

УДК 582.524

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ В СВЕТЕ БАЗОВЫХ НАУЧНЫХ КОНЦЕПЦИЙ

В. В. Богатов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: vibogatov@rambler.ru

Обсуждаются базовые концепции функционирования речной биоты, обеспечивающие понимание системной организации особого природного комплекса – континуума речных экосистем, или «реобиома».

Ключевые слова: реки, сообщества, экосистемы, концепции, речной континуум, спираллинг питательных веществ, динамика пятен, реобиом.

В мировой литературе опубликованы работы, подводящие итоги более чем полувековому изучению экологии речных сообществ (Odum, 1957; Hynes, 1970; Davies, Walker, 1986; Богатов, 1994; Allan, 1995; Cushing et al., 1995, 2006; Dudgeon, 2008; Cushing, Allan, 2001; Wetzel, 2001; Gregory et al., 2003; Benke, Cushing, 2005; Шубина, 2006; Thorp et al., 2008; Tockner et al., 2009; Gido, Jackson, 2010; Протасов, 2011; и др.). Полученные результаты позволили разработать представления о закономерностях функционирования речных экосистем и формирования их структуры. Среди базовых концепций, систематизация большей части которых проведена К. Р. Таунсендом (Townsend, 1996), выделены:

- концепция речного континуума;
- концепция спираллинга питательных веществ;
- несколько частных концепций, объясняющих дисконтинуальность структурно-функциональных характеристик речных экосистем;
- концепция динамики пятен/ячеек;
- частные концепции, учитывающие влияние на речные сообщества прибрежных условий и водосборных площадей;
- комбинированная концепция функционирования речных сообществ.

В данной работе предпринята попытка синтеза имеющихся представлений, позволяющего обозначить наиболее значимые характеристики реобиома как целостных природных комплексов.

Концепция речного континуума

Среди общих и частных концепций, посвященных особенностям функционирования речных экосистем, популярность среди специалистов получила концепция речного континуума (КРК) (*the river continuum concept*), в которой изложена взаимосвязь

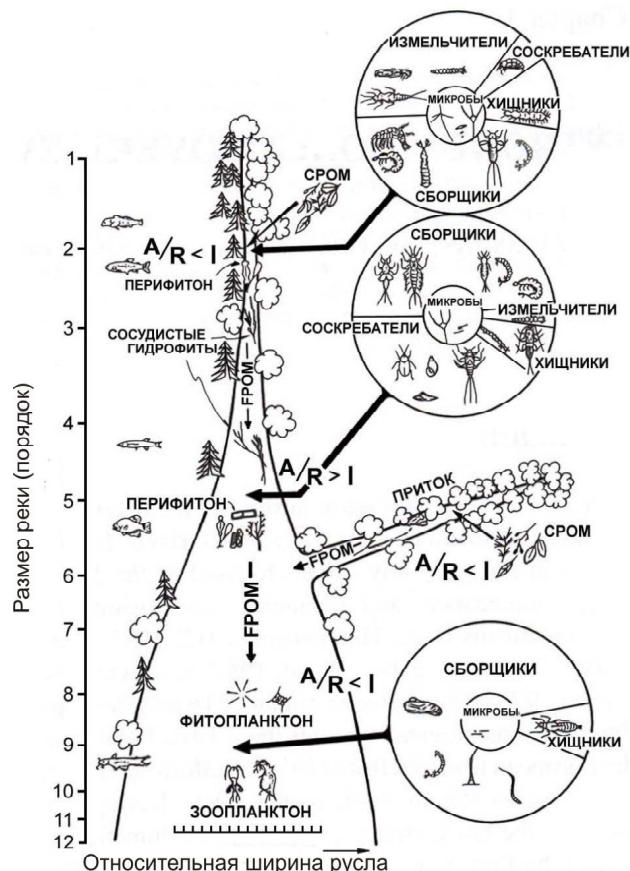


Рис. 1. Схема речного континуума. Предполагаемая взаимосвязь между размером потока и поступательными изменениями структурно-функциональными признаками лотических сообществ (Vannote et al., 1980)

Fig. 1. The river continuum scheme. The assumed relationship between the stream size and the progressive shift in structural and functional attributes of lotic communities (Vannote et al., 1980)

между увеличением размера водотока и изменяющимися структурно-функциональными характеристиками речных сообществ (рис. 1) (Vannote et al., 1980).

В соответствии с КРК, в верховьях рек, водосборы которых покрыты лесом, экосистемы затенены пологом деревьев и получают мало света. Летние среднемесячные температуры воды невысоки и, например, в умеренных широтах редко превышают 8–12°. Отношение первичной продукции (A) к деструкции (R) органических веществ значительно меньше единицы, что указывает на гетеротрофный тип метаболизма экосистемы. Первичные консументы на этом участке питаются в основном аллохтонным органическим веществом (листовой опад, древесный мусор и пр.) и связанными с ним бактериями. Беспозвоночные здесь представлены главным образом механическими измельчителями опада (*large particulate shredders*) и сборщиками детрита (*collectors*). В водном потоке преобладают грубые макрочастицы (> 1 мм) органического вещества (*coarse particulate organic matter* – СРОМ).

Ниже по течению река становится шире, изменяется ее температурный режим, речная экосистема не затенена деревьями и меньше зависит от аллохтонной органики. В потоке все большее значение имеет тонко- и ультратонкоизмельченное органическое вещество, размер частиц которого соответственно от 1 до 0,5 мм (*fine particulate organic matter* – ФРОМ) и менее 0,5 мм (*ultra-fine particulate organic matter* – УРОМ), а в сообществе консументов доминируют соскребатели перифитона (*periphyton grazers*), бентосные фильтраторы (*benthic filter feeders*) и сборщики (на рис. 1 бентосные фильтраторы и сборщики объединены в общую группу «сборщики»). Биотическое разнообразие беспозвоночных на таких участках максимально. Считается, что экосистема здесь автотрофна, а отношение A/R либо выше (Vannote et al., 1980), либо несколько меньше единицы (Богатов, 1995; Dodds, 2002).

На равнинных участках рек течение замедляется, вода, как правило, становится мутной, что ослабляет процессы фотосинтеза. В толще воды появляются планктонные организмы, однако на большинстве трофических уровней видовое разнообразие снижается и экосистема вновь становится гетеротрофной.

В верховьях рек, протекающих по безлесной местности, количество основных трофических групп сокращается в основном за счет отсутствия или резкого снижения роли потребителей листового (травяного) опада, однако последующий континуум трофических группировок сохраняется (Minshall et al., 1985). При этом трофическая структура беспозвоночных в водотоках первого порядка безлесной зоны примерно соответствует таковой в водотоках 4-го порядка лесной зоны (рис. 2).

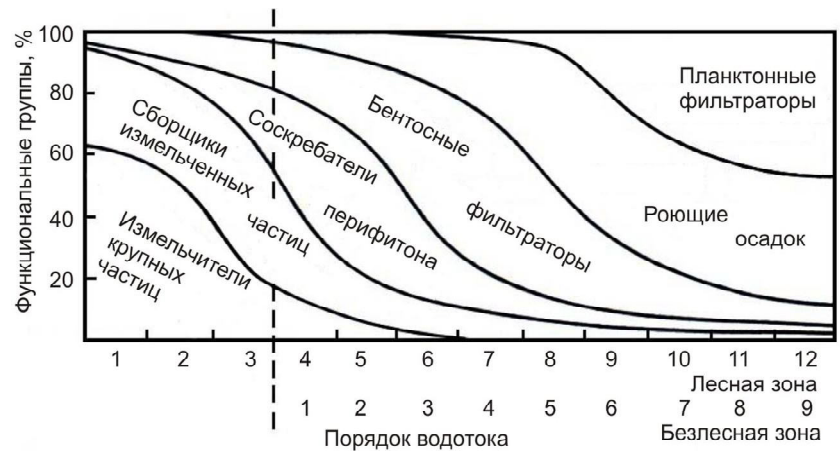


Рис. 2. Ожидаемые изменения в соотношении функциональных трофических групп вдоль речной системы (Minshall et al., 1985)

Fig. 2. Expected changes in functional feeding group relationships along the river system (Minshall et al., 1985)

Концепция спиралинга питательных веществ

Практически одновременно с публикацией КРК получила развитие концепция спиралеобразного оборота (спиралинга*) питательных веществ – КСПВ (*nutrient spiraling concept*) (Webster, Patten, 1979; Newbold et al., 1981), в которой, как и в КРК, речные экосистемы рассматриваются в качестве вытянутых в длину транспортных систем. Введение пространственного измерения в круговорот питательных веществ (т. е. их смещение вниз по течению) составляет важное отличие между ситуациями с потоками веществ, наблюдаемыми в речных экосистемах, по сравнению с большинством других водных и наземных экосистем (Minshall et al., 1983).

В общем виде смысл КСПВ сводится к тому, что в однонаправленных речных потоках круговорот питательных веществ, точнее, каждый цикл этого круговорота, происходит с пространственным смещением вниз по течению, что приводит к образованию частично открытых циклов (*partially open cycles*) оборота веществ в виде спиралей. Форма и размер спирали конкретного цикла – результат физического и биологического процессов: смещение цикла вниз по течению – это функция физических процессов, а потребление и ассимиляция питательных веществ – биологических.

Степень задержания и переиспользования питательных веществ в потоке определяется плотностью спиралей, которая, в свою очередь, может быть измерена как расстояние перемещения питательного вещества вниз по течению от момента его поступления

*Термин «спиралинг» используется для описания комбинированных процессов циркуляции питательных веществ и их линейного движения в проточной воде. Для определения активности «спиралинга» обычно используют величину скорости оборота питательных веществ, определяемую как среднюю, или ожидаемую, дистанцию, преодоленную веществом (элементом, атомом) по течению реки за промежуток времени между его поступлением или фиксацией в воде и окислением (Newbold et al., 1982a).

ния в водную среду в доступном для потребления состоянии, последующим проходом через пищевую цепь и до возвращения в воду в форме, доступной для нового использования (рис. 3). Чем короче средняя длина между витками спирали (т. е. чем короче дистанция пробега питательного вещества до его потребления), тем более интенсивно речным сообществом используются питательные вещества. Понятно, что степень смещения цикла будет определяться мощностью водного потока: чем мощнее поток, тем должно быть большим расстояние между петлями спирали. В то же время скорость оборота питательных веществ в речных экосистемах зависит и от биологической активности биоты, измеряемой, например, метаболизмом бентосного сообщества.

По частоте циклов ПВ и уровню биологической активности выделяют четыре группы сообществ (Minshall et al., 1983): эффективность оборота ПВ может быть высокой или низкой как при высокой, так и при низкой биологической активности сообществ (рис. 4). Причем наибольшая плотность спиралей (т. е. высокая интенсивность оборота ПВ) оказалась характерна для водотоков низких порядков. Эффективность переноса ПВ потоком может быть

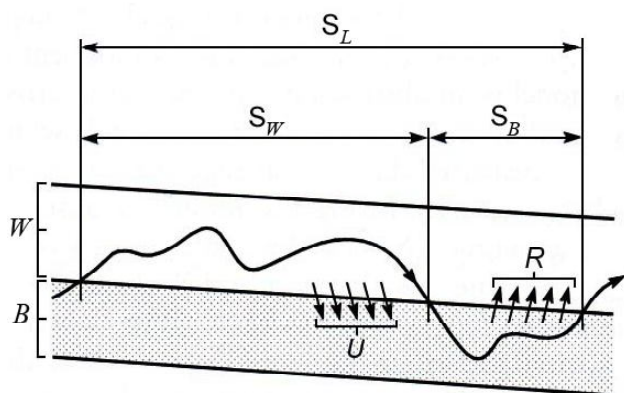


Рис. 3. Модель двухэтапного цикла круговорота биогенных элементов. S_L – общая длина спирали, т. е. среднее расстояние, которое биогенный элемент, например фосфор, преодолевает вниз по течению за один цикл своего оборота. Цикл начинается с пригодности элемента в водной среде (W) к потреблению и включает расстояние его транспортировки в воде (S_W) до потребления (U) и ассимиляции (A) биотой (B). Заканчивается цикл минерализацией и повторным поступлением элемента в водную среду безотносительно дистанции его перемещения (S_B) в водном потоке в период ассимиляции (по: J. D. Allan (2006); модификация рисунка по: J. D. Newbold et al., 1982a)

Fig. 3. Two-compartment nutrient spiraling model. The spiraling length S_L is the average distance a nutrient atom, such as phosphorus, travels downstream during one cycle. A cycle begins with the availability of the nutrient atom in the water column (W), includes its transportation distance in the water (S_W) until its uptake (U) and assimilation (A) by the biota (B), and whatever additional distance the atom travels downstream within the biota (S_B) until that atom is eventually re-mineralized and released. After J. D. Allan (2006); picture from Newbold et al., 1982a, modified

возмещена механизмами его задержки (перехвата биотой) и вовлечением в цикл биотического оборота так, что чем выше степень задержки ПВ, тем короче расстояние между петлями (т. е. ближе заканчивается цикл оборота ПВ в любом пункте потока).

В условиях стабильного гидрологического режима есть множество механизмов замедления транспортирующей способности потока. В частности, в соответствии с КРК, сообщества в водотоках организованы так, чтобы, с одной стороны, максимизировать использование питательных веществ и энергии на определенных участках русла, с другой – приспособиться к физическим изменениям в речном континууме, поддерживая в продольном профиле реки определенное равновесие по потокам вещества и энергии с окружающей средой (Vannote et al., 1980). В этом плане следует отметить работу Дж. Д. Ньюболда с савторами (Newbold et al., 1982a), которые по данным, полученным на трех разных реках, исследовали модель круговорота органического углерода в его соотношении с биомассой и дыханием сообщества, а также поступлением извне. Авторы пришли к заключению, что постоянный запас органического углерода в речной системе близок к равновесному состоянию между учтенными переменными на участке, равном примерно пяти средним дистанциям оборота этого элемента. Таким образом, чем короче дистанция оборота углерода, тем меньше требовалось продольного участка реки для достижения состояния равновесия этого элемента в экосистеме.

В дальнейших исследованиях было указано, что основные положения КСПВ были разработаны для основного русла реки, без учета значимости и возможности циклов оборота ПВ в разнообразных боковых, т. е. прибрежных речных зонах (Thorp et al., 2008). Оказалось, что некоторые боковые участки рек способны эффективно сжимать питательные спирали, более эффективно задерживать азот и другие биогенные элементы, а в слабопроточных прибрежных участках получают развитие процессы нитрификации и денитрификации (Thorp et al., 2008). Наконец, геоморфологически сложные прибрежные функциональные зоны имеют большее отношение длины береговой линии к продольной оси потока, что повышает значимость прибрежных участков (в случаях сильной изрезанности береговой линии) в обороте ПВ по сравнению со стрежнем реки.

Концепции дисконтинуальности речных сообществ

Еще задолго до опубликования КРК все текущие воды бореальной зоны Земли по эколого-гидрологическим характеристикам разделяли и продолжают разделять на креналь, ритраль и потамаль (Illies, 1953; Illies, Botosaneanu, 1963). К кренали относят область родникового ручья, к ритрالي – примыкающую к роднику часть водотока с каменистым или гравийно-галечным грунтом, высокой скоростью течения, насыщенной кислородом водой и летними среднемесячными температурами до 20°C. К пота-

Механизм	Биологическая активность	Эффективность циклов ПВ		Устойчивость экосистемы *	Порядки изученных рек	
		Интенсивность рециркуляции	Дистанция между оборотами спирали			
А. Высокое	Высокая	ИНТЕНСИВНОСТЬ ЦИКЛА ↑	БЫСТРАЯ	КОРОТКАЯ	ВЫСОКАЯ	МИ 2,3 ПА 1,2,3
			МЕДЛЕННАЯ	КОРОТКАЯ		
Б. Высокое	Низкая		БЫСТРАЯ	КОРОТКАЯ	ВЫСОКАЯ	ОР 1,2 АД 1 МИ 1
			МЕДЛЕННАЯ	КОРОТКАЯ		
В. Низкое	Высокая		БЫСТРАЯ	ДЛИННАЯ	НИЗКАЯ	АД 3 МИ 4 ПА 4
			МЕДЛЕННАЯ	ДЛИННАЯ		
Г. Низкое	Низкая		БЫСТРАЯ	ДЛИННАЯ	НИЗКАЯ	ОР 3,4 АД 2,4
			МЕДЛЕННАЯ	ДЛИННАЯ		

*В первоисточнике применено словосочетание «ecosystem stability», которое в специальной литературе обычно переводится как «устойчивость экосистемы». В данном случае понятие «ecosystem stability» обозначает «устойчивость» (в русскоязычной интерпретации), по З. Риклефсу, т. е. «внутренне присущую системе способность выдерживать изменение, вызванное извне, или восстанавливаться после него» (Риклефс, 1979. С. 379), что близко к понятию «выносливость», по А. Ф. Алимову (2000).

Рис. 4. Установленные эффекты взаимодействий между дистанцией перемещения питательных веществ (ПВ) вниз по течению и биологической активностью (например, метаболизмом бентосного сообщества) по отношению к циклу (обороту) ПВ в исследованных потоках (штаты: АД – Айдахо, МИ – Мичиган, ОР – Орегон, ПА – Пенсильвания). **На схеме:** чем меньше диаметр петли спирали, тем быстрее происходит рециркуляция ПВ. Расстояние между спиральными петлями обозначает степень смещения цикла ПВ вниз по течению однонаправленным потоком воды. Количество ПВ, задействованное в цикле, представлено толщиной спиральной линии (Minshell et al., 1983)

Fig. 4. Postulated effects of interactions between the distance of downstream nutrient movement and biological activity (such as BRC) on organic matter («nutrient») cycling in streams and their relationships in the streams of this study (АД – Idaho, МИ – Michigan, ОР – Oregon, ПА – Pennsylvania). **On the scheme:** the smaller the diameter of a loop the faster the rate. The distance between spiral loops represents the extent of downstream displacement of a cycle by the unidirectional water flow. The quantity of material being cycled is represented the spiraling line thickness (Minshell et al., 1983)

мали относят примыкающую к ритралу нижнюю часть водотока с песчаным, заиленным или илистым грунтом, сравнительно небольшой скоростью течения, летними среднемесячными температурами выше 20°C и с частыми проявлениями дефицита кислорода. Иногда в пределах кренали выделяют ридник (эукреналь) и родниковый ручей (гипокреналь). В свою очередь, ритраль и потамаль разделяют на части, каждая из которых соответствует определенным участкам рек, к которым приурочено местобитание определенных групп рыб: эпиритраль (верхний форелевый участок), метаритраль (нижний форелевый участок), гипоритраль (хариусовый участок), эпипотамаль (усачевый участок), метапотамаль (лещевый участок) и гипопотамаль (ершово-камбальный участок).

Дальнейшее детальное изучение речной биоты в каждой из выделенных зон позволило говорить об

определенной условности положений КРК. В частности, исследователи обратили внимание на гидравлическую составляющую водного потока (Statzner, Higler, 1986; Statzner, 1987; Statzner et al., 1988). Отмечено заметное повышение видового богатства в зоне перехода кренали в ритраль и на участках появления излучин и пойменных водоемов (рис. 5). Такие изменения видового разнообразия авторы модели объясняли перепадами гидравлического давления, обусловленного изменениями расхода воды и градиента уклона в переходных зонах речной системы (Statzner, 1987; Statzner et al., 1988). Обращалось внимание на дисконтинуальность абиотических факторов, например, при слиянии притоков. В результате сформулирована гипотеза динамики речной сети (*network dynamics hypothesis*) (Benda et al., 2004) как более совершенная модель для объяснения распределения речных организмов.

В концепции пульсирующих наводнений (*flood-pulse concept*) (Junk et al., 1989) важная роль отводилась воздействию повторяющихся паводков, особенно в речных системах высокого порядка, где наблюдается существенное затопление поймы. Сезонность и степень этого затопления были отнесены к фундаментальным факторам, определяющим организацию реофильной системы. Авторы гипотезы пульсирующих наводнений считают, что в условиях частых затоплений поймы

изменения продольных параметров водотоков должны терять свое значение. В качестве развития концепции пульсирующих наводнений сформулирована парадигма природного режима стока (*the natural flow regime*) (Poff et al., 1997), в которой сохранение естественного гидрологического режима рек считается важнейшим фактором поддержания разнообразия лотических экосистем.

Концепция динамики пятен (ячеек)

В качестве основной альтернативы КРК была выдвинута концепция динамики пятен/ячеек – КДП (*the patch dynamics concept*), которая акцентирует внимание исключительно на дискретном характере речных экосистем (Townsend, 1989). Действительно, речные системы неоднородны по составу и динамичны во времени. Они явно разнородны по гидрологическим условиям, таким как режим потока,

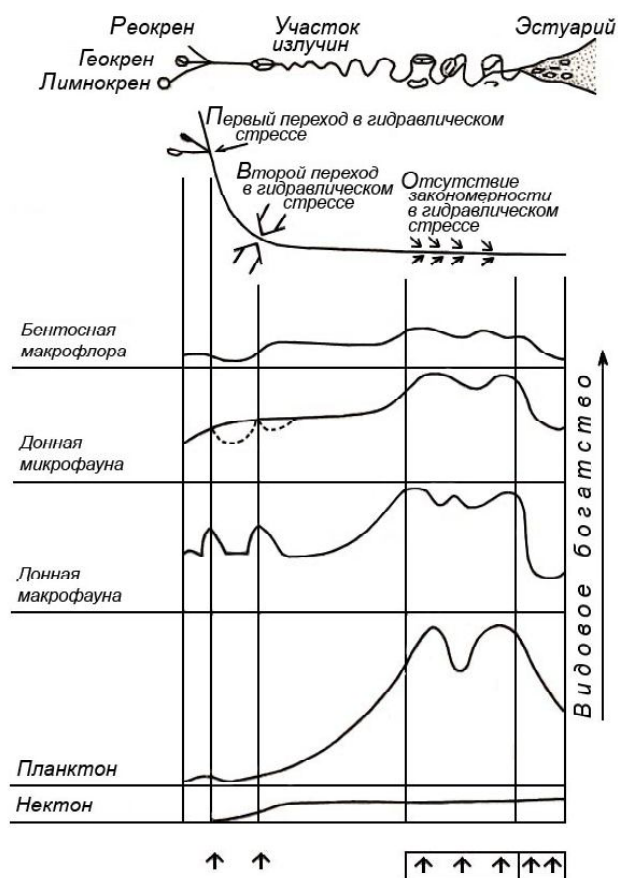


Рис. 5. Характеристики проточных экосистем. Стрелки вверх указывают на участки водотока, где показатели параметров среды подвержены относительно высоким изменениям; стрелки вниз – на участки, где отмечена резкая смена видового состава гидробионтов (Statzner, 1987)

Fig. 5. Characteristics of stream ecosystems. The arrows above indicate the parts of water stream where the indexes of the environmental parameters experience relatively large changes. The arrows below show the parts where sharp exchanges in the specific structure of hydrobionts are indicated (Statzner, 1987)

размер частиц субстрата и ресурсов (мертвое органическое вещество, прикрепленные водоросли, жертвы). В соответствии с КДП организацию речных сообществ определяют временные и, чаще всего, случайные элементы контроля ниш. Постулируется, что постоянные изменения среды обеспечивают большее разнообразие, например, когда экологически сходные виды функционируют в разные сезоны (контроль ниши посредством временных различий в потреблении ресурса). Кратковременные нарушающие воздействия могут повысить возможности сосуществования видов и их разнообразие. При этом уменьшается вероятность конкурентного исключения (через аннулирование конкурентного преимущества), особенно если какие-либо процессы дают видам преимущество при низкой плотности (Chesson, 1986).

В КДП утверждается, что в неоднородной среде и в условиях нарушающих воздействий осо-

бое значение приобретает масштабное рассеивание гидробионтов в пространстве (колонизация новых субстратов) (Townsend, 1989). Даже в тех случаях, когда роль конкуренции или хищничества очевидна, временные явления – нарушение структурно-функциональной упорядоченности и колонизация – также имеют существенное значение. В большинстве ситуаций случайные факторы становятся лидирующими, а виды с возможностями масштабного расселения (например, активный дрейф бентосных организмов или покатые миграции рыб) составляют отличительную особенность водотоков.

Решающая роль в КДП отведена рефугиумам (убежищам) как потенциальным источникам гидробионтов при их переколонизации после наводнений. Подобные рефугиумы рассматриваются в качестве буфера против частых экстремальных воздействий, направленных на разрушение речных сообществ. В целом, модель динамики пятен показывает теоретические возможности сосуществования видов со сходным образом жизни в условиях временных (преходящих) явлений.

Комбинированная концепция

Соотношение континуальности (КРК) и дискретности (КДП) в структуре речных экосистем не может рассматриваться лишь с позиции альтернативности двух концепций (Богатов, 1995). Несомненно, рефугиумы играют существенную роль в формировании видового разнообразия конкретных речных сообществ, во многом обеспечивая их уникальность (Sedell et al., 1990). Понятно, что в любой речной системе рефугиумы расположены случайным образом. Однако по мере продвижения от истоков к зоне ритрали количество и разнообразие таких рефугиумов обычно увеличиваются, и, таким образом, увеличивается вероятность появления новых групп гидробионтов. Например, в континууме р. Начилова (западная Камчатка) количество заломов в основном русле закономерно изменяется от истоков к устью (Есин, Чалов, 2011): минимальное количество заломов характерно для верховьев, а максимальное – для среднего течения (рис. 6.). Известно, что именно в заламах могут концентрироваться многие группы зообентосных организмов и рыб (Benke et al., 1985; Benke, 2001; Есин, Чалов, 2011; и др.).

Таким образом, отмечаемая в КРК более высокая степень видового разнообразия в ритрали, по видимому, во многом обеспечивается наличием здесь многочисленных и разнообразных убежищ по сравнению с зоной кренали. Аналогичным образом указанное Б. Штацнером (Statzner, 1987) увеличение видового богатства в зонах «гидравлического стресса» также в какой-то степени может быть связано с появлением качественно новых рефугиумов. Очевидно, что биотопы-рефугиумы содействуют функционированию речной системы, частью которой они являются. И хотя их изначальное расположение определяется случайными факторами, в ре-

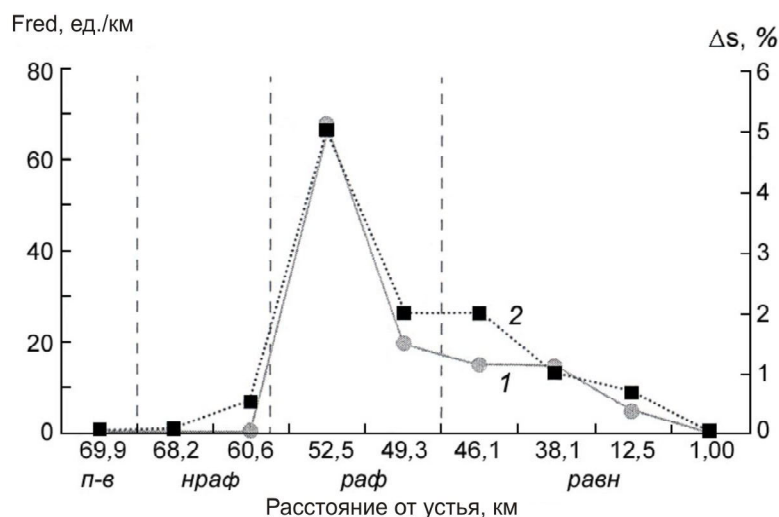


Рис. 6. Изменение частоты заломов (1, Freq) и их доли от акватории русла (2, Δs) в континууме р. Начилова (западная Камчатка). Типы русла: *п-в* – горное порожиисто-водопадное, *нрпф* – с неразвитыми аллювиальными формами, *рпф* – с развитыми аллювиальными формами, *равн* – равнинное (Есин, Чалов, 2011)

Fig. 6. Changes in (1) the frequency of wood jams (Freq) and (2) their size relative to the total water area (Δs) along the Nachilova River channel (Western Kamchatka) depending on changes in its type (*п-в*, mountain channel with rapids and falls; *нрпф*, mountain channels with undeveloped alluvial forms; *рпф*, channels with developed alluvial forms; *равн*, flatland channels) (Есин, Чалов, 2011)

зультате взаимодействия приуроченных к таким рефугиумам сообществ гидробионтов может возникнуть внутренняя организация речной биоты, проявляющаяся в образовании континуума.

Имеющиеся на сегодня основные концепции – речного континуума и динамики пятен, объясняющие с разных позиций особенности функционирования лотических экосистем, следует, очевидно, рассматривать как взаимодополняющие друг друга. Это позволяет полнее и реалистичнее оценивать состояние речных природных комплексов и создает предпосылки для более точного прогнозирования изменения такого состояния, в том числе в результате антропогенных воздействий. Таким образом, можно говорить о необходимости формирования комбинированной концепции функционирования речных сообществ.

Концепции прибрежного влияния и влияния водосборных территорий

Кроме перечисленных концепций, были предложены частные модели прибрежного наземного влияния (*riparian influence*) (Cummins et al., 1989; Gregory et al., 1991; Cummins, 2002), поскольку воздействия прибрежных наземных экосистем на структуру и функции речных биоценозов являются уникальными и значительными (Gregory et al., 1991). Например, отсутствие затенения на участках рек гетеротрофной зоны приводит к их эвтрофикации и развитию сообществ соскребателей перифитона (Minshall, 1978), а различия в составе прибрежной растительности могут повлиять на оборот грубых

макрочастиц органических веществ (Grubbs, Cummins, 1996). Ранее было показано, что интенсивность оборота питательных веществ также может быть связана с составом наземной растительности. В частности, в северных реках США самые высокие уровни рециркуляции питательных веществ были отмечены в потоках, протекающих среди восточных лиственных лесов, а наиболее медленные – среди западных хвойных лесов (Minshall et al., 1983). Существенное влияние на экосистемы малых рек могут оказывать околоречные животные, например, поселения речного бобра (*Castor fiber*) (Завьялов и др., 2005; Экосистема..., 2007).

Исторически сложившиеся ландшафты бассейнов также воздействуют на биологическое разнообразие речных экосистем. Показательны в этом плане результаты исследования связи видового разнообразия водорослей с площадью речного бассейна для рек горно-лесной зоны Дальнего Востока России (Богатов, Никулина, 2010; Богатов и др., 2013). Установлено, что в горно-лесной зоне основное формирование многовидовых сообществ фитобентоса происходит в пределах дренажных участков рек*, при этом суммарное число таксонов водорослей здесь тесно связано с величиной водосборной площади до значений, равных, примерно, 60–80 км² (рис. 7). Отметим, что данная площадь в исследованных реках охватывает области кренали, эпи- и метаритрали основного русла, и, следовательно, включает участки с максимальным видовым разнообразием зообентосных организмов (Вшивкова, 1988).

При выходе на транзитный участок реки темпы увеличения таксономического богатства альгоценозов с ростом площади водосборов заметно снижаются. Вероятно, изменения видового состава альгоценозов, происходящие в условиях транзитных участков рек, определяются не столько площадью водосбора, сколько изменениями скоростного и температурного режимов воды, что особенно важно при выходе рек на равнину и соответствующей смене реофильных сообществ на потамофильные (Богатов и др., 2013). На рис. 7 видно, что в верховьях дальневосточных рек размер водосборной территории в пределах 80 км² обеспечивает формирование и под-

* По И. Н. Гарцману (1974), все реки по функциональному критерию делятся на две категории: дренажные и транзитные. Дренажные – реки, служащие коллекторами избыточной воды на водосборе. К ним относятся преимущественно реки 1-го и 2-го порядков, т. е. малые реки. К транзитным относятся реки более высоких порядков, участвующие в переносе объемов воды, доставляемой дренажными элементами речной сети.

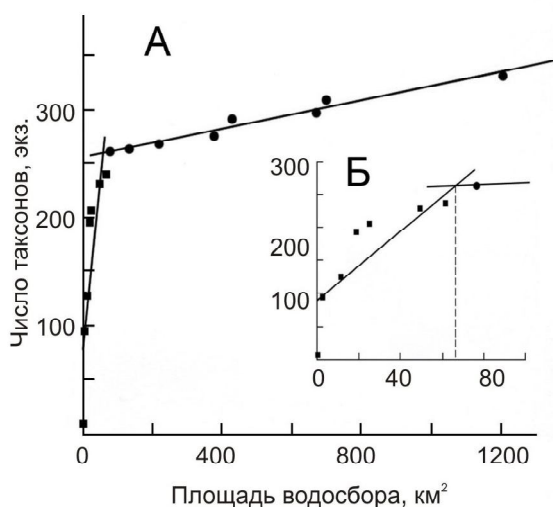


Рис. 7. Зависимость между суммарным числом таксонов водорослей и размером площади водосбора р. Комаровка (А); то же при площади водосбора до 100 км² (Б) (Богатов и др., 2013)

Fig. 7. (A) Ratio of the total number of algal taxa in the Komarovka River in the size of its catchment area and (Б) the same for the segment where the catchment area does not exceed 100 km² (Богатов и др., 2013)

держание высокого уровня видового разнообразия сообществ водорослей и беспозвоночных – обитателей горного и полугорного участков (Богатов, Никулина, 2010).

В то же время замедление темпов увеличения таксономического разнообразия гидробионтов в речной системе, наблюдаемое с последующим продвижением вниз по течению, т. е. с увеличением площади речного бассейна, и, соответственно, водности реки, указывает на границу, за пределами которой речное сообщество переходит в иное состояние, свойственное многоводным участкам рек, в континууме которых проявляется более медленный оборот питательных веществ (Minshall et al., 1983), а изменение структурно-функциональных характеристик биоты имеет более сглаженный вид (Богатов, Никулина, 2010). Поскольку ранее для горного и полугорного участков р. Комаровка был показан сходный характер изменения видового состава альгосообществ и зообентоса (Богатов и др., 2010), можно говорить об определяющей роли верховьев рек в формировании речного бентосного сообщества в целом.

Зависимость числа таксонов водорослей (n_a , экз.) от площади речного бассейна (S_{bas} , км²) описана степенной функцией (Богатов, Никулина, 2010):

$$n_a = 91,6 S_{bas}^{0,194}, R^2 = 0,97.$$

Полученное соотношение не противоречит известным зависимостям таксономического разнообразия флоры и фауны от площади местообитания. В связи с этим полезно отметить полученную А. Ф. Алимовым (2000) по данным Дж. Д. Аллана (Allan, 1995) зависимость числа видов рыб (n_{fish}) в речных системах почти всех континентов Земли от пло-

щади бассейнов отдельных рек (S_{bas} , км²), которая выражается уравнением

$$n_{fish} = 0,134 S_{bas}^{0,544}, R^2 = 0,967.$$

Реобиом как открытая природная система

Анализ основных концепций функционирования речных экосистем позволяет акцентировать внимание на общих закономерностях, определяющих взаимосвязь физических и биологических параметров проточных экосистем как в пространстве, так и во времени. С позиций существующих базовых концепций все речные природные комплексы – своеобразные открытые природные системы, в которых события, происходящие на верхних участках, при однонаправленном движении водной массы всегда отражаются на нижележащих сообществах и экосистемах. Водный поток обеспечивает вынос из экосистемы продуктов жизнедеятельности организмов, особенно в периоды паводков. В частности, в верховьях рек в межень может происходить временное «заилиение» слабопроточных биотопов фрагментами листового опада, фекалиями «измельчителей» и прочим, что негативно сказывается на условиях обитания самого сообщества «измельчителей». Однако первыми же паводковыми водами скопившийся «ил» транзитом выносится в потамаль, и «качество» биотопов в гетеротрофной зоне восстанавливается.

С течением реки связаны дрейф донных организмов и покатые миграции рыб, что способствует расселению гидробионтов, их более полному вовлечению в трофические отношения и оборот питательных веществ на разных участках ареала. Промывной режим горных и полугорных рек не позволяет развиваться планктонным сообществам, лимитирует развитие макрофитов и водорослевых обрастаний. Воздействия, вызванные подъемами уровня воды, становятся определяющими при формировании речных экосистем зоны муссонного климата. Здесь в периоды крупных паводков за счет механического смыва гидробионтов происходит значительное снижение численности и биомассы бентосных организмов. Причем речные экосистемы даже в столь динамичных условиях потока способны поддерживать высокий уровень биологического разнообразия (Леванидов, 1969; Богатов, 1994).

Продольные изменения геоморфологических и гидравлических характеристик речных систем оказывают существенное влияние на распределение речных организмов. Большая часть биологических данных, собранных до настоящего времени, соответствует предсказаниям КРК, особенно для ситуаций, когда исследовались интегральные структурные и функциональные характеристики бентосных сообществ. Предпринятые модификации КРК, например, эффекты притоков (Benda et al., 2004), круговорота питательных веществ (Minshall et al., 1983), прибрежное влияние (Cummins et al., 1989), последовательная неоднородность (Townsend, 1989), оказались совместимы с КРК и усилили ее значимость (Cummins et al., 2006). Было признано, что КРК пред-

ставляет собой наиболее адекватную гипотезу о биологических последствиях при изменениях расходов воды, ширины потока, его глубины, температуры и пр. В КРК, например, утверждается, что относительная ширина русла является надежным интегральным показателем организации речных экосистем. В частности, реки 1-го порядка, независимо от того, с каким порядком водотока они сливаются, всегда будут участками максимальной связи между прибрежной растительностью и речными беспозвоночными – измельчителями макрочастиц органического вещества, так же как и средами, где рост перифитона лимитирован недостатком света, что ограничивает развитие сообществ «соскребателей» (Cummins et al., 2006). На реках более высокого порядка речные экосистемы становятся менее зависимыми от аллохтонной органики. Одновременно на отдельных участках речного русла усиливается значение внутренних связей между гидробионтами (в первую очередь между перифитоном и беспозвоночными). Причем, если на верхних горных и полугорных участках рек основную роль играют бентосные организмы, то на средних и нижних – бентосные и планктонные.

В продольном профиле реки происходят закономерные изменения качества среды обитания гидробионтов как за счет абиотических факторов, так и за счет жизнедеятельности речных организмов. В результате происходит изменение видового состава биоты, которое может иметь плавный или скачкообразный характер. Например, в реках центра Европейской России изменение расхода воды в 10 раз, а ширины русла – в 2–3 раза соответствует 50%-ной смене фауны макробентоса (Чертопруд, 2011). При впадении крупных притоков, прохождении рекой озера или запруды или при смене окружающего ландшафта возможны скачкообразные изменения характера водотока и резкая смена сообществ (Чертопруд, 2011). Таким образом, на разноудаленных от истока участках русла могут функционировать разные по составу видов сообщества, которые следует относить к разным экосистемам.

В пределах средних и крупных речных бассейнов, особенно в ситуациях, когда река протекает через разные физико-географические и климатические зоны, системная организация речной биоты определяется в основном ее континуумом. В таких случаях исследователи сталкиваются с проблемой пространственного выделения конкретных сообществ и экосистем, границы между которыми могут быть сильно «размыты». В данной ситуации лучше говорить об особой надэкосистемной форме организации природных комплексов – континууме речных экосистем, или «реобиоме» (от греч. *rheos* – течение, *bios* и лат. – *oma*). Следовательно, реобиом – совокупность речных экосистем в речном континууме.

Механизмы формирования континуума речных экосистем заложены не только в изменениях физических параметров речного потока, но и в особенностях исторически сложившихся взаимосвязей между совместно обитающими организмами разных

трофических уровней. Следует учитывать, что многовидовые сообщества на каждом относительно протяженном участке речного русла (от нескольких десятков до сотен метров) существуют автономно. Например, высокая доля фильтраторов среди бентосных организмов метаритрали связана не столько с функционированием измельчителей листового опада, обитающих в зонах кренали и эпитритрали, сколько с результатом функционирования самого сообщества метаритрали на вышележащем участке русла, равном средней дистанции перемещения органических частиц сестона или оторвавшихся от субстрата клеток водорослей (по-видимому, эта величина близка к дистанции смещения одного цикла оборота питательных веществ). Результаты специальных исследований показывают, что в период летней межени при установившемся движении воды дистанция такого перемещения измеряется в пределах нескольких сотен и даже десятков метров (Cushing et al., 1993; Богатов, 1994; Georgian et al., 2003; и др.), тогда как расстояние до кренали и эпитритрали может измеряться десятками километров. Следовательно, в формировании речного континуума хоть и участвует все сообщество водотока, стабильное взаимодействие между экосистемами отдельных эколого-гидрологических зон (имеются в виду зоны кренали, ритрали и потамали) происходит не напрямую, а опосредованно – через систему взаимодействия следующих друг за другом локальных сообществ, приуроченных к конкретным, часто чередующимся биотопам (например, при чередовании плесов и перекатов).

Таким образом, в речных экосистемах обнаруживается структура связей, приводящая к существованию подсистем, сильно связанных внутри себя, но незначительно взаимодействующих между собой. Такие структуры имеют высокую способность к выживанию, т. е. ликвидация одной подсистемы не обязательно разрушает всю систему (Simon, 1962). Наличие минимальных связей между подсистемами позволяет отдельным подсистемам продолжать поддерживать свою целостность при крупных нарушениях в соседних подсистемах (например, при отшнурованном русле в условиях засухи) и, следовательно, переживать период, достаточный для самовосстановления утраченных частей системы.

В функционировании отдельных речных подсистем большое значение имеют прямые контакты между гидробионтами, осуществляемые за счет обильного дрефта организмов. Очевидно, что дрефт, например зообентосных организмов, фиксируемый на определенном створе реки, происходит с верхнего участка русла, протяженность которого соответствует средней дистанции дрефта гидробионтов. На место снесенных организмов поступают беспозвоночные с верхнего участка реки, а их место, в свою очередь, занимают организмы, обитавшие по течению еще выше, и т. д. Благодаря этому в определенной точке водотока плотность зообентоса может продолжительное время оставаться стабильной. Из сказанного следует, что биомассу донных организмов, снесенных через какое-либо сечение реки, не-

обходимо рассматривать как результат распределения их продукции на всей площади русла, расположенной выше створа, где производится отбор проб. Следовательно, автономия отдельных речных подсистем не может быть продолжительной, что, например, подтверждается наблюдениями за гидробионтами на участках русла, отшнурованных в период засухи. При длительной изоляции (более 1,5–2 мес) здесь могут происходить заметные изменения структурно-функциональных характеристик сообществ беспозвоночных в сторону уменьшения видового разнообразия и увеличения степени доминирования отдельных видов (Богатов, 1994). Важно, что разрушение связей в реке в результате гидростроительства также может сопровождаться крупными изменениями лотического сообщества на участках водотока как выше, так и ниже плотины (Hauer, Stanford, 1982; Ward, Stanford, 1983; Сорокин, 1987; Rader et al., 2008; и др.).

Работа выполнена при поддержке гранта ОБН РАН 12-1П30-01.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб. : Наука, 2000. – 147 с.
- Богатов В. В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. – 1995. – № 3. – С. 51–61.
- Богатов В. В., Федоровский А. С., Никулина Т. В. Роль гидрологических факторов в формировании видового разнообразия сообществ водорослей (на примере р. Комаровка, Приморский край, Россия) // Экология. – 2013. – № 6. – С. 428–435.
- Богатов В. В., Никулина Т. В. Связь видового разнообразия сообществ водорослей с площадью водосбора рек юга Дальнего Востока России // Биология внутренних вод. – 2010. – № 3. – С. 47–51.
- Богатов В. В., Никулина Т. В., Вишивкова Т. С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. – 2010. – № 2. – С. 134–140.
- Богатов В. В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток : Дальнаука, 1994. – 218 с.
- Вишивкова Т. С. Продольное распределение зообентоса ритрала реки Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. – С. 76–85.
- Гарцман И. Н. Топология речных систем и проблемы зональности в географии и гидрологии // Докл. инта географии Сибири и Дальнего Востока. – 1974. – Вып. 44. – С. 33–41.
- Есин Е. В., Чалов С. Р. Формирование заломов древесной растительности на реках Камчатки и их роль в распределении молоди рыб // Экология. – 2011. – № 1. – С. 49–56.
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. – М. : Наука, 2005. – 186 с.
- Леванидов В. Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. – 1969. – Т. 67. – С. 3–243.
- Протасов А. А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии – Киев : Академперіодика, 2011. – 704 с.
- Риклефс З. Основы общей экологии. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
- Сорокин Ю. И. Микропланктон реки Енисея и его роль как фактора самоочищения // Журн. общей биологии. – 1987. – Т. 48, № 3. – С. 350–367.
- Чертопруд М. В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы европейской России // Там же. – 2011. – Т. 72, № 1. – С. 51–73.
- Шубина В. Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. – СПб. : Наука, 2006. – 401 с.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / под ред. А. В. Крылова, А. А. Боброва. – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2007. – 372 с.
- Allan J. D. Stream ecology: Structure and Function of Running Waters. – London : Chapman & Hall, 1995. – 388 p.
- Benda L., Poff N. L., Miller D., Dunne T., Reeves G. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine habitats // BioScience. – 2004. – Vol. 54. – P. 413–427.
- Benke A. C. Importance of flood regime to invertebrate habitat in an unregulated river-floodplain ecosystem // J. N. Amer. Benthol. Soc. – 2001. – Vol. 20. – P. 225–240.
- Benke A. C., Henry R. L., III, Gillespie D. M., Hunter R. J. Importance of snag habitat for animal production in southeastern streams // Fisheries. – 1985. – Vol. 10. – P. 8–13.
- Benke A. C., Cushing C. E. (Eds.). Rivers of North America. – Burlington, Massachusetts : Academic Press/Elsevier, 2005. – 1144 p.
- Chesson P. L. Environmental variation and the coexistence of species // Community ecology / eds J. M. Diamond, T. J. Case. – N. Y. : Harper and Row, 1986. – P. 240–256.
- Cummins K. W., Cushing C. E., Minshall G. W. Introduction: an overview of stream ecosystems // River and stream ecosystems of the world / eds C. E. Cushing, K. W. Cummins, G. W. Minshall. – Berkeley ; Los Angeles; London : Univ. of California Press/Elsevier, 2006. – P. 1–8.
- Cummins K. W. Riparian-stream linkage paradigm // Verh. Inter. Verein. Limnol. – 2002. – Vol. 28. – P. 49–58.
- Cummins K. W., Wilzbach M. A., Gates D. M. et al. Shredders and riparian vegetation // BioScience. – 1989. – Vol. 39. – P. 24–30.
- Cushing C. E., Cummins K. W., Minshall G. W. (Eds.). River and stream ecosystems. – Amsterdam ; N. Y. : Elsevier, 1995. – 817 p. – (Ecosystems of the World ; Vol. 22).
- Cushing C. E., Cummins K. W., Minshall G. W. (Eds.). River and stream ecosystems of the world. – Berkeley ; Los Angeles ; London : Univ. of California Press/Elsevier, 2006. – 817 p.
- Cushing C. E., Allan J. D. Streams. Their Ecology and Life. – San Diego, CA : Academic Press, 2001. – 366 p.
- Cushing C. E., Minshall G. W., Newbold J. D. Transport dynamics of fine particulate organic-matter in 2 Idaho stream // Limnol. and Oceanogr. – 1993. – Vol. 38. – P. 1101–1115.
- Davies B. R., Walker K. F. The ecology of river systems. – Dordrecht, The Netherlands : W. Junk Publ., 1986. – 793 p.
- Dodds W. K. Freshwater ecology. Concepts and Environmental application. – San Diego, CA : Academic Press/Elsevier, 2002. – 569 p.
- Dudgeon D. (Ed.). Tropical Stream Ecology. – London : Academic Press, 2008. – 316 p.
- Georgian T., Newbold J. D., Thomas S. A. et al. Comparison of corn pollen and natural fine particulate matter transport in streams: can pollen be used as a seston surrogate? // J. N. Amer. Benthol. Soc. – 2003. – Vol. 22. – P. 2–16.

- Gido K. B., Jackson D. A.* (Eds.). Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques // American fisheries society symposium 73. – Bethesda, Maryland : Amer. Fisheries Society, 2010. – 684 p.
- Gregory S. V., Swanson F. J., McKee W. A., Cummins K. W.* An ecosystem perspective of riparian zones // *BioScience*. – 1991. – Vol. 41. – P. 540–551.
- Gregory S. V., Boyer K. L., Curnell A. M.* (Eds.). The ecology and management of wood in world rivers. – Bethesda, Maryland : Amer. Fisheries Society, 2003. – 431 p.
- Grubbs S. A., Cummins K. W.* Linkages between riparian forest composition and shredder voltinism // *Arch. Hydrobiol.* – 1996. – Vol. 137. – P. 39–58.
- Hauer F. R., Stanford J. A.* Ecological responses of hypsychid caddisflies to stream regulation // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1982. – Vol. 39. – P. 1235–1242.
- Hynes H. B. N.* The ecology of running waters. – Toronto : Univ. Press, 1970. – 555 p.
- Illies J.* Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung // *Berl. Limnol. Flußstat. Freudenthal*. – 1953. – Bd. 5. – S. 1–28.
- Illies J., Botosaneanu L.* Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue Faunistique // *Mitteilungen, Verh. Intern. Verein. Theoretische und Angewandte Limnol.* – 1963. – Bd. 12. – S. 1–57.
- Junk W. J., Bayley P. B., Sparks R. E.* The flood pulse concept in river-floodplain systems : Proceedings of the International large river symposium / ed. D. P. Dodge // *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* – 1989. – No. 106. – P. 110–127.
- Minshall G. W.* Autotrophy in stream ecosystems // *BioScience*. – 1978. – Vol. 28. – P. 767–771.
- Minshall G. W., Cummins K. W., Petersen R. C. et al.* Developments in stream ecosystem theory // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1985. – Vol. 42. – P. 1045–1055.
- Minshall G. W., Petersen R. W., Cummins K. W. et al.* Interbiome comparison of stream dynamics // *Ecol. Monogr.* – 1983. – Vol. 53. – P. 1–25.
- Newbold J. D., Elwood J. W., O'Neill R. V., Winkle W.* Nutrient spiraling in stream: The concept and its field measurement // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1981. – Vol. 38. – P. 860–863.
- Newbold J. D., O'Neill R. V., Elwood J. W., Winkle W. V.* Nutrient spiraling in stream: implications for nutrient limitation and invertebrate activity // *Amer. Nat.* – 1982a. – Vol. 120. – P. 628–552.
- Newbold J. D., Mulholland P. J., Elwood J. W., O'Neill R. V.* Organic carbon spiraling in stream ecosystems // *Oikos*. – 1982b. – Vol. 38. – P. 266–272.
- Odum H. T.* Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida // *Ecol. Monogr.* – 1957. – Vol. 27. – P. 55–112.
- Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B. et al.* The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration // *BioScience*. – 1997. – Vol. 47. – P. 769–784.
- Rader R. B., Voelz N. J., Ward J. V.* Post-flood recovery of a macroinvertebrate community in a regulated river: Resilience of an anthropogenically altered ecosystem // *Restoration Ecology*. – 2008. – Vol. 16. – P. 24–33.
- Sedell J. R., Reeves G. H., Hauer F. R. et al.* Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems // *Environmental Management*. – 1990. – Vol. 14. – P. 711–724.
- Simon H. A.* The architecture of complexity // *Proc. Am. Philos. Soc.* – 1962. – Vol. 106. – P. 467–482.
- Statzner B.* Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research direction // *Ecol. Stud.* – 1987. – Vol. 61. – P. 365–390.
- Statzner B., Gore J. A., Resh V. H.* Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications // *J. N. Amer. Benthol. Soc.* – 1988. – Vol. 7. – P. 307–360.
- Statzner B., Higler B.* Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // *Freshwater Biol.* – 1986. – Vol. 16. – P. 127–139.
- Thorp J. H., Thoms M. C., Delong M. D.* The riverine ecosystem synthesis: toward conceptual cohesiveness in river science. – San Diego, CA : Academic Press/Elsevier, 2008. – 208 p.
- Tockner K., Uehlinger U., Robinson C. T.* (Eds.). Rivers of Europe. – London : Academic Press/Elsevier, 2009. – 700 p.
- Townsend C. R.* Concepts in river ecology: pattern and process in the catchment hierarchy // *Arch. Hydrobiol.* – 1996. – Suppl. 113. Large Rivers. 10. – P. 3–21.
- Townsend C. R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. N. Amer. Benthol. Soc.* – 1989. – Vol. 8. – P. 36–50.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W. et al.* The River Continuum Concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1980. – Vol. 37. – P. 130–137.
- Ward J. V., Stanford J. A.* The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // *Dynamics of lotic ecosystems* / eds T. D. Fontaine, S. M. Bartel. – Ann Arbor, MI : Ann Arbor Science Publ., 1983. – P. 29–42.
- Webster J. R., Patten B. C.* Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics // *Ecol. Monogr.* – 1979. – Vol. 49. – P. 57–72.
- Wetzel G.R.* Limnology. Lake and river ecosystems. (Third Edition). – San Diego, CA : Acad. Press, 2001. – 1006 p.

Поступила в редакцию 23.09.2013 г.

LAWS OF RIVER ECOSYSTEM FUNCTIONING IN THE LIGHT OF BASIC SCIENTIFIC CONCEPTS

V. V. Bogatov

Discussed are the basic concepts of functioning river ecosystems that provide a theoretical understanding of the special supra-ecosystem forms of the natural complexes – a continuum of river ecosystems or «rheobiom».

Key words: rivers, ecosystems, community, concepts, river continuum, nutrient spiraling, patch dynamics, rheobiom.