

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

КЛАССИФИКАЦИЯ ДРИФТА РЕЧНОГО БЕНТОСА

Решение ряда общих экологических проблем, связанных с изучением речных донных беспозвоночных, невозможно без знания закономерностей их дрейфа, под которым понимают перемещение водных животных в речном потоке вниз по течению [19]. Еще на ранних этапах изучения бентостока Т. Уотерс [18] предложил следующие три типа дрейфа: катастрофический, поведенческий (активный) и постоянный (пассивный). В настоящее время такое разделение дрейфа получило признание большинства исследователей. При этом считается, что «катастрофический» дрейф происходит в результате воздействия на донную фауну экстремальных факторов (паводки, засуха, якорный лед, антропогенное загрязнение и т. д.). В результате катастрофического дрейфа сообщества донных животных по численности и биомассе могут значительно уменьшаться [4, 17]. «Поведенческий» дрейф обусловлен активными проявлениями поведения животных. При поведенческом сносе организмы поднимаются в толщу воды самостоятельно, что наблюдается, главным образом, ночью или в другое время суток. Предполагается, что поведенческий дрейф поддерживает у популяций оптимальный уровень плотности [19]. В «постоянном» сносе участвуют организмы, случайно оторвавшиеся от субстрата и в небольших количествах присутствующие в потоке на протяжении всего времени суток. В функционировании бентосных сообществ пассивный дрейф, как правило, играет незначительную роль.

В результате изучения дрейфа донных беспозвоночных в 1976—1980 гг. на реках Амурской области, Хабаровского и Приморского краев выявлены существенные недостатки такой классификации.

Во-первых, она основана, как отмечает Т. Уотерс [19], на вызывающих снос причинах, а это нельзя признать удачным. Действительно, в настоящее время невозможно однозначно ответить, почему происходит, например, поведенческий дрейф. Даже конкуренцию среди животных за место и пищу, как показали результаты наших исследований [6], нет оснований считать одной из таких причин. Очевидно, факторы, определяющие активный подъем организмов в толщу воды, различны. Поэтому существующая классификация не может отражать все возможные взаимодействия гидробионтов со средой и, следовательно, является упрощенной. Основываясь на принципах, предложенных Т. Уотерсом, от «постоянного» дрейфа «поведенческий» может отличаться, по-видимому, лишь наличием в нем физиологической основы, что характерно для большинства элементарных реакций животных на внешние воздействия [12].

Во-вторых, в классификации Уотерса нет аналитических критериев, необходимых при количественных исследованиях. Так, совсем непонятно, как различать поведенческий и катастрофический сносы. Более того, в катастрофический дрейф приходится объединять активно и пассивно мигрирующие организмы на том основании, что их снос происходит в экстремальных условиях. В этом случае возникает необходимость в новом критерии, определяющем, какие значения факторов среды можно считать экстремальными, и вместе с тем явно нарушается принцип классификации, так как причины, вызывающие пассивный и поведенческий дрейф, имеют различный экологический смысл. Понятно, что экстремальные факторы среды способны усиливать интенсивность постоянного и поведенческого дрейфа, следовательно, катастрофический дрейф у Т. Уотерса является лишь их разновидностью.

Наблюдения за дрейфом беспозвоночных показали, что указанных недостатков можно избежать, если классификацию дрейфа производить

не на основе причин, его вызывающих, а исходя из той роли, которую снос гидробионтов играет в процессах биологического продуцирования в реках, т. е. когда отмечается убывание или возрастание в результате дрейфа биомассы определенных групп гидробионтов на изученном участке реки за сутки. Важное значение при этом имеет расчет показателя интенсивности дрейфа C , учитывающего долю продукции популяции, удаляемую из сообщества животных в результате их дрейфа [6]:

$$C = (B_d/P_n) \cdot 100\% \quad (1)$$

где P_n — суточная продукция организмов на грунте, а B_d — биомасса организмов популяции, снесенных через сечение реки за сутки. Последняя величина в этом случае рассматривается 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 [6]. Понятно, 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. Тогда

$$C = \frac{B'_d - B''_d}{P'_n} \cdot 100\%, \quad (2)$$

где P'_n — суточная продукция организмов популяции, находящихся на участке реки между двумя створами; B'_d и B''_d — биомасса организмов, снесенных за сутки через сечение реки соответственно на верхнем и нижнем створе.

Использование предложенного принципа позволило выделить пять типов дрейфа бентосных животных.

1. *Нейтральный*, или *поведенческий*, в результате которого биомасса гидробионтов на грунте увеличивается только за счет их продукции либо практически не изменяется:

$$B_d \leq P_n - C_p, \quad (3)$$

где B_d — биомасса организмов популяции, снесенных через сечение реки за сутки; P_n и C_p — соответственно суточные продукция и рацион хищников на участке водотока, расположенного выше створа наблюдения. Понятно, что значения C при нейтральном дрейфе не превысят $100 - (C_p/P_n) \cdot 100\%$, а если рационом хищников пренебречь, тогда $C \leq 100\%$.

На участке, ограниченном двумя створами, поведенческий дрейф будет наблюдаться при выполнении неравенства:

$$B'_d - B''_d \leq P'_n - C'_p \quad (4)$$

при

$$B''_d \geq B'_d, \quad (5)$$

где P'_n — суточная продукция организмов популяции, находящихся на участке реки между двумя створами; C'_p — рацион хищников за сутки на участке между двумя створами.

Нейтральный дрейф — наиболее обычный для водотоков тип миграций организмов. Наблюдается чаще всего в отсутствие экстремальных факторов. При нейтральном дрейфе показатель C , например, для личинок насекомых р. Ухта (бассейн Нижнего Амура) колебался от 1 до 40 и даже до 60 % — в периоды с высоким расходом воды. У амфипод он составлял 13—80 %, а на разных станциях р. Пильда (бассейн оз. Удиль) — 2—6 % [6]. По-видимому, нейтральный дрейф в биоценозах донных животных может сохранять оптимальную плотность поселения организмов и их высокое разнообразие.

2. *Отрицательный тип дрефта*, в результате которого биомасса гидробионтов на грунте уменьшается:

$$B_d > P_n - C_p. \quad (6)$$

Значения C в этом случае всегда будут выше $100 - (C_p/P_n) \cdot 100 \%$, без учета рациона хищников $C > 100 \%$.

Для участков, ограниченных двумя створами, отрицательный снос происходит, когда выполняется неравенство:

$$B'_d - B_d > P'_n - C_p \quad (7)$$

при

$$B'_d \gg B_d. \quad (8)$$

Как правило, отрицательный дрефт наблюдается при воздействии экстремальных факторов, однако при этом не происходит разрушения сообществ, т. е.

$$B_{\min} < B(t_1) + P_n(t_1, t_2) - B_d(t_1, t_2) - C_p(t_1, t_2), \quad (9)$$

где $B_{\min}$ — минимально возможная биомасса, при которой сообщество организмов способно поддерживать свою целостность; $B(t_1)$ — биомасса животных на грунте в момент начала действия экстремального фактора; (t_1, t_2) — время действия экстремального фактора.

В природе отрицательный дрефт наблюдается при попадании в водоток малых концентраций ядохимикатов [7] и в периоды прохождения паводковых вод. Причем при катастрофических паводках отрицательный дрефт может приводить к значительному уменьшению биомассы животных на грунте за относительно короткий срок. Например, на перекатах р. Бомнак (правый приток р. Зея) численность беспозвоночных после двухдневного катастрофического паводка, проходившего в августе 1975 г., снизилась более чем в 20, а биомасса — в 10 раз, и для их восстановления потребовалось около двух месяцев [4]. В условиях менее значительных подъемов воды отрицательный дрефт можно наблюдать и у отдельных популяций. Однако уменьшение их биомассы на грунте бывает незначительным. Так, в паводок, проходивший в р. Ухта в августе 1978 г., отрицательный дрефт отмечен лишь у амфипод [6]. В результате интенсивность дрефта на первые и вторые сутки паводка составила соответственно 150 и 210 %, а уменьшение биомассы рачков — всего 0,6 % начальной ее величины.

3. *Положительный тип дрефта*, в результате которого биомасса животных на грунте увеличивается. Такой дрефт возможен на участках, расположенных между двумя створами, когда

$$B'_d > B_d. \quad (10)$$

При этом типе сноса C всегда будет иметь отрицательные значения.

Положительный дрефт наблюдается, как правило, при восстановлении численности организмов на биотопах, подвергшихся ранее воздействию экстремальных факторов. Однако, например, в период паводков происходит заселение вновь залитых грунтов. В этой ситуации в реке в целом или на участке основного русла может наблюдаться отрицательный дрефт, относительно же вновь залитых грунтов снос гидробионтов будет положительным. Так, по данным А. С. Константинова [14], Е. В. Боруцкого и др. [8], изучавшим на р. Амур заселение организмами залитого при подъеме воды грунта, уже на восьмой день после затопления на залитых участках количество личинок хирономид оказалось близким к контрольному. Однако наши исследования, проведенные в верховьях р. Зея, показали, что скорость заселения животными вновь залитых грунтов и время последующей стабилизации сообщества, когда положительный дрефт переходит в нейтральный, в значительной степени зависят от гидрологического режима [5].

В отсутствие экстремальных факторов положительный снос наблюдался у амфипод и личинок насекомых в р. Ухта, где русло потока из-под полога тайги выходит на открытую местность [6]. На нижнем открытом участке реки, по-видимому, из-за разных условий ночной освещенности биомасса сносимых организмов, за редким исключением, была в 1,5—6 раз ниже, чем на верхнем, закрытом пологом деревьев плесе.

4. *Катастрофический дрейф*, в результате которого происходит разрушение речных экосистем. При этом дрейфе

$$B_d(t_1, t_2) = B(t_1) + P_n(t_1, t_2) - C_p(t_1, t_2) \quad (11)$$

или

$$B_{\min} > B(t_1) + P_n(t_1, t_2) - B_d(t_1, t_2) - C_p(t_1, t_2). \quad (12)$$

По-видимому, такой дрейф может иметь место во время значительного антропогенного загрязнения и природных катастроф.

Нами катастрофический дрейф наблюдался у обитателей песчаного наполнителя в р. Бомнак в период катастрофического паводка (август 1975 г.), в результате которого биомасса животных, очевидно, оказалась ниже $B_{\min}$. Вероятно, поэтому после стабилизации уровня было отмечено дальнейшее снижение плотности этих животных [4]. Существенно, что после паводка на участке реки, где проводились наблюдения, в поверхностном слое грунта значительно уменьшилась и мощность песчаного наполнителя.

При длительном антропогенном загрязнении происходит также исчезновение из донных сообществ отдельных видов животных, в первую очередь некоторых групп личинок насекомых и амфипод [11, 13, 15, 20]. На грунте сильно загрязненных участков наибольшей численности достигают олигохеты, для которых активный дрейф, как правило, не наблюдается.

5. *Предимагинальный дрейф*, при котором происходит массовый вылет имаго. Является особым типом дрейфа, в котором участвуют только зрелые куколки и нимфы насекомых. Для этого дрейфа характерно, что

$$B_h \gg P_n - C_p \quad (13)$$

или

$$B_h(t'_1, t'_2) \ll B(t'_1) + P_n(t'_1, t'_2) - B_{ex}(t'_1, t'_2) - C_p(t'_1, t'_2), \quad (14)$$

где B_h — биомасса зрелых куколок и нимф, снесенных через сечение реки за определенное время; B_{ex} — биомасса экзувиев, сброшенных зрелыми куколками и нимфами на исследуемом участке реки за определенное время; (t'_1, t'_2) — продолжительность массового вылета имаго. При массовом вылете имаго биомасса животных на дне водотока может уменьшаться до 0, уравнение (14). Однако в отличие от катастрофического дрейфа донные сообщества при этом не разрушаются. Заметим, что предимагинальный дрейф сопровождается чрезвычайно высоким сносом экзувиев взрослых куколок и нимф.

Существовало мнение, что у видов, обитающих в горных и предгорных реках, вылет имаго насекомых значительно растянут во времени [9, 16]. Однако в бассейне Амура О. Я. Байкова [1, 2] многократно наблюдала массовый лет имаго типичных представителей горных потоков: *Rhithrogena lepnevae* Br., *Cinygmula grandifolia* Tshern., *C. hirasana* Imann., *Ephemerella* (*Drunella*) *aculea* Allen., *Ephemerella strigata* Eat., *E. formosana* Ulm., *E. orientalis* McL. (syn. *amurensis* Navas). Непосредственно в р. Амур массовый вылет имаго насекомых оказался характерен для *Anagenesia paradoxa* Buld., *A. natans* Buld., *Polymitarcys virgo* Oliv., *Oligoneuriella mikulskii* Sowa и др. [1—3, 10].

Закключение

При изучении бентостока с учетом динамики донных животных на грунте предложенная ранее классификация дрефта речных беспозвоночных оказалась неприменимой. Недостатков существующей классификации можно избежать, если за основу при выделении типов дрефта брать не причины, его вызывающие, а принцип, учитывающий убывание или возрастание в результате дрефта биомассы изучаемых групп гидробионтов на определенном участке реки за сутки. В результате такого подхода предложено пять типов сноса: нейтральный, отрицательный, положительный, катастрофический и предимагинальный. Примененные в новой классификации аналитические критерии, очевидно, позволяют с успехом использовать ее при количественном изучении функционирования сообществ бентосных организмов в условиях водотока.

*

1. Байкова О. Я. К познанию поденок бассейна Амура. 1. Imagines (Ephemeroptera, Ephemerella) // Изв. ТИНРО.—1972.— 77.— С. 178—206.
2. Байкова О. Я. К познанию поденок (Ephemeroptera) бассейна Амура. 2. Imagines (Rhithrogena, Neptagenia) // Там же.— С. 207—232.
3. Байкова О. Я. Фенология амурских поденок // Гидробиология бассейна Амура.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978.— С. 92—101.
4. Богатов В. В. Влияние паводка на снос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зеи) // Экология.— 1978.— № 6.— С. 36—41.
5. Богатов В. В. Влияние гидрологического режима верховьев реки Зеи и ее притоков на динамику бентоса // Гидробиология бассейна Амура.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978.— С. 84—91.
6. Богатов В. В. Значение бентостока в процессах биологического продуцирования в реках // Экология.— 1984.— № 3.— С. 52—60.
7. Богатов В. В., Богатова Л. В., Сиротский С. Е. Значение речного бентоса для оценки антропогенного загрязнения в условиях Дальнего Востока // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпози. Ч. 1.— Магадан, Б. и. 1983.— С. 7—8.
8. Боруцкий Е. В., Ключарева О. А., Никольский Г. В. Донные беспозвоночные (зообентос) Амура и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг.— 1952.— 3.— С. 5—139.
9. Бродский К. А. Материалы к познанию фауны беспозвоночных горных притоков Средней Азии // Тр. Среднеазиатского гос. ун-та.— 1935.— Сер. 8, вып. 15.— С. 1—112.
10. Булдовский А. Т. Новые представители семейства Palingeniidae (Ephemeroptera) из Дальнего Востока СССР // Вестн. ДВФ АН СССР, Владивосток, 1935.— № 14.— С. 151—161.
11. Винберг Г. Г. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод в СССР // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов.— Л.: Наука, 1979.— С. 285—292.
12. Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных.— М.: Наука, 1966.— С. 3—45.
13. Кожова О. М., Ащепкова Л. Я., Ербаева Э. А., Акиншина Т. В. Классификация чистоты вод р. Ангара по состоянию макрозообентоса // Материалы 6-го Всесоюз. симпози. по соврем. проблемам самоочищения водоемов и регулирования качества воды. Ч. 2. Таллин, 1979.— С. 16—18.
14. Константинов А. С. Хируномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг.— 1950.— 1.— С. 147—286.
15. Финогенова Н. П., Алимов А. Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод.— Л.: ЗИН АН СССР.— 1976.— С. 95—106.
16. Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна Амура и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг.— 1952.— 3.— С. 229—360.
17. Grizzell R. A. Flood effects on stream ecosystems // J. Soil and Water Conserv.— 1976.— 31, N 6.— P. 283—285.
18. Waters T. F. Interpretation of invertebrate drift in streams // Ecology.— 1965.— 46, N 3.— P. 327—334.
19. Waters T. F. The drift of stream insects // Ann. Rev. Entomol.— 1972.— 17.— P. 253—272.
20. Woodiwiss F. S. The biological system of stream classification used by the Trent River Board // Chemistry and Industry.— 1964.— 11.— P. 443—447.