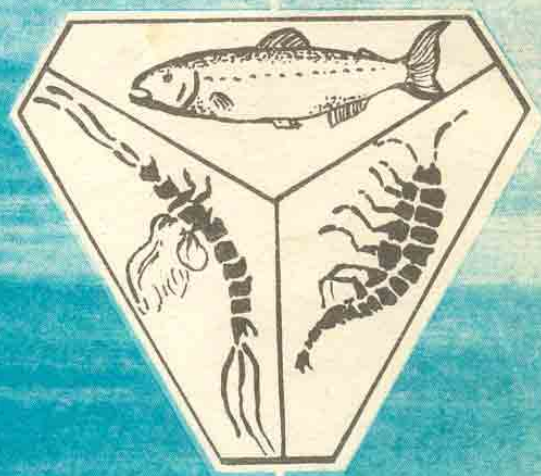


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СИСТЕМАТИКА  
И ЭКОЛОГИЯ  
РЕЧНЫХ  
ОРГАНИЗМОВ



Владивосток 1989

УДК 577.472

**Систематика и экология речных организмов.** Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 164 с.

Сборник продолжает серию работ Биолого-почвенного института по систематике, биологии и экологии пресноводных животных и водорослей Дальнего Востока и сопредельных территорий.

Рассмотрены вопросы таксономии малоизученных групп амфибиотических насекомых — веснянок и хирономид. Приведены описания новых для науки, фауны СССР и Дальнего Востока рода и видов, составлена определительная таблица для личинок дальневосточных родов веснянок подсем. Perlodinae. Содержатся оригинальные данные по содержанию сухого вещества, калорийности и зольности тела личинок поденок и ручейников, росту и продукции личинок поденок, динамике численности, биомассы и вертикальному распределению личинок хирономид в реке. Приведены результаты экологических исследований макрозообентоса по градиенту условий среды двух рек Приморья: умеренно тепловодной и холодноводной. Показано, что при значительном фаунистическом сходстве имеются четкие различия в продольном распределении организмов, их биомассе и структуре сообществ. Пересмотрен фаунистический состав пресноводных рыб в лососевых реках Северного Приморья. Выделены лососевые реки с различным типом ихтиоценозов. Описана флора пресноводных диатомовых водорослей Курильских островов. Проанализировано продольное распределение водорослей перифитона в модельном водотоке Приморья.

Сборник представляет интерес для гидробиологов, ихтиологов, альгологов, биогеографов и специалистов рыбохозяйственной науки.

Ответственные редакторы

д. б. н. И. М. Леванидова, к. б. н. Е. А. Макаренко

Рецензенты

д. б. н. Г. О. Криволуцкая, к. б. н. М. К. Глубоковский

Издано по решению Редакционно-издательского совета ДВО АН СССР

Systematics and ecology of river organisms. Vladivostok: DVO AN SSSR, 1989. 164 p.

Systematics, biology and ecology of fresh-water invertebrates and algae are represented.

Editors Dr. I. M. Levanidova, Dr. E. A. Makarchenko

Reviewers Dr. G. O. Krivoluzkaja, Dr. M. K. Glubokovsky

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ БЕНТОСТОКА  
В УСЛОВИЯХ ДОЖДЕВОГО ПАВОДКА

В. В. Богатов

*Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, Владивосток*

Исследования динамики бентостока в условиях дождевого паводка особенно актуальны для рек Дальнего Востока, основные черты водного режима которых определяются муссонным характером климата. Так, в бассейне р. Амур летом выпадает до 80—90% годовой суммы осадков ливневого характера, часто связанных с прохождением тайфунов. Число подъемов воды достигает 10—15 за теплый период при их средней продолжительности в 140 дн. (Стряпчий, 1979).

Полученные ранее разными авторами результаты наблюдений оказались достаточно противоречивы. Установлено, например, что при прохождении в реках больших либо катастрофических паводков с грунта сносится подавляющее число бентосных организмов (Богатов, 1978; Anderson, 1968; Grizzell, 1976). При незначительных изменениях расхода и скорости течения воды динамика дрейфа донных животных может приобретать различный характер. Так, Д. Циммер (Zimmer, 1976) в р. Скэнк (Айова, США) отметил обратную связь между расходом воды и численностью дрейфующих организмов на участках с песчаным дном и отсутствие такой корреляции на участках, где дно было каменистым или глинистым. Усиление дрейфа многих видов, происходящее при уменьшении расхода и скорости течения, некоторые авторы объясняли ухудшением условий дыхания реофилов (Carlsson, 1967; Elliott, 1967; Hughes, 1966; Madsen, 1968). Скорость течения и плотность дрейфующих личинок в одних условиях могли находиться в обратной зависимости (Minshall, 1968), в других — в прямой (Elliott, 1968). Если Дж. Хайнс (Hynes, 1975) считал скорость течения одним из главных факторов, определяющих снос в реках Ганы, то А. С. Константинов (1969) не обнаружил подобной корреляции в р. Волга.

В настоящей работе представлены результаты исследований механизмов регуляции бентостока массовых видов в условиях изменяющегося расхода и скорости течения воды в р. Ухта (бассейн Нижнего Амура), проведенные в 1977—1979 гг.

Река Ухта берет начало на одной из горных гряд, расположенных на левом берегу Амура напротив с. Богородское и впадает в безымянное озеро в 1 км к западу от пос. Ухта. Дно в реке гравийно-галечное. На нижнем участке средняя ширина потока 4,5 м. Температура воды в июле—августе около 9°, в середине сентября снижалась до 5—7°, а к середине октября — до 3—4°. Скорость течения в период наблюдений на плесах колебалась от 0,1 до 0,6 м/с, расход воды — от 0,12 до 1,5 м<sup>3</sup>/с.

Отбор бентосных проб проводили в августе 1977 и 1978 гг. на двух плесах: нижний располагался на незалесенной местности в 200 м от устья, верхний, закрытый пологом тайги, — на 160 м выше. В 1977 г. наблюдения за бентостоком проводили за день до паводка и на 2-й и 3-й день паводка, а в 1978 г. — на 3-й и 4-й день паводка. В 1979 г. отбор проб

производили в сентябре и октябре только на нижнем плесе. При этом в сентябре наблюдения проведены на спаде паводка, а в октябре — в его отсутствие. Для количественного учета бентоса с участков брали от 8 до 15 камней, каждый из которых вынимали из воды в сачке и отмывали в ведре. Площадь проекции камня определяли весовым методом, затем проводили пересчет смытых организмов на 1 м<sup>2</sup> площади дна. Отлов донных беспозвоночных, дрейфующих в потоке, проводили сачками-ловушками из газа № 23, имеющими входное отверстие 25×25 см<sup>2</sup> и глубину 0,5 м. Ловушки устанавливали ночью на 4 или 5 мин в течение каждого получаса. При этом подряд отбирали по две пробы дрефта, которые затем объединяли в одну с тем, чтобы общая экспозиция сачка в потоке составляла 8—10 мин. При таком отлове уменьшалась вероятность активного ухода из ловушки пойманных животных, а сетка практически не успевала забиваться организмами и крупным мусором. Для определения истинного объема воды, профильтрованной сачком, проводили его тарировку с помощью вертушки ГР-21М. Этой же вертушкой измеряли скорость течения и расход воды. Численность организмов, снесенных за определенное время с единицы площади дна (миграционную активность), и дистанцию дрефта мигрантов определяли по предложенной ранее методике (Богатов, 1979). Суточная продукция популяций отдельных видов рассчитывалась с использованием величин удельной продукции, приведенных в работе В. Е. Заики (1972).

Площадь дна водотока выше створов, где проводились наблюдения, оценивалась как площадь равнобедренного треугольника с основанием, равным средней ширине реки в месте отбора проб. Длину реки от истока до створа (высоту треугольника) определяли по топографической карте с помощью курвиметра.

За весь период наблюдений численность донных беспозвоночных в р. Ухта колебалась от 2 до 19 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса — от 4 до 27 г/м<sup>2</sup>. Среди отдельных видов доминировали лишь *Cinygmula altaica* Tshern. и *Gammarus lacustris* G. O. Sars., составляя от общей биомассы бентоса от 15—20 до 50—80% каждый. Активный дрефт гидробионтов в исследуемом водотоке происходил в ночные часы и колебался от 0,04 до 1,1 кг организмов в сутки (табл. 1). Результаты измерения длины тела доминирующих *G. lacustris* и *C. altaica* из проб грунта и дрефта показали, что разные размерные группы животных проявляли неодинаковую склонность к дрефту, особенно это было заметно в периоды прохождения паводков. Так, в августе 1977 г. в популяции гаммарид четко выделялись особи длиной

Таблица 1  
Суммарный дрефт гидробионтов через сечение реки Ухта

Дата	Расход воды, м <sup>3</sup> /с	Верхний плес	Нижний плес
19, 20/VIII 1977 г.	0,12	177,9	118,3
		128,8	42,3
23, 24/VIII 1977 г.	0,24	280,4	175,9
		143,4	87,5
24, 25/VIII 1977 г.	0,38	354,7	521,0
		123,8	65,3
20, 21/VIII 1978 г.	0,58	223,7	187,8
		262,6	216,6
21, 22/VIII 1978 г.	1,12	331,2	351,2
		379,9	463,5
18, 19/IX 1979 г.	1,59	—	1363,8
		—	1141,7
9, 10/X 1979 г.	0,45	—	192,9
		—	242,8

Примечание. В числителе — тыс. экз./сут; в знаменателе — г/сут.

от 1,8 до 3,5 мм (1-я размерная группа) и выше 3,5 мм (2-я размерная группа) (рис. 1, а). От общей численности амфипод гаммарусы 1-й размерной группы на грунте составили  $32 \pm 8\%$ . Важно отметить, что через год (август 1978 г.) доля молоди на грунте оказалась сходной ( $38 \pm 16\%$ ) и разница в 6% недостоверной.

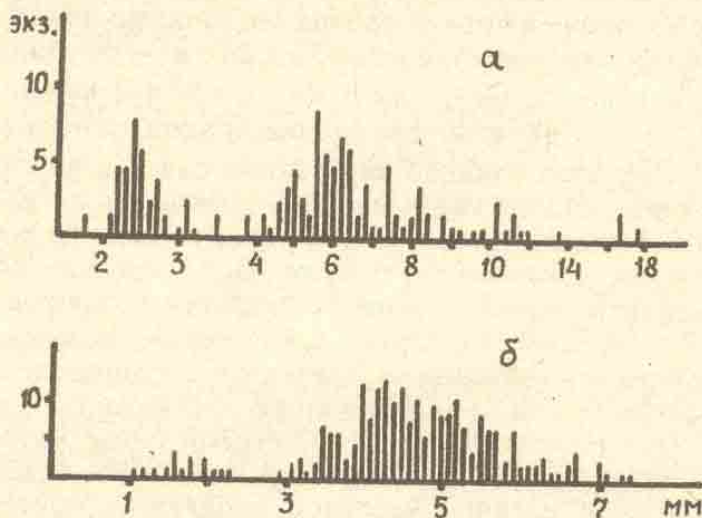


Рис. 1. Размерный состав *G. lacustris* (а) и *S. altaica* (б) в р. Ухта в августе 1977 г.

В 1977 г. в отсутствие паводка (с 19 на 20 августа) доля молоди в дрефте была несколько выше, чем на грунте:  $48 \pm 4\%$  на верхнем плесе и  $37 \pm 8\%$  на нижнем. В последующие дни прошли дожди и расход воды в реке увеличивался (табл. 1). На обоих участках увеличивалась и доля молоди среди мигрантов. В паводок 1978 г., который проходил примерно в то же время, что и в 1977 г. (табл. 1), доля молоди среди мигрантов составляла 76—78%. Из рис. 2, на котором объединены результаты, полученные в 1977 и 1978 гг., видно, что при развивающемся паводке увеличение в дрефте доли гаммарусов 1-й размерной группы имело затухающий характер, и популяция, довольно быстро изменяя структуру эконотона, переходила в новое состояние, очевидно свойственное периоду прохождения паводковых вод. Заметим, что основанием для объединения на рис. 2 данных, полученных в разные годы, послужило следующее: 1) на грунте соотношение размерных групп гаммарусов в оба года наблюдений оказалось сходным; 2) отбор проб дрефта в оба года проводился в одни и те же календарные дни; 3) в 1978 г. за несколько дней до сбора первых проб прошли дожди и расход воды в реке, как и в предыдущем году, постоянно увеличивался, а величина расхода не намного превышала таковую в паводок 1977 г. (табл. 1).

Важно, что количество гаммарид 1-й размерной группы в дрефте в период паводков 1977 и 1978 гг. не превышало 80%. При этом на грунте они составляли лишь  $32 \pm 8\%$ — $38 \pm 16\%$  численности популяции. Однако в результате интенсивного размножения доля молоди амфипод на грунте и в дрефте может быть значительно выше. Так, в сентябре 1979 г. после отрождения последней генерации количество молоди в популяции (длина особей в данной размерной группе в этот период не превышала 4 мм) на грунте было достаточно высоким ( $70 \pm 8\%$ ), а в дрефте их доля составила  $97 \pm 1\%$ . Через 20 дн. (10 октября) доля молоди гаммарусов, видимо, за счет их интенсивного дрефта на грунте снизилась до  $35 \pm 11\%$ , однако в дрефте их численность от общего количества мигрирующих амфипод составляла  $90 \pm 2\%$ . В данном случае столь высокое значение ювенильных особей в дрефте в отсутствие паводка можно объяснить опережающим снижением в октябре двигательной активности взрослых гаммарусов по сравнению с молодыми. Это, по-видимому, связано с падением температуры воды в реке до 3—4°. В частности, нами замечено, что при температуре

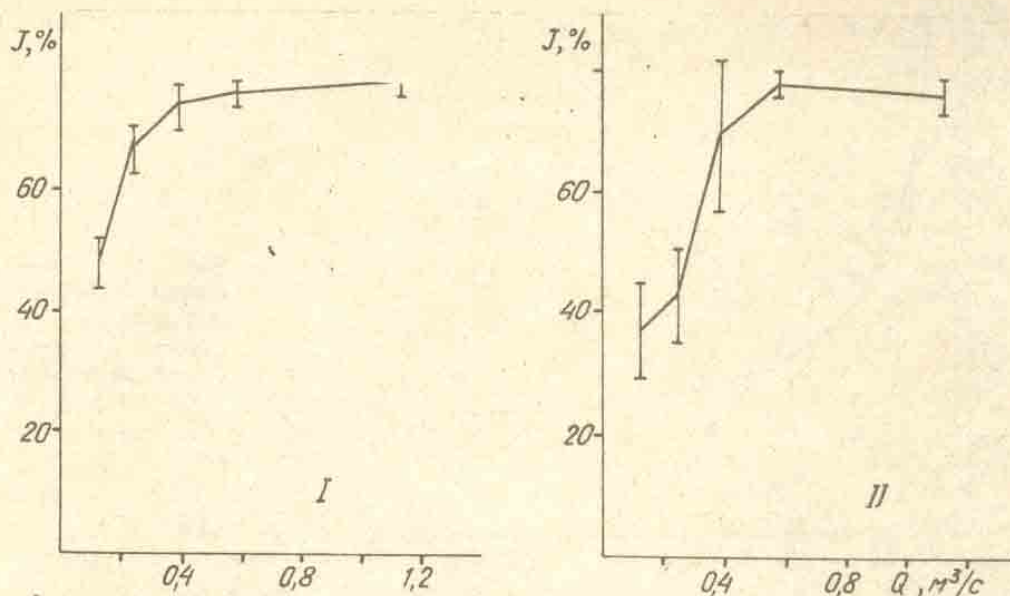


Рис. 2. Связь между долей молоди (J) среди дрейфующих *G. lacustris* и расходом воды (Q) в р. Ухта (I — верхний, II — нижний плесы)

ниже 4° взрослые рачки в дневные часы находились в неподвижном состоянии, прикрепившись к боковым поверхностям камней.

Отметим, что популяция *S. altaica* в августе 1977 и 1978 гг. также четко распадалась на две размерные группы: на молодь с длиной тела от 1,0 до 2,5 мм и более взрослых личинок с длиной тела свыше 2,5 мм (рис. 1, б). В среднем личинки 1-й размерной группы в августе 1977 г. на грунте составляли  $8 \pm 3\%$ , в дрефте —  $20 \pm 5\%$ , а в августе 1978 г. —  $4 \pm 5\%$  и  $18 \pm 4\%$  соответственно. Так же, как и у амфипод, у личинок поденок по мере увеличения расхода воды отмечена тенденция к увеличению доли молоди в дрефте. Так, в паводок 1977 г. при расходе воды 0,12; 0,24 и 0,38 м³/с доля молоди в дрефте составляла соответственно  $13 \pm 8$ ,  $19 \pm 7$  и  $30 \pm 12\%$ .

Существенно, что величина дрефта ( $N_d$ ) как отдельных размерных групп организмов, так и популяции в целом определяется миграционной активностью животных (M), под которой мы понимаем численность или биомассу организмов, снесенных за определенное время с площади дна, равной  $l^2$ , и дистанцией их дрефта (L) за то же время (Богатов, 1979, 1981):

$$N_d = ML/l, \quad (1)$$

где  $N_d$  — численность или биомасса организмов, снесенных в единицу времени через площадь поперечного сечения потока шириной  $l$  и высотой, равной глубине ( $h$ ). Важно, что  $L$  в свою очередь определяется временем нахождения мигрантов в толще воды ( $T$ ) и скоростью течения потока ( $v$ ) (Богатов, 1981):

$$L = Tv \quad (2)$$

Полученные для амфипод и личинок циннигул из р. Ухта значения относительной миграционной активности (отношение миграционной активности к плотности поселения организмов, выраженной в процентах, —  $M'$ ) и дистанции дрефта оказались связанными с расходом воды (Q). Так, в августе 1977 и 1978 гг. в период паводков по мере увеличения расхода воды относительная миграционная активность *G. lacustris* и *S. altaica* уменьшалась (корреляционное отношение для обоих видов равно 0,70), а дистанция дрефта увеличивалась (коэффициент корреляции 0,87 и 0,76 соответственно).

На рис. 3 приведены значения  $M'$  при различных Q. Из рис. 3 видно, что между  $M'$  и Q имеется тесная зависимость, которую можно аппроксимировать уравнением:

$$M' = \alpha + \frac{\beta}{Q} \quad (3)$$

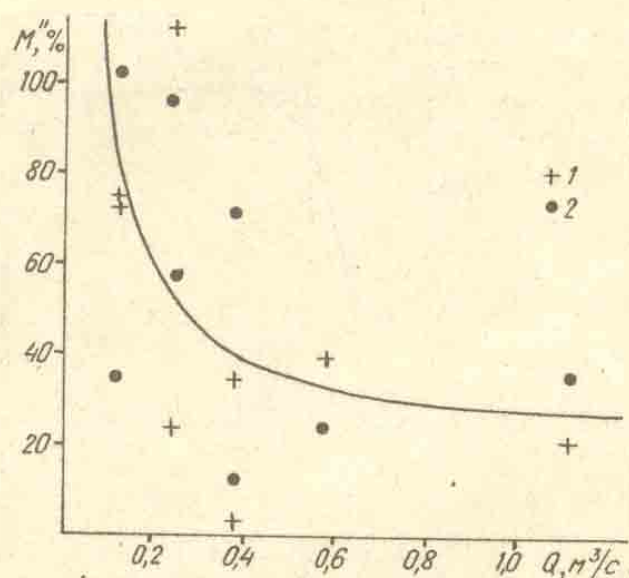


Рис. 3. Зависимость относительной миграционной активности ( $M''$ ) *G. lacustris* (1) и *C. altaica* (2) от расхода воды ( $Q$ ) в р. Ухта

где  $\alpha$  и  $\beta$  — константы. Для *G. lacustris* можно записать:

$$M'' = 14,40 + \frac{8,24}{Q}; \quad (4)$$

для *C. altaica* —

$$M'' = 27,35 + \frac{6,55}{Q}. \quad (5)$$

Расчет критерия Ван-дер-Вардена ( $X=0,14$ ) показал, что личинки поденок и амфипод имеют одинаковую относительную миграционную активность, что позволяет вывести единое для них уравнение:

$$M'' = 20,85 + \frac{7,39}{Q} \quad (6)$$

На основе результатов 8-суточных станций (рис. 4) можно заключить, что зависимость дистанции дрейфа организмов от расхода воды может быть аппроксимирована уравнениями:

для *G. lacustris*

$$L = 476,7 \pm 173,9Q^{1,32 \pm 0,31}, \quad (7)$$

для *C. altaica*

$$L = 18,6 \pm 6,1Q^{0,80 \pm 0,09}. \quad (8)$$

Нетрудно заметить, что между уравнениями (7) и (8) имеются значительные достоверные различия, которые обусловлены разным временем пребывания организмов в толще воды. Таким образом, связь  $L$  и  $Q$  оказалась видоспецифичной.

Из полученных нами результатов следует, что в период дождевого паводка донные организмы за счет изменения параметров  $M''$  и  $L$  способны некоторое время поддерживать определенный уровень их общей величины сноса. Существенно, что в тот период прямое сопоставление дрейфа эконосиртона с расходом воды может показать отсутствие корреляции или даже отрицательную корреляцию (что, кстати, и было получено в некоторых работах), в то время как резкие изменения количественной структуры речного бентоса могут оказаться крайне близкими.

Этот вывод подтверждают расчеты показателя интенсивности дрейфа гидробионтов ( $C$ ), с помощью которого учитывается доля продукции популяции, удаляемая из бентосного сообщества в результате активного дрейфа (Богатов, 1983).

$$C = (B_n/P_n) \cdot 100\%, \quad (9)$$

где  $P_n$  — суточная продукция организмов популяции на всей территории, расположенной выше створа, где производился отбор проб дрейфа,  $B_n$  — биомасса организмов популяции, снесенных через сечение реки за сутки. Так, из табл. 2 и рис. 3 и 4 видно, что в период возрастания в р. Ухта расхода воды от 0,1 до 0,5 м³/с увеличение дистанции дрейфа амфипод сопровождалось уменьшением их относительной миграционной актив-

Рис. 4. Зависимость дистанции дрейфа (L) *S. lacustris* (1) и *S. altaica* (2) от расхода воды (Q) в р. Ухта. Пунктирная линия — границы доверительных интервалов. Масштаб логарифмический

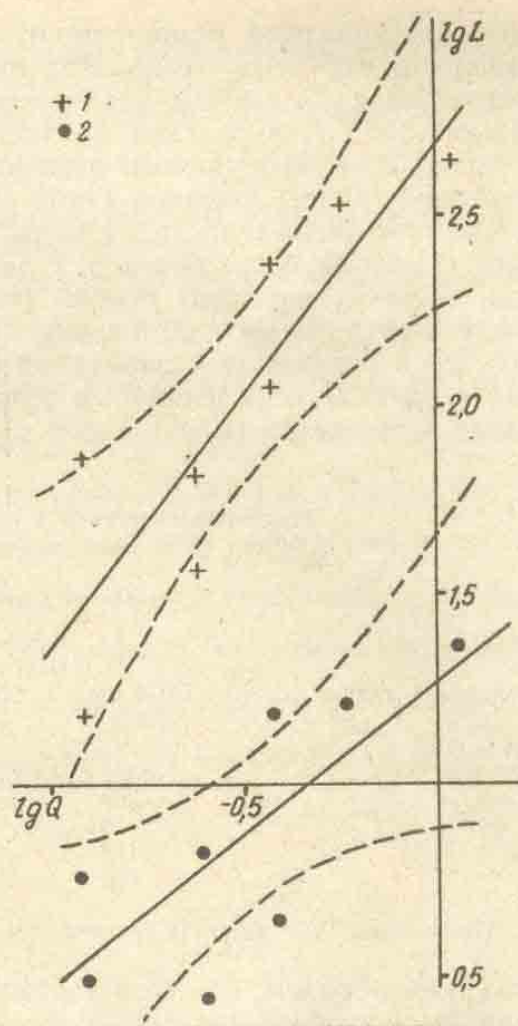


Таблица 2

Интенсивность дрейфа амфипод в реке Ухта

Плес	Расход воды, м <sup>3</sup> /с	Биомасса амфипод, г/м <sup>2</sup>	$P_n$ , г/сут	$B_n$ , г/сут	$C$ , %
Верхний	0,12	2,44	122	97,5	80
Нижний				21,7	18
Верхний	0,24	2,44	122	90,5	74
Нижний				71,1	58

ности. При этом общая интенсивность дрейфа у *G. lacustris* находилась в пределах 18—80% и на верхнем плесе имела тенденцию к снижению (табл. 2). При дальнейшем возрастании расхода воды, когда L амфипод продолжала стабильно увеличиваться, а показатели  $M''$  рачков вышли на плато (рис. 3, 4), интенсивность дрейфа гаммарид резко увеличилась до 104—220%, превысив тем самым продукцию их популяции. Понятно, что в результате такого дрейфа биомасса гаммарусов в реке должна уменьшаться.

Важно, что уравнения (4) — (8) нами получены для всех отмечен-



ных в дрефте особей независимо от их индивидуальных размеров. Однако оказалось, что полученные зависимости могут быть не адекватны по отношению к отдельным размерным группам гидробионтов. Например, осенью 1979 г. в р. Ухта наблюдалась высокая плотность поселения *G. lacustris*, и нам удалось рассчитать параметры дрефта для каждой размерной группы амфипод (табл. 3). В результате расчетов установлено, что при разных расходах воды относительная миграционная активность у молоди была почти в 2 раза, а дистанция дрефта в 7—8 раз больше, чем у взрослых особей (табл. 3). Из сказанного следует, что отмеченные ранее у *G. lacustris* резкие различия между размерной структурой популяции и размерной структурой особей, участвовавших в дрефте (рис. 2), определялись в основном большим временем пребывания молоди в толще воды.

Таблица 3

Плотность поселения и параметры дрефта амфипод  
в реке Ухта осенью 1979 г.

Дата	18, 19 сентября		9, 10 октября	
V, м/с	0,55		0,29	
h, м	0,26		0,19	
Амфиподы с длиной тела:	До 4 мм	Более 4 мм	До 4 мм	Более 4 мм
N, экз./м <sup>2</sup>	1400	600	410	760
N <sub>d</sub> , экз./сут (l=1 м)	110300	3770	12160	1370
M, экз./м <sup>2</sup> ·сут	268	75	82	59
M'', %	19	13	20	8
L, м	412	50	148	23
T, с	750	90	510	80

Примечание. V — скорость течения, h — глубина, N — плотность поселения.

Таким образом, из всего изложенного можно заключить, что общая величина сноса беспозвоночных определяется двумя параметрами: дистанцией дрефта и миграционной активностью гидробионтов. Связывая показатели изменяющегося расхода воды с параметрами дрефта, а не с его общей величиной, как это делалось раньше, впервые удалось установить механизм регулирования бентостака в условиях дождевого паводка. В частности, для *G. lacustris* и *S. altaica* из р. Ухта было показано, что по мере увеличения расхода воды их относительная миграционная активность закономерно уменьшалась, а дистанция дрефта увеличивалась. Тем самым донные организмы оказались способны в начальный период паводка поддерживать определенный уровень общей интенсивности их сноса. Независимо от систематического положения животных изменение миграционной активности гидробионтов описывалось единым уравнением, тогда как связь дистанции дрефта с расходом воды оказалась видоспецифичной, что было обусловлено разным временем пребывания организмов в толще воды. Важно, что полученные зависимости не адекватны по отношению к отдельным размерным группам популяций. Это главным образом относится к видам, имеющим разную размерную структуру на грунте и в дрефте, поскольку такая разница достигается за счет более высокой миграционной активности и дистанции дрефта у молоди. Более того, в условиях развивающегося паводка у дрейфующих гаммарид отмечено изменение соотношения размерных групп, которое выражалось в увеличении среди мигрантов доли молоди.

#### Литература

- Богатов В. В. Влияние паводка на снос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зеи) // Экология. 1978. № 6. С. 36—41.
- Богатов В. В. Методы определения дистанции дрефта донных беспозвоночных (на примере р. Буреи) // Экология. 1979. № 4. С. 81—88.
- Богатов В. В. Некоторые аспекты количественной оценки дрефта беспозвоночных животных // Экосистемы юга Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 142—147.

- Богатов В. В. Донные беспозвоночные и их дрейф в некоторых реках Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1983. 18 с.
- Занка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 1972. 143 с.
- Константинов А. С. Сиртон и бентосток Волги близ Саратова в 1966 году//Зоол. журн. 1969. Вып. 48, № 1. С. 20—29.
- Стряпчий В. А. Внутригодовое распределение стока рек бассейна среднего Амура и некоторые вопросы его классификации. М.: Наука, 1979. 107 с.
- Anderson N. H., Lehmkuhl D. M. Catastrophic drift of insects in a woodland stream//Ecology. 1968. Vol. 49. P. 198—206.
- Carlsson G. Environmental factors influencing blackfly populations//Bull. W. H. O. 1967. Vol. 37. P. 137—150.
- Elliott J. M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream//Arch. Hydrobiol. 1967. Vol. 63. P. 202—237.
- Elliott J. M. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream//J. Anim. Ecol. 1968. Vol. 37. P. 615—625.
- Grizzell R. A. Flood effects on stream ecosystems//J. Soil and Water Conserv. 1976. Vol. 31, N 6. P. 283—285.
- Hughes D. A. On the dorsal light response in a mayfly nymph//Anim. Behav. 1966. Vol. 14. P. 13—16.
- Hynes J. D. Downstream drift of invertebrates in a river in southern Ghana//Freshwater Biol. 1975. Vol. 5, N 6. P. 515—531.
- Madsen B. I. A comparative ecological investigation of two related mayfly nymphs//Hydrobiologia. 1968. Vol. 31. P. 337—349.
- Minshall G. W., Wigner P. V. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift//Ecology. 1968. Vol. 49. P. 580—582.
- 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.