

Динамика поступлений наземных беспозвоночных в пищевую сеть малой лососевой реки

М. В. АСТАХОВ

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: mvastakhov@mail.ru*

Статья поступила 15.09.15

Принята к печати 14.10.15

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены качественный состав и количественные характеристики аллохтонной фракции сиртона в одной из рек Дальнего Востока России. Предполагается, что выявленная суточная динамика дрейфа наземных организмов обусловлена спецификой их суточных миграций на суше. Выдвигается контраргумент теории ночной стратегии дрейфа зообентоса как способа избегания дрейтоядных хищников.

Ключевые слова: дрейфт, аллохтонные организмы, пищевая сеть, потоки вещества и энергии.

Противоположно направленные потоки вещества и энергии между смежными экосистемами могут иметь большое значение для реципиентных сообществ. В частности, общеизвестна роль растительного детрита наземного происхождения в функционировании сообществ водотоков, первичные продуценты которых в силу затененности лесным пологом получают слабое развитие [Богатов, 2013; Wallace et al., 2015]. Поступление в водотоки растительного опада и перенос его паводками коррелирует с расселением гидробионтов-деструкторов, поддерживающих существование хищников [Заика, Молодцов, 2013]. Однако в плане получения энергии наземного происхождения для представителей верхнего трофического уровня выгоднее не посредничество водных деструкторов, а прямое потребление биомассы гетеротрофов су-

ши. Первые попытки провести количественную оценку поступлений аллохтонных организмов в проточные экосистемы предпринимались еще в начале прошлого века [Needham, 1928], но прорыв в этом направлении стал очевиден только в последние десятилетия [Nakano, Murakami, 2001; Richardson, Sato, 2015]. Несмотря на разное происхождение энергии, заключенной в аллохтонных и автохтонных организмах, подавляющее большинство исследователей вклад организмов суши в питание водных хищников учитывают совместно с вкладом воздушных стадий амфибиотических насекомых [Задорина, 1988; Шустов, 1995]. При таком подходе остается неясным конкретный вклад поступлений беспозвоночных наземного происхождения в потоки вещества и энергии, проходящие через проточную экосистему. Известно,

например, что поденки, не питаясь после вылета, совершенно не участвуют в передаче вещества и энергии из прибрежных сообществ в водные.

Цель настоящей работы – количественная оценка поступлений беспозвоночных суши в одну из малых лососевых рек Дальнего Востока на участке ее среднего течения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Во избежание воздействия лунного света на ночную активность беспозвоночных материал собран автором в даты новолуний с июня 2006 по май 2007 г. на полугорном участке среднего течения р. Кедровой, впадающей в Амурский залив Японского моря. Бассейн реки расположен на юге Приморского края (Российская Федерация) в зоне влияния муссонного климата. Общая протяженность реки составляет 18 км, площадь ее водосбора – 45 км². Река относится к категории лососевых, поскольку здесь нерестится сима (*Oncomorhynchus masou*), мальма (*Salvelinus malma*), а также кунджа (*Salvelinus leucomaenis*).

В разные даты отбора материала (суточные серии) ширина потока на участке наблюдений составляла 7–12 м, а максимальная глубина – 0,5–0,6 м. Грунт на участке разнородный, с преобладанием гравийно-галечной фракции. Высшая водная растительность представлена только мхами (*Rhynchostegium riparioides* и *Plagiomnium* sp.), покрывающими отдельные валуны. В прилегающих к участку прибрежных сообществах отсутствуют хвойные деревья; над поверхностью нависают ветви ольхи волосистой (*Alnus hirsuta*), кленов (*Acer tegmentosum*, *A. pseudosieboldianum*, *A. ukurunduense*, *A. mono*), ивы тонко-столбиковой (*Salix gracilistyla*), чозении толлохнянколистной (*Chosenia arbutifolia*), вяза японского (*Ulmus japonica*), ясеня носолистного (*Fraxinus rhynchophylla*), сирени Вольфа (*Syringa wolfii*) и чубушника тонколистного (*Philadelphus tenuifolius*). В травяном ярусе у уреза воды преобладает осока придатконосная (*Carex appendiculata*). Затененность водного зеркала на участке – менее 20 %.

Для отлова дрейфовавших беспозвоночных использовали пробоотборник собственной кон-

струкции, позволяющий учитывать различия в интенсивности дрейфа на разных глубинах и тем самым получать более точную оценку его количественных характеристик [Astakhov, 2012]. Прибор состоит из стойки и закрепляемых на ней друг над другом дрейфовых сачков, количество которых зависит от глубины на участке отбора материала. Ширина и высота входной рамки каждого сачка – 0,25 м и 0,1 м; размер ячеей фильтрующего конуса – 220 мкм, его длина – 0,6 м. В настоящем исследовании оперировали тремя сачками. Скорость течения измеряли гидрометрической вертушкой ГР-55 на трех горизонтах, соответствующих положению сачков пробоотборника. В темный период суток материал отбирали каждый час, днем – каждые 2 ч. Время экспозиции составляло 5 мин. Пробы фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Попутно определяли температуру воды и воздуха, а также погодные условия.

При разборе материала отдельно учитывали водную фракцию сиртона – гидробионтов (включая вылетающих амфибиотических насекомых) и наземную фракцию – попавших в поток сухопутных беспозвоночных. Интегральную величину сноса беспозвоночных через учетное сечение реки (1 × 0,3 м) определяли с учетом объемов воды, профильтрованной каждым сачком за время экспозиции. Первичную обработку данных проводили в табличном процессоре Microsoft Excel 2003, а статистический анализ и построение диаграмм – в программах SPSS 16.0 и STATISTICA 10. Процедуру статистических сравнений предвляли проверкой гипотез о нормальности распределения данных и однородности дисперсий. В качестве критического выбран уровень значимости 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сухопутные беспозвоночные встречались в пробах из р. Кедровая на протяжении всего периода исследования, однако показательными в плане изучения динамики аллохтонных поступлений оказались только материалы июльской, августовской, сентябрьской и майской серий (рис. 1). Наиболее массовыми компонентами наземной фракции сиртона в летние месяцы и в начале осени оказались

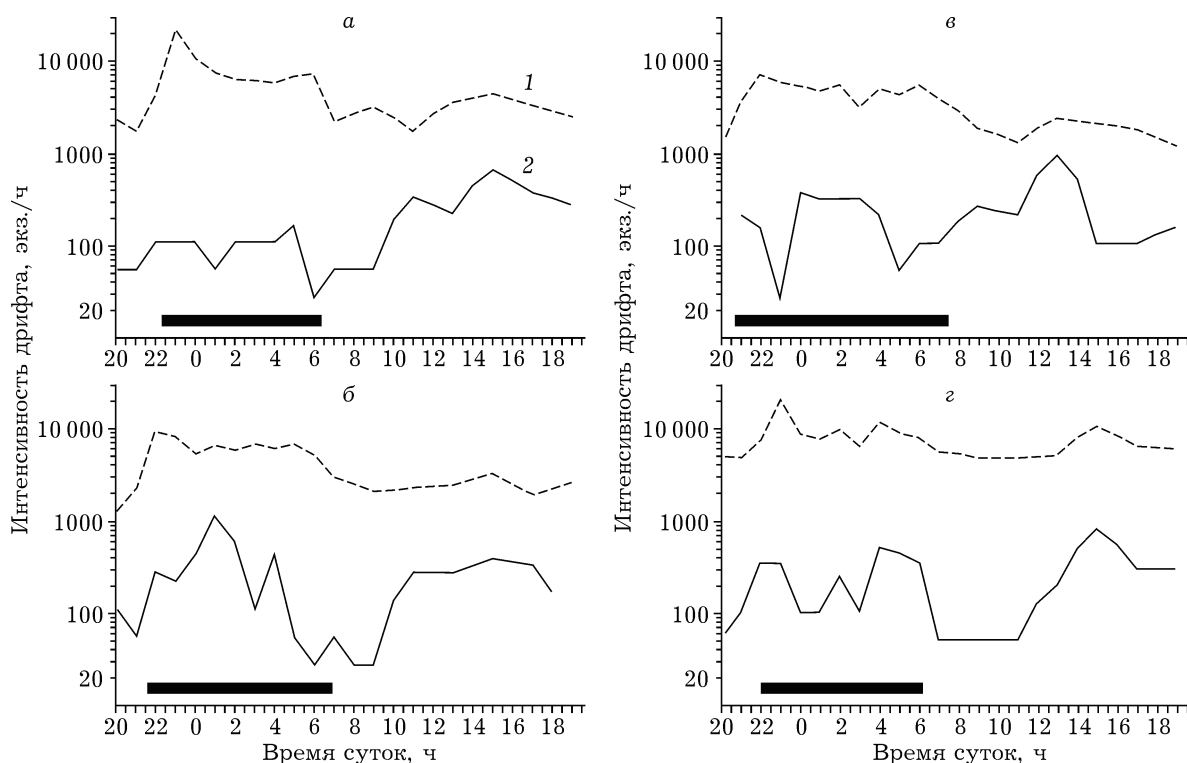


Рис. 1. Суточная динамика дрейфа беспозвоночных через учетное сечение р. Кедровая (1 × 0,3 м): 1 – водные, 2 – наземные беспозвоночные. Шкала по оси ординат – логарифмическая. Даты: а – 25–26.07, б – 23–24.08, в – 22–23.09.2006, г – 15–16.05.2007. Темными полосами отмечен период ночи

Hymenoptera, Hemiptera и Aranei, а в конце весны – Hymenoptera, Thysanoptera и личинки Lepidoptera (табл. 1). Максимальные валовые показатели интенсивности дрейфа наземных организмов зафиксированы в июле и мае (табл. 2). Распределение результатов определения индивидуальной массы беспозвоночных в выборках не соответствовало нор-

мальному, поэтому в качестве меры центральной тенденции выбрана медиана, а не среднее арифметическое (рис. 2).

Сравнение величин индивидуальной массы беспозвоночных на основе группировки по времени суток показало, что дрейфовавшие ночью водные беспозвоночные статистически значимо крупнее гидробионтов, мигрировав-

Т а б л и ц а 1

Доля от общей численности наземных беспозвоночных в сиртоне р. Кедровая, % (ед. – менее 5 экз./серия)

Группа	Серия											
	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Hymenoptera	42,9	16,7	23,3	29,3	–	–	–	–	–	Ед.	–	31,5
Hemiptera	Ед.	29,6	16,3	42,7	Ед.	–	Ед.	Ед.	Ед.	»	–	6,7
Aranei	–	9,3	19,8	10,7	»	–	–	–	–	»	–	Ед.
Coleoptera	–	14,8	9,3	–	»	–	–	–	–	–	–	10,1
Thysanoptera	–	7,4	7,0	–	–	–	–	–	–	–	–	23,6
Psocoptera	Ед.	9,3	14,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lepidoptera	»	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	15,7
Diptera	»	»	5,8	14,7	–	–	–	–	–	–	–	6,7
Acariformes	»	»	Ед.	–	–	–	–	–	–	–	Ед.	Ед.
Collembola	–	»	–	Ед.	–	Ед.	–	–	–	–	–	–

Т а б л и ц а 2

**Интенсивность дрейфа беспозвоночных водного и наземного происхождения
через учетное сечение р. Кедровая (1 × 0,3 м)**

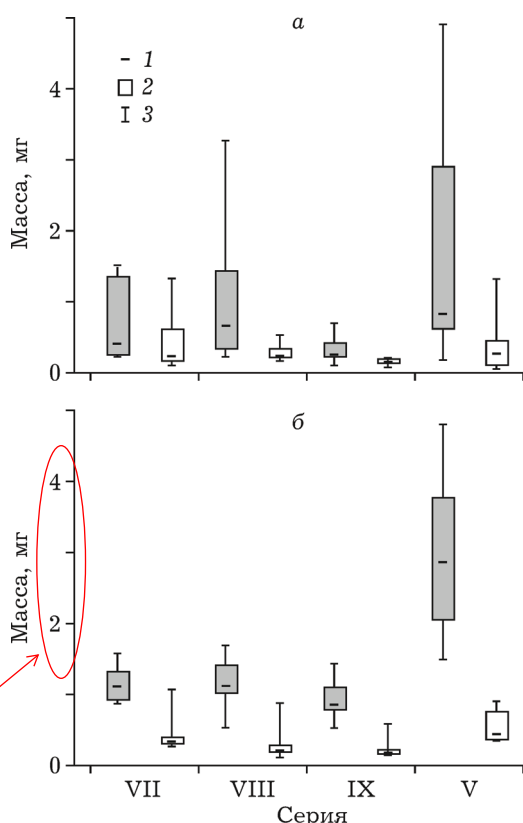
Серия	По численности, тыс. экз./сут	Водные*, %	Наземные, %	По биомассе, г/сут	Водные*, %	Наземные, %
VII	129,4	96,2	3,8	53,8	96,2	3,8
VIII	101,1	94,1	5,9	43,4	90,4	9,6
IX	86,6	93,2	6,8	30,9	95,8	4,2
V	193,3	96,8	3,2	164,8	96,9	3,1

*Включая воздушные стадии амфибиотических насекомых.

ших днем (тест Манна – Уитни, все $p < 0,001$). Для аллохтонных организмов превышение ночного показателя над дневным оказалось незначимым только в июле (тест Манна – Уитни, $p = 0,088$); в августе величина p составила 0,013, а в сентябре и мае – по 0,004. Гравиметрическое сопоставление наземных и водных компонентов сиртона не выявило

значимых различий для периода ночи (тест Манна–Уитни, $p = 0,166$). Однако оказалось, что днем обобщающая величина индивидуальной массы аллохтонных организмов значимо выше аналогичного показателя представителей водной фракции (тест Манна – Уитни, $p = 0,008$).

Привлечение данных по суточной динамике хода температуры воды и воздуха не позволило выявить зависимость интенсивности дрейфа от этих показателей. Тем не менее в разные даты сборов за два часа до достижения максимальной отметки температуры воды (по времени совпадавшей с максимумом дневной температуры воздуха) происходило совпадение пиков численности дрейфовавших в дневное время водных и наземных беспозвоночных (см. рис. 1). Если в июле, августе и мае пики численности наблюдались в 15 ч, а максимумы температуры воды в 17 ч, то в сентябре – в 13 и 15 ч соответственно. Следует указать, что в целом суточная динамика дрейфа членистоногих суши соответствовала таковой водных организмов только при проведении майской серии, когда было отмечено нескольких общих максимумов и минимумов интенсивности сноса представителей этих двух фракций (см. рис. 1). При этом в майскую дату сборов отсутствовал предрассветный минимум поступлений наземных беспозвоночных, регистрировавшийся в других сериях.



Вследствие небрежности, допущенной в редакции журнала, был испорчен рис.2б. Правильная разметка оси ординат на рис.2б: 0, 1, 2

Рис. 2. Индивидуальная масса наземных (а) и водных (б) беспозвоночных из сиртона р. Кедровая: 1 – медиана; 2 – интерквартильный размах, включающий 50 % наблюдений; 3 – минимум и максимум. Темной заливкой выделены ночные результаты

ОБСУЖДЕНИЕ

Поступление в водную среду организмов наземного происхождения в существенной мере связано с развитием прибрежных растительных сообществ. Показано, что каче-

ственный состав и количество сухопутных беспозвоночных, включающихся в пищевые сети водотоков, как правило, выше при преобладании на берегах лиственных деревьев и кустарников, ветви которых нависают над поверхностью акватории [Воловик, 1964; Cadwallader et al., 1980]. Состав наземной фракции сиртона в наших пробах отражает ее связи как с прибрежной растительностью, так и с прибрежной зоной в целом. Это касается не только растительоядных форм, но и хищников. Например, пауки-кругопряды (Araneidae) используют нависающие над водой ветви как опору для ловчих сетей при питании вылетающими воздушными стадиями амфибиотических насекомых, а пауки-волки (Lycosidae) чаще охотятся на открытых участках побережья р. Кедровая. Степень участия наземных организмов в дрефте может отражать особенности их фенологии. Так, в составе аллохтонной фракции майского сиртона р. Кедровая в массе отмечены личинки пядениц и волнянок (Lepidoptera), в другие теплые месяцы встречавшиеся единично. Показательной майская серия оказалась и в отношении фенологии трипсов (Thysanoptera), которые отсутствовали в дрефтовых пробах с сентября предыдущего года (см. табл. 1).

Результаты настоящего исследования в большинстве случаев показали отсутствие подобия в периодичности дрефта водных и наземных беспозвоночных. Ранее отсутствие такого подобия выявлено на водотоках США и Японии [Young et al., 1997; Nakano et al., 1999a]. Например, у дрейфовавших гидробионтов пик ночной активности мог наблюдаться в 22 ч, когда была минимальной интенсивность дрефта аллохтонных организмов, чаще попадавших в поток в вечерние сумерки и на рассвете [Nakano et al., 1999a]. Суточная динамика дрефта наземных беспозвоночных, скорее всего, является отражением их активности в условиях суши. Известно, что в течение суток обитатели травяного и древесного ярусов совершают вертикальные миграции, при этом динамика подъемов в самые верхние точки местообитаний у представителей разных групп может отличаться [Беклемишев, 1934; Чернов, Руденская, 1970]. Очевидно, что в условиях прибрежной зоны верхние пределы верти-

кальных перемещений ассоциированных с растительностью беспозвоночных – это, зачастую, нависающие над водой ветви и листья. Приуроченные к таким субстратам в отдельные периоды суток те или иные беспозвоночные подвержены опасности, сорвавшись, оказаться в реке. Таким образом, по нашему мнению, динамика вертикальных миграций беспозвоночных суши может определять динамику их поступлений в пищевые сети водных сообществ.

Массовое появление наземных членистоногих в воде, очевидно, связано с роением отдельных групп, в том числе и в ночное время (см. рис. 1). В даты новолуний (когда во избежание воздействия лунного света на активность беспозвоночных мы собирали материал) летающие ночью насекомые наземного происхождения могли оказываться в потоке вследствие дезориентации в темноте. Очевидна роль ветра и осадков – факторов, оказывающих прямое механическое воздействие. Влияние относительной влажности не столь однозначно. При высоком содержании в воздухе водяных паров летающие насекомые могут падать в реку по причине намокания крыльев. Однако в пасмурные ночи не бывает настолько резкого похолодания, как в ясные, когда впадая в оцепенение из-за понижения температуры воздуха, беспозвоночные суши в меньшей мере способны удерживаться на береговых субстратах. Значимость температурного фактора в инициации двигательной активности беспозвоночных (независимо от биотопической приуроченности последних) подтверждается тем, что в разные даты сборов за два часа до достижения максимальных отметок температуры воздуха и воды в р. Кедровая, безотносительно к погодным условиям происходило совпадение дневных пиков численности сухопутных и водных организмов. Наблюдавшееся при проведении майской серии сходство суточной динамики дрефта наземных беспозвоночных с таковой гидробионтов имело место в условиях близкого соответствия друг другу изменений хода температуры воды и воздуха. При этом даже в ночное время температура воздуха оставалась выше температуры воды в реке. В другие даты сборов данные параметры изменялись достаточно согласованно только в середине светлого времени суток,

а ночью происходило резкое снижение температуры воздуха. Так, в сентябре при ясной погоде в темный период температура воздуха упала ниже температуры воды уже через два часа после захода солнца, а поднялась выше только через час после восхода (с 2 ночи до 7 утра разница составляла более 3 °C). Можно предполагать, что в таких условиях наземные беспозвоночные для поддержания уровня своего метаболизма способны перемещаться ближе к воде как к более теплому объекту, рискуя тем самым оказаться в потоке. Возможно, этим объясняется то, что в сентябре ассоциированные с побережьем виды пауков-волков гораздо чаще попадали в реку ночью. Наблюдавшийся в ту же дату и в это же время суток ярко выраженный снос крылатых насекомых – тлей (Hemiptera: Aphidinea), орехотворок (Hymenoptera: Cynipoidea) и галлиц (Diptera: Cecidomyiidae), скорее всего, обуславливался иными причинами.

Интересно, что ранее, в июльскую серию, при сходных с сентябрьской погодных условиях, большинство тлей и перепончатокрылых отлавливались в реке не ночью, а днем. Вероятно, это можно объяснить тем, что в июле названные группы представлены другими таксонами (в частности, среди Hymenoptera преобладали Chalcidoidea). Однако важно понимать, что в общем случае сопоставление показателей сноса наземных беспозвоночных в зависимости от периода суток может оказаться непоказательным вследствие их значимости как пищевых объектов для визуально ориентирующихся хищников. Факт, что в июле большинство дрейфовавших тлей было поймано днем, а в сентябре – ночью, может говорить не только о сезонных особенностях суточной активности этих животных, но и о том, что осенью в светлое время суток их в большей степени выедали дрейфоядные рыбы.

То, что в отдельные периоды годового цикла наземные беспозвоночные приобретают особое значение в проходящих через водные сообщества потоках вещества и энергии хорошо известно [Nakano, Murakami, 2001; Sweka, Hartman, 2008]. Происходит это преимущественно в теплый сезон, когда биомасса зообентоса неуклонно снижается вследствие вылета воздушных стадий амфибиоти-

ческих насекомых. Так, в р. Кедровая на фоне снижения показателей общего дрейфа с июля по сентябрь наблюдалось некоторое уменьшение доли водных беспозвоночных и соответствующее увеличение доли наземных членистоногих. При этом максимальный вклад беспозвоночных суши в биомассу сиртона наблюдался в августе (см. табл. 2). Согласно данным С. Накано и М. Мураками [Nakano, Murakami, 2001], в одном из водотоков Японии в летние месяцы доля наземных членистоногих в желудках радужной форели и кунджи составляла свыше 80 %, а в желудках симы – до 100 % массы пищевого комка. При обобщении данных по питанию этих и некоторых других видов рыб за год вклад организмов суши достиг 44 % совокупного энергетического бюджета рыбного сообщества. Близкая относительная величина – 50 % – получена М. Випфли [Wipfli, 1997] для объединенной выборки содержимого желудков кижуча, красноротого лосося и мальмы из водотоков Аляски за период с мая по октябрь. Автор отметил, что в течение теплого сезона наблюдалось резкое снижение средней массы потребляемых гидробионтов, в то время как средняя масса жертв наземного происхождения оставалась более постоянной. Сопоставление гравиметрических различий беспозвоночных водного и наземного происхождения из сиртона р. Кедровая не позволило выявить подобной сезонной специфики. В то же время полученные нами результаты подтвердили информацию о том, что в сиртоне наземные беспозвоночные в целом имеют большую индивидуальную массу, чем гидробионты (см. рис. 2), хотя для темного периода суток это различие оказалось статистически незначимым. В этой связи важно учитывать, что если дрейфующие в ночное время донные беспозвоночные в большинстве своем днем находятся в укрытиях, то попавшие в воду ночью сухопутные членистоногие влекаются потоком и после восхода солнца, оставаясь достижимыми пищевыми объектами для визуально ориентирующихся хищников. Беспозвоночные наземного происхождения, поступающие в экосистему р. Кедровая днем, статистически значимо крупнее дрейфующих в это время суток гидробионтов и, объективно, доступнее для рыб, поскольку не в состоянии ак-

тивно избегать последних. Кроме того, пытаясь выбраться из чуждой для них среды, аллохтонные организмы совершают много беспорядочных движений. А подвижность жертв – один из факторов, ответственных за их уязвимость к хищничеству со стороны рыб [Kerfoot, 1982; Голубков, 2000].

Интересно, что ночью показатели индивидуальной массы беспозвоночных из наших проб в большинстве случаев оказались статистически значимо выше соответствующих дневных величин, причем эта закономерность проявлялась отдельно для каждой фракции сиртона. Поскольку известно, что из жертв, которых рыба способна проглотить за один раз, она чаще захватывает объекты максимального размера [Дгебуадзе, 2001], то мы можем предполагать, что снижение средней массы дневных дрейфтеров в р. Кедровая является только следствием того, что рыбы охотнее выедают более крупных особей. Таким образом, при ослаблении пресса визуальнo ориентирующихся хищников в темный период увеличиваются и средние размеры дрейфующих организмов. Это предположение выглядит контраргументом теории ночной стратегии дрейфа зообентоса как способа снизить пресс хищников, ведь у случайно попадающих в воду беспозвоночных суши такой эволюционно выработанной стратегии быть не может. Тем не менее полученные нами более низкие уровни вероятности отсутствия различий в индивидуальной массе гидробионтов, дрейфовавших в разные периоды суток, могут говорить о большем несхождении их гравиметрических показателей по сравнению с аналогичными различиями аллохтонных организмов.

В сравнении с данными из других водотоков [Bailey, 1966; Nakano et al., 1999a] относительные величины поступлений сухопутных организмов в р. Кедровая невелики. Однако нужно учесть, что сбор материала мы проводили на участке, где при затененности менее 20 % ширина водного зеркала в теплое время года могла достигать 12 м. По этой причине удельная плотность распределения попадавших в реку наземных членистоногих оказывалась ниже, чем в менее широких и более затененных водотоках, изучавшихся другими исследователями. Следует ожидать,

что в верхних участках р. Кедровая, где затененность русла прибрежной растительностью превышает 95 %, бюджет аллохтонных организмов в дрейфе значительно выше. Впрочем, и при сравнительно низкой доле в пробах сиртона вклад беспозвоночных суши в рационы водных хищников бывает несоразмерно большим [Cada et al., 1987; Forrester et al., 1994]. Например, в р. Барабашевка (бассейн которой является смежным с бассейном р. Кедровая) наземные беспозвоночные, составляя всего 2,1 % от общей численности дрейфовавших организмов, были обнаружены в 23,4 % исследованных желудков молодой кеты. При этом только в 45,3 % желудков встречена доминировавшая в сиртоне (19,6 % от общего) хирономида *Orthocladus* sp. [Тиунова и др., 2008].

Как правило, удельная энергоемкость у наземных беспозвоночных выше, чем у гидробионтов [Ольшванг, 1980; Дольник, Постников, 1990; James et al., 2012]. Это обстоятельство повышает ценность аллохтонных организмов как проводников энергии для речных сообществ. Очевидно, что достаточные поступления таких организмов могут обеспечивать относительно низкий уровень пресса водных хищников на популяции водных беспозвоночных. Экспериментальными исследованиями показано, что при исключении аллохтонных поступлений дрейфтоядные хищники переключались на повышенное потребление растительноядных донных членистоногих, а следовавшее за этим истощение зообентосных сообществ вело к увеличению биомассы фитобентоса [Nakano et al., 1999b; Baxter et al., 2004]. К обратному каскадному эффекту – сокращению биомассы водорослей – приводило снижение пресса хищников на растительноядный зообентос вследствие увеличения поступлений наземных членистоногих, зараженных волосатиками (*Nematomorpha*), которые в сезон размножения вынуждают своих сухопутных хозяев массово погружаться в чуждую для них среду [Sato et al., 2012]. Таким образом, попадающие в гидроэкосистему аллохтонные организмы играют роль фактора, оказывающего косвенное влияние на ее структуру и пищевые сети, на связанные с ними потоки вещества и энергии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе акцентировано внимание на поступлении в речную экосистему беспозвоночных наземного происхождения, учет которых проведен отдельно от вылетающих воздушных стадий амфибиотических насекомых. Связано это с тем, что, например, несмотря на массовое включение роящихся поденок в пищевые сети водных сообществ, данные “воздушные” насекомые, не питаясь после вылета, не участвуют в переносе вещества и энергии, накапливаемых в биоценозах суши. Дифференцировать же энергию, частично получаемую в наземных экосистемах взрослыми веснянками, ручейниками и двукрылыми, едва ли возможно.

Наиболее массовыми компонентами аллохтонных поступлений в исследованную реку оказались представители Hymenoptera, Hemiptera, Aranei, Thysanoptera и Lepidoptera.

Максимальная интенсивность дрейфа наземных беспозвоночных (а, следовательно, и наибольшая степень их включения в проходящие через водное сообщество энергетические потоки) наблюдалась в теплый период года. Рассмотрены некоторые причины появления сухопутных организмов в водной среде. Выявленная суточная динамика дрейфа наземных организмов, скорее всего, обусловлена спецификой локальных суточных миграций этих животных на суше. Безотносительно к погодным условиям, за два часа до достижения максимальных отметок температуры воздуха и воды наблюдалось совпадение пиков численности дрейфовавших днем водных и наземных беспозвоночных. Однако в целом суточная динамика дрейфа с таковой хода температур не коррелировала.

Результаты настоящего исследования указывают на то, что беспозвоночные наземного происхождения, поступающие в экосистему р. Кедровая днем, значимо крупнее дрейфующих в это время суток гидробионтов и, объективно, доступнее для дрейфоядных хищников, поскольку не в состоянии активно избегать последних. Ночью индивидуальная масса дрейфтеров возрастала в обеих фракциях сиртона, что, вероятно, связано с ослаблением в темный период суток пресса визуально ориентирующихся водных

хищников, которые, как известно, охотнее потребляют более крупных жертв.

Работа выполнена при поддержке программы ДВО РАН “Дальний Восток” (проект № 15-1-6-011 о).

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов // Тр. Пермск. биологического НИИ при Пермском ун-те. 1934. Т. 6, №. 3–4. С. 119–208.
- Богатов В. В. О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базовых научных концепций // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 4. С. 90–99.
- Воловик С. П. Пищевые отношения молоди симы с молодью других лососевых в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 83–95.
- Голубков С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. ЗИН РАН. 2000. Т. 284. 295 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М: Наука, 2001. 276 с.
- Дольник В. Р., Постников С. Н. Калорийность объектов питания и пищевые потребности птиц // Энергетика питания и роста животных. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. С. 131–141.
- Задорина В. М. Значение взрослых насекомых в питании молоди лососевых рыб // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 2. С. 259–265.
- Заика В. В., Молодцов В. В. Распределение реофильного бентоса в горных реках Тувы с субаэральными дельтами // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 19, № 3. С. 361–366 [Zaika V. V., Molodtsov V. V. Distribution of Rheophil Benthos in the Mountainous Rivers of Tuva with Subaerial Deltas // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6. N. 3. P. 282–286].
- Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: Изд-во Урал. науч. центра АН СССР, 1980. С. 29–36.
- Тиунова Т. М., Тесленко В. А., Макаренченко М. А. Спектры питания молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), видовой состав сообщества и дрейфа беспозвоночных реки Барабашевка (южное Приморье) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2008. Вып. 4. С. 258–278.
- Чернов Ю. И., Руденская Л. В. Об использовании энтомологического кошеника как метода количественного учета беспозвоночных – обитателей травяного покрова // Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 1. С. 137–143.
- Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
- Astakhov M. V. Stratifying drift sampler // Amurian Zool. Journ. 2012. Vol. 4, N 1. P. 3–8.
- Bailey R. G. Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river // Hydrobiologia. 1966. Vol. 27. P. 353–367.
- Baxter C. V., Fausch K. D., Murakami M., Chapman P. L. Nonnative stream fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies // Ecology. 2004. Vol. 85. P. 2656–2663.

- Cada G. F., Loar J. M., Cox D. K. Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams // *Amer. Midland Naturalist*. 1987. Vol. 117, N 2. P. 374–385.
- Cadwallader P. L., Eden A. K., Hook R. A. Role of stream-side vegetation as a food source for *Galaxias olidus* Günther (Pisces: Galaxiidae) // *Australian Journ. Marine and Freshwater Res.* 1980. Vol. 31, N. 2. P. 257–262.
- Forrester G. E., Chace J. G., McCarthy W. Diel and density-related changes in food consumption and prey selection by brook charr in a New Hampshire stream // *Environ. Biol. Fishes*. 1994. Vol. 39. P. 301–311.
- James D. A., Csargo I. J., Von Eschen A., Thul M. D., Baker J. M., Hayer C.-A., Howell J., Krause J., Letvin A., Chipps S. R. A generalized model for estimating the energy density of invertebrates // *Freshwater Sci.* 2012. Vol. 31, N 1. P. 69–77.
- Kerfoot W. C. A quation of taste: crypsis and warning coloration in freshwater zooplankton communities // *Ecology*. 1982. Vol. 63, N 2. P. 538–554.
- Nakano S., Kawaguchi Y., Taniguchi Y., Miyasaka H., Shibata Y., Urabe H., Kuhara N. Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan // *Ecol. Res.* 1999a. Vol. 14. P. 351–360.
- Nakano S., Miyasaka H., Kuhara N. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web // *Ecology*. 1999b. Vol. 80. P. 2435–2441.
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs // *Proc. National Acad. Sci. USA*. 2001. Vol. 98, N. 1. P. 166–170.
- Needham P. R. A net for the capture of stream drift organisms // *Ecology*. 1928. Vol. 9, N. 3. P. 339–342.
- Richardson J. S., Sato T. Resource subsidy flows across freshwater-terrestrial boundaries and influence on processes linking adjacent ecosystems // *Ecohydrology*. 2015. Vol. 8. P. 406–415.
- Sato T., Egusa T., Fukushima K., Oda T., Ohte N., Tokuchi N., Watanabe K., Kanaiwa M., Murakami I., Lafferty K. D. Nematomorph parasites indirectly alter the food web and ecosystem function of streams through behavioural manipulation of their cricket hosts // *Ecol. Lett.* 2012. Vol. 15. P. 786–793.
- Sweka J. A., Hartman K. J. Contribution of terrestrial invertebrates to yearly brook trout prey consumption and growth // *Transactions of the Amer. Fisheries Soc.* 2008. Vol. 137. P. 224–235.
- Wallace J. B., Eggert S. L., Meyer J. L., Webster J. R. Stream invertebrate productivity linked to forest subsidies: 37 stream-years of reference and experimental data // *Ecology*. 2015. Vol. 96, N 5. P. 1213–1228.
- Wipfli M. S. Terrestrial invertebrates as salmonid prey and nitrogen sources in streams: contrasting old-growth and young-growth riparian forests in south-eastern Alaska, U.S.A. // *Canad. Journ. Fisheries and Aquat. Sci.* 1997. Vol. 54. P. 1259–1269.
- Young M. K., Rader R. B., Belish T. A. Influence of macroinvertebrate drift and light on the activity and movement of Colorado River cutthroat trout // *Transactions of the Amer. Fisheries Soc.* 1997. Vol. 126, N 3. P. 428–437.

The Dynamics of Terrestrial Invertebrate Inputs in the Food Web of a Small Salmon River

M. V. ASTAKHOV

*Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS
690022, Vladivostok, 100-Letiya Vladivostoka ave., 159
E-mail: mvastakhov@mail.ru*

The qualitative composition and quantitative characteristics of the syrtion allochthonous fraction in one of the rivers of the Russian Far East were examined. It was assumed that the revealed daily dynamics of the terrestrial invertebrates drift was determined by the specifics of their daily migrations on land. A counterargument to the theory of the zoobenthos night drift strategy as a way to avoid drift-feeding predators was suggested.

Key words: invertebrate drift, allochthonous organisms, food web, matter and energy flow.