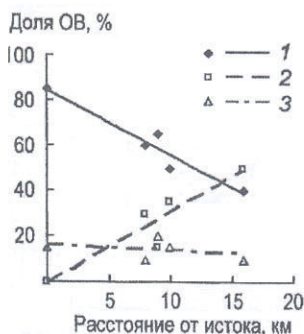


Рис. 2. Соотношение макроцетиц (размером до 1 мм) аллохтонного и автохтонного органического вещества (ОВ, % от сухой массы) в дневном сестоне р. Пионерская 12 октября 1991 г.: 1 — аллохтонное ОВ, 2 — клетки водорослей, 3 — фрагменты экзвивев донных беспозвоночных.

Многочисленными исследованиями было подтверждено, что, несмотря на мозаичную структуру микробиоценозов, именно автотрофные участки дальневосточных рек характеризуются наибольшим таксономическим разнообразием зообентосных сообществ (Алимов, Тесленко, 1988; Вшивкова, 1988; Леванидова и др., 1989; Богатов, 1994 и др.). В пределах всей зоны метаритрали такие сообщества формируют наиболее сложную структуру, которая может быть оценена индексом Шеннона ( $H'$ ). Например, в хорошо изученной в этом отношении небольшой реке Фроловке (длина 22 км, бассейн р. Партизанская, Приморский край), наибольшие значения индекса Шеннона для зообентоса были зафиксированы в зоне метаритрали (3.98–4.65), а наименьшие — в зоне кренали (2.01–3.00) (Леванидова и др., 1989). В продольном профиле этой реки отмечались закономерные изменения в соотношении трофических групп беспозвоночных. В частности, в пределах горного участка Фроловки по мере продвижения от истоков к устью наблюдалось заметное уменьшение доли измельчителей листового опада и увеличение доли фильтрующих коллекторов и хищников-соскребателей (рис. 3).

На горном участке реки Комаровки (бассейн р. Раздольная, Приморский край), было исследовано соотношение структурных характеристик фито- и зообентоса (Богатов и др., 2010). Наиболее низкое видовое разнообразие гидробионтов наблюдалось в верховьях реки в пределах гетеротрофного участка, а наиболее высокое — в центральной части автотрофного участка (рис. 4). На отдельных станциях реки отмечена прямая взаимосвязь видового богатства фито- и зообентоса (рис. 5а). В то же время, индексы Шеннона исследованных групп организмов в продольном профиле реки находились между собой в обратной зависимости (рис. 5б). В частности, наиболее высокие значения индекса разнообразия для сообществ водорослей отмечались в зоне кренали, а наиболее низкие — в мета- и гипоритрали. У донных беспозвоночных наоборот, наиболее высокие значения индекса Шеннона наблюдались в нижней части метаритрали и на верхней части гипоритрали, а наиболее низкие — в зоне кренали.

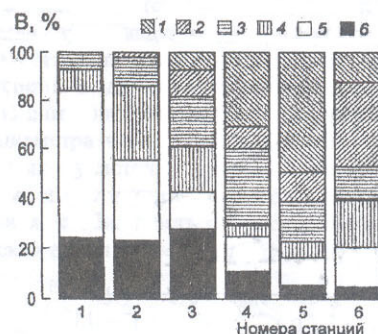


Рис. 3. Распределение биомассы ( $B$ , %) трофических групп по продольному профилю р. Фроловки: 1 – фильтрующие коллекторы, 2 – хищники-соскребатели, 3 – соскребатели, 4 – коллекторы, 5 – измельчители, 6 – хищники. Из: (Тиунова, 2006).

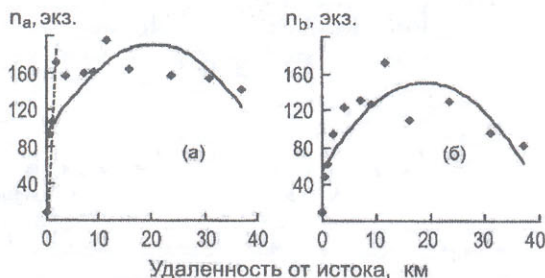


Рис. 4. Число таксонов водорослей ( $n_a$ , экз.) – (а) и беспозвоночных ( $n_b$ , экз.) – (б) в речном континууме р. Комаровка. Пунктирной линией показано изменение таксонов водорослей при переходе кренали в эпиритраль. Из: (Богатов и др., 2010).

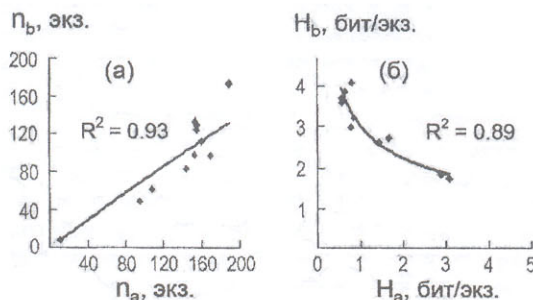


Рис. 5. Взаимосвязь между числом таксонов беспозвоночных ( $n_b$ , экз.) и числом таксонов водорослей ( $n_a$ , экз.) – (а); а также между индексом Шеннона сообществ беспозвоночных ( $H_b$ ) и водорослей ( $H_a$ ) – (б) в р. Комаровка. Из: (Богатов и др., 2010).

Таким образом, увеличение в континууме реки разнообразия зообентосного сообщества, сопровождается усложнением его структуры, в то время как увеличение разнообразия фитоперифитона происходит на фоне увеличения биомассы и возрастания степени доминирования ограниченного числа видов водорослей.

Отмечено, что в гетеротрофной и верхней автотрофной зонах реки таксономическое разнообразие водорослей возрастало интенсивней, чем беспозвоночных животных (см. рис. 4). Наиболее резкое увеличение числа таксонов водорослей на километр длины реки (около 50 таксонов на километр), наблюдалось в области перехода кренали в эфиритраль, что было связано с улучшением освещенности водотока. Максимального разнообразия водорослевые сообщества достигали в метаритрали. Данные о резком увеличении таксономического состава водорослей по мере расширения русла, указывают на важнейшую роль светового фактора в формировании фитоценозов. В то же время при прочих равных условиях определяющую роль в развитии водорослей могут играть химический состав воды (Biggs, 1990; 1995) и скорость течения (Stevenson, 1996).

Отмеченная в Комаровке сходная картина увеличения числа видов фито- и зообентоса в речном континууме (см. рис. 5а), позволяет говорить о наличии общих механизмов формирования и поддержания многовидовых сообществ гидробионтов. Скорее всего, на горных участках дальневосточных рек подобные механизмы связаны с разнообразием параметров среды и их динамикой, в том числе с разнообразием рефугиумов, позволяющих организмам переживать неблагоприятные природные явления (паводки, засуха, промерзание русла). Тем не менее, наличие в период межени четко выраженной продольной континуальности в изменениях индекса Шеннона фито- и зообентосных сообществ, трофической структуры беспозвоночных, соотношения в потоке органических частиц разного генезиса и т.п. указывает на оправданность применения положений комбинированной концепции функционирования речных экосистем (Богатов, 1995), представляющей собой синтез известных концепций речного континуума (the river continuum concept) (Vannote et al., 1980) и динамики ячеек/пятен (the patch dynamics concept) (Townsend, 1989).

Таким образом, реки зоны муссонного климата относятся к особой группе природных комплексов, в которых ведущую роль в регулировании играют экстремальные природные явления. Редкие катастрофические паводки не разрушают речные экосистемы, а периодическое чередование паводков средней и малой силы с меженными периодами в целом благоприятно сказывается на гидробиологическом режиме рек. По-видимому такое чередование является важнейшим фактором стабильного существования речных экосистем, поскольку только при этом условии и может поддерживаться их динамичный облик и высокое разнообразие. Высказанные положения хорошо согласуются с гипотезой промежуточных нарушений (intermediate disturbance hypothesis), выдвинутой Гриммом (Grime, 1973) и Коннеллом (Connell, 1978), которые постулировали максимальное разнообразие в экосистемах при промежуточных (средних) уровнях возмущающих воздействий.



## Литература

- Алимов А.Ф., Тесленко В.А. Структурно-функциональные характеристики речного зообентоса в зоне антропогенных воздействий // Гидробиол. журн., 1988. – Т. 24, № 2. – С. 27–31.
- Богатов В.В. Влияние паводка на снос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зея) // Экология, 1978. – № 6. – С. 36–41.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.
- Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН, 1995. – № 3. – С. 51–61.
- Богатов В.В., Никулина Т.В., Вшивкова Т.С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровке (Приморский край, Россия) // Экология, 2010. – № 2. – С. 134–140.
- Вшивкова Т.С. Продольное распределение зообентоса ритрали реки Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 76–85.
- Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Лабай В.С. Распределение макрозообентоса в нижней ритрали среднеразмерной лососевой реки о. Сахалин // Гидробиол. журн., 2009. – Т. 45. № 5. – С. 14–30.
- Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО, 1969. – Т. 67. – С. 3–243.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь». – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. – С. 126–158. (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 45 (148)).
- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А., Макаренченко М.А., Семенченко А.Ю. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 74–111.
- Леман В.Н., Чебанова В.В. Реакция литофильного зообентоса на изменение гранулометрического состава грунта в метаритрали малой предгорной реки (юго-запад Камчатки) // Экология, 2005. № 2. – С. 120–125.
- Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 86–108.
- Тесленко В.А., Холин С.К. Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрали р. Кедровая (юг Дальнего Востока России) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – Вып. 3. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – С. 106–112.
- Тиунова Т.М. Современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 25–30.
- Тиунова Т.М. Продольное распределение личинок поденок (Ephemeroptera) в пределах структурной единицы плес-перекат реки Кедрова (южное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – Вып. 2. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – С. 35–44.
- Тиунова Т.М. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. 2006. – № 5. – С. 1–7.

Biggs B.J.F. Periphyton communities and their environments in New Zealand rivers // *New Zeal. J. of Marine and Freshwater Res.*, 1990. — V. 24. — P. 367–386.

Biggs B.J.F. The contribution of flood disturbance, catchment geology and land use to the habitat template of periphyton in stream ecosystems // *Freshwater Biol.*, 1995. — V. 33. — P. 419–438.

Connell J.H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs // *Science*, 1978. — V. 199. — P. 1302–1310.

Grime J.P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // *Nature*, 1973. — V. 242. — P. 344–347.

Stevenson R.J. The stimulation and Drag of Current // *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. — San Diego, California: Acad. Press, An imprint of Elsevier, 1996. — P. 321–340.

Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. N. Amer. Benthol. Soc.*, 1989. — V. 8. — P. 36–50.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The River Continuum Concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980. — V. 37. — P. 130–137.

### Резюме

Речные экосистемы юга Дальнего Востока России, расположенные в зоне муссонного климата, относятся к наиболее динамичной группе биологических систем, в которых ведущую роль в регулировании выполняют экстремальные природные события. Биота речных сообществ региона отличается большим видовым богатством и биомассой, по сравнению с другими речными системами умеренной зоны Земного Шара. Крупные паводки приводят к временному количественному истощению фито- и зообентоса, тогда как длительная межень может спровоцировать гиперэвтрофикацию. Сложные взаимодействия между организмами и постоянно меняющейся водной средой обеспечивают на всех участках руслового потока стабильность в соотношении в среднем за сезон основных групп гидробионтов. Чередование меженных и паводковых периодов в целом благоприятно сказывается на общей экологической обстановке в реках, а поддержание высокого уровня биоразнообразия речного сообщества обеспечивается прохождением полного цикла экологических условий, к которым эти организмы адаптированы (от паводка до засухи). Таким образом, целостность речных экосистем и высокий уровень их разнообразия напрямую зависят от сохранения естественного динамического характера природных объектов.

### Summary

River ecosystems of the south of the Russian Far East located in the zone of the monsoon climate, are a concern to the most dynamical group of biological systems in which the leading part in regulation is carried out with extreme natural events. Biothat, of the river communities of that region, differs by greater species' riches and biomass in comparison with other river systems in the moderate zone of the globe. Extremely high waters lead to a time quantitative exhaustion phyto and zoo benthos, whereas times with no flooding periods, can provoke the hypereutrophication. Complex interactions between organisms and a constantly varying water environment provide on all sites of a stream the stability, in the ratio on the average for a season, of the basic groups of hydrobionts. The regular alternation of low and high water periods influences favorably the general ecological situation in the rivers. The maintenance of this high level of biodiversity of the



river community is provided with the passage of a full cycle of ecological conditions for which these organisms have adapted (from a high water up to a drought). Thus, the integrity of the river ecosystem and a high level of their biodiversity directly depend on the preservation of the natural dynamic character of natural objects.