

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5

ДРИФТ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДВУХ ВОДОТОКАХ
о. КУНАШИР (КУРИЛЬСКИЙ АРХИПЕЛАГ)

© 2019 г. М. В. Астахов*

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения
Российской академии наук, проспект 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: mvastakhov@mail.ru

Поступила в редакцию 23.04.2018 г.

После доработки 13.06.2018 г.

Принята к публикации 01.08.2018 г.

Впервые проведена оценка параметров дрейфа и показателей количественного развития зообентоса в водотоках острова, входящего в состав Курильского архипелага. Гидробионты, дрейфующие днем, мельче сплывающих в темное время суток, что может быть следствием пищевой избирательности визуально ориентирующихся дрейфоядных рыб. Поскольку апстрим зообентоса способствует получению завышенных коэффициентов удельного дрейфа, предлагается использовать при их вычислении величину интенсивности дрейфа за время одной экспозиции сачка.

Ключевые слова: Курильские острова, экосистема водотока, дрейфоядные рыбы, апстрим зообентоса

DOI: 10.1134/S0320965219040223

ВВЕДЕНИЕ

В любом водотоке чередование разных форм руслового рельефа и условий обитания ведет к формированию разобщенных в пространстве, но сходных по видовому составу бентосных субсообществ. Связь между ними поддерживается посредством дрейфа — процесса перемещения организмов за счет движущей силы воды. Благодаря дрейфу сохраняется целостность донных популяций, осуществляется расселение гидробионтов и реколонизация участков дна после прохождения паводков, обеспечивается кормовыми объектами рыбное население [11, 28]. Выявление закономерностей дрейфа и оценка его масштабов важны для развития теории функционирования речных экосистем [3]. Главные характеристики динамики этого процесса — пики активности, обычно приуроченные к теплоте времени года, а в масштабах циркадного ритма — к определенному периоду суток [14]. Динамику ночного дрейфа принято аппроксимировать бимодальной кривой [13], при этом различают два типа ритма [12, 27]: “бигеминус” (максимальный пик численности приурочен к началу ночи, а предрассветный — побочный) и “альтернанс” (наиболее значим предрассветный пик). В короткие летние ночи побочный пик, как правило, не выражен.

Эндогенная ритмика активного перехода представителей зообентоса в дрейфт корректируется рядом внешних факторов. Например, появлением хищника на донном участке, изменением абиотических условий в неблагоприятную сторону,

обострением конкуренции за пищу и пространство. Напрямую оценить значимость этих факторов можно в экспериментальных условиях [28]. При натурных наблюдениях проводят косвенную оценку, основанную на положении, что выход донных гидробионтов в дрейфт сопряжен с изменением плотности их распределения на грунте. В таком случае рассчитывают отношение количества беспозвоночных, дрейфующих в каждый момент времени над учетной площадью дна, к их количеству на этой площади — “долю бентоса в дрейфте” [18], либо отношение суточного показателя интенсивности дрейфа гидробионтов над участком дна учетной площади к их количеству на этом участке [31]. Последнее соотношение известно как “минимальная дистанция дрейфа”, “удельный дрейфт” [2] или “склонность к дрейфу” [20].

Несмотря на достаточно длительную историю изучения фауны беспозвоночных водотоков Курильского архипелага [7, 9 и др.], в литературе до сих пор отсутствуют сведения об экологии ее представителей.

Цель работы — рассмотрение некоторых аспектов дрейфа беспозвоночных на примере материала из водотоков о. Кунашир, входящего в состав Курильского архипелага.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ
ИССЛЕДОВАНИЯ

Как и на других островах Курильского архипелага, на о. Кунашир преобладают водотоки дли-

ной <10 км. Вследствие асимметрии склонов острова водотоки его восточного (тихоокеанского) побережья обычно длиннее впадающих в Охотское море, а их водосборные бассейны обширнее. Западное (охотоморское) побережье острова омывается теплым течением Соя и характеризуется более благоприятным климатом, а восточное — находится под влиянием холодного Курильского течения, здесь чаще бывают туманы и осадки.

Исследование проведено 19–25 августа 2016 г. После предварительной оценки в качестве модельных водотоков западного и восточного побережий острова, были выбраны ручьи Тесный и Прозрачный соответственно.

Ручей Тесный (охотоморское побережье: 43°59'56" с.ш., 145°39'9" в.д.) берет начало на западном подножье вулкана Менделеева и впадает в Кунаширский пролив. Это водоток первого порядка, его длина ~1.6 км, площадь водосбора 1.2 км². Большая часть ручья представляет собой горное русло с неразвитыми аллювиальными формами (без перекатов и побочней). Перед выходом из устья на морскую террасу увеличивается протяженность участков с плоским гравийно-галечным дном и равномерным водным потоком, поверхность которого, в зависимости от скорости течения, может быть гладкой (глайды) или складчатой (прогоны). После перегиба продольного профиля русла на бровке морской террасы (в 20 м выше верхней границы приливной зоны) ручей приобретает пороисто-каскадный характер. Непосредственно на бровке морской террасы русло частично перекрыто нагромождением валунов. В результате возникающего подпора скорость движения воды в нижнем конце прогона, примыкающего к этому нагромождению, замедляется с 0.5 до 0.3 м/с, а сам он расширяется с 1.5 до 2 м. При этом максимальная его глубина изменяется мало, оставаясь в пределах 0.3–0.4 м. На данном участке (длина <4 м), в отличие от большей части прогона, дно неровное: у левого берега аллювий представлен преимущественно песком и гравием, у правого и по медиали — крупной галькой и валунами, обуславливающими наличие зон спокойной (“мертвой”) воды. Здесь собирали бентосные пробы, а дрейфовые — в водосливе с достигнутого бьефа. Глубина в водосливе достигает 0.17 м, скорость течения 0.7–0.9 м/с. Температура воды во время проведения суточной серии сбора материала изменялась в диапазоне 12.5–13.9°C.

Ручей Прозрачный (тихоокеанское побережье: 44°05'41" с.ш., 145°53'27" в.д.) берет начало на юго-восточном склоне хребта Докучаева и впадает в бухту Космодемьянскую. Данный ручей имеет несколько притоков, является водотоком третьего порядка. Протяженность руч. Прозрачный 8 км, площадь водосбора 12.3 км². Русло — горное, в низовьях с развитыми аллювиальными формами; на

приустьевом участке переходит к свободному меандрированию. Участок наблюдений располагался в 350 м выше устья, на длинном (~60 м) прямолинейном прогоне между двумя излучинами. Ширина прогона 6 м, максимальная глубина 0.4 м, скорость течения до 0.75 м/с. Ложе плоское, несколько скошенное к правому берегу, выстлано галькой и песком, заполняющим пустоты между каменистыми элементами грунта. Редкие валуны большей частью погружены в отложения меньшей крупности и не создают существенных помех движению воды. Материал собирали у левого берега на глубине 0.2 м при скорости течения 0.6–0.7 м/с. Во время проведения суточной серии сбора материала температура воды в руч. Прозрачный варьировала в пределах 11.1–13.3°C.

Согласно сведениям, полученным от местных жителей, в руч. Прозрачный заходит на нерест горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), кета *O. keta* (Walbaum) и кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas). Автором в обоих водотоках отмечена мальма *S. malma curilus* (Pallas), а в руч. Прозрачный — еще и сахалинский подкаменщик *Cottus amblystomopsis* Schmidt.

Для отлова дрейфующих беспозвоночных использовали модифицированный дрейфовый сачок из прямоугольной металлической рамки (внутреннее сечение 0.61 × 0.16 м) и сетного конуса. Двумя поперечинами рамка разделена на три контура: центральный — собственно входное отверстие сачка (0.36 × 0.16 м) и два боковых — опорных (0.12 × 0.16 м). Все детали рамки сварены из стального прута сечением 3.5 мм. Сетный конус комбинированный: передняя его часть (ячей 400 мкм) имеет длину 0.65 м, кутовая (ячей 220 мкм) — 0.15 м. Крепится сетный конус по периметру центрального контура. Такая облегченная конструкция позволяет экспонировать сачок не только между вбитыми в дно кольями, но также между валунами, или между ветвей в затопленных древесных заламах. Во время экспозиции сачок удерживается в заданном положении за счет давления движущейся водной массы. Суточные серии отбора дрейфовых проб (то есть сиртона) начинали и заканчивали в 14:00 двух смежных суток (интервал — каждые два часа, время экспозиции сачка 5 мин). С целью попутного учета наземных беспозвоночных, падавших на водную поверхность с прибрежных растений, сачок устанавливали на 1 см выше уровня воды; таким образом, облавливалось сечение потока 0.36 × 0.15 м. Для сопоставления количественных показателей гидробионтов в составе сиртона и на грунте после завершения суточных серий выше по течению от мест отлова дрейфовавших беспозвоночных собирали бентос. С этой целью к “нижнему” ребру рамки сачка по обе стороны от его входного отверстия крепили подвижный П-образный проволочный контур (ширина 0.37 м, высота 0.16 м). Это позволяло использовать наше

устройство как складной бентометр [3, 33]. Вставив ступни ног в боковые контуры рамки, прижимали сачок “нижним” ребром к грунту и опускали на грунт П-образный контур, ограничивая тем самым участок дна площадью $\sim 0.06 \text{ м}^2$. Бентос собирали в пределах этого участка до глубины 10 см.

Всего отобрано 26 проб дрифта и 8 проб бентоса. Пробы фиксировали 50%-ным водным раствором этанола. В ходе камеральной обработки отдельно учитывали водную (автохтонную) фракцию сиртона — гидробионтов (включая вылетающих амфибиотических насекомых) и наземную (аллохтонную) фракцию — попавших в поток беспозвоночных наземного происхождения. Массу организмов определяли с точностью до 0.1 мг.

Для визуализации суточной динамики дрифта в качестве показателя интенсивности сноса использовали первичные данные, выраженные в количестве (экз.) животных, пронесенных через входное отверстие сачка за 5 мин. Показатели плотности дрифта гидробионтов (экз./м³), рассчитанные с учетом объема воды, профильтрованной сетным конусом за время экспозиции, использовали для оценки доли бентоса в дрифте ($P_{\%}$) [18]:

$$P_{\%} = (nH \times 100) / (N - nH),$$

где n — количество животных в 1 м³, H — глубина, м, N — количество животных на 1 м² дна.

Также при соотношении количественных показателей гидробионтов в составе сиртона и на грунте рассчитывали показатель удельного дрифта (D_{CN}) [2]. В случае учета численности этот параметр обозначали как D_{CN} и рассчитывали во сколько раз численность гидробионтов, снесенных за сутки через сечение потока шириной 1 м и высотой равной глубине (т.е. суточная интенсивность дрифта D_{RN}) больше их численности (N) на 1 м² дна:

$$D_{CN} = D_{RN} / N.$$

Процедуру статистических сравнений предвзяли проверкой гипотезы о нормальности распределения данных (тест Шапиро—Уилка). При подтверждении этой гипотезы мерой центральной тенденции служило среднее значение $\pm$ стандартное отклонение, а в случаях отличия распределения данных от нормального — медиана (25-й процентиль; 75-й процентиль). В качестве критического выбран уровень значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего было зарегистрировано 30 групп беспозвоночных: 23 в руч. Тесный и 26 в руч. Прозрачный (табл. 1). Наиболее часто в пробах и сиртона, и бентоса встречались личинки двукрылых из сем. Chironomidae и поденок (Ephemeroptera) из сем. Baetidae.

Водные беспозвоночные дрейфовали главным образом ночью, наземные — днем. Пересчет данных на сутки показал, что в ручьях Тесный и Прозрачный, соответственно, ночью подверглись сносу 57.4 и 76.2% гидробионтов, а днем — 67.3 и 62.9% представителей наземной фракции. В обоих ручьях суточная ритмика сноса наземных беспозвоночных была выражена слабо, периодичность же дрифта гидробионтов имела свои особенности. В руч. Тесный максимумы общей численности дрейфовавших водных беспозвоночных зарегистрированы дважды: в начале и в конце ночи (рис. 1). Эти максимумы были примерно одинаковой величины, поэтому данный бимодальный ритм нельзя отнести ни к типу “бигеминус”, ни к типу “альтернанс”. По времени отмеченные пики численности совпали с максимумами миграционной активности поденок-бэтид *Baetis thermicus* Uéno (тип “бигеминус”), амфипод *Eogammarus kygi* (Derzhavin) (“бигеминус”) и хирономид *Orthocladius* spp. (личинки и куколки) из подсем. Orthoclaadiinae (“альтернанс”). Днем увеличение количества дрейфующих гидробионтов происходило за счет ортоклядиин нескольких родов (в том числе, *Orthocladius*), мокрецов (Ceratopogonidae), а также представителей отряда ногохвосток (Collembola) из сем. Isotomidae (“альтернанс”). Следовательно, в этом ручье общая картина дрифта гидробионтов стала результатом наложения друг на друга ритмов сноса представителей нескольких таксономических групп. Минимальное количество водных беспозвоночных сплывало на закате и утром (рис. 1).

В руч. Прозрачный характер дрифта гидробионтов в целом соответствовал типу “бигеминус”, побочный пик численности не был выражен (рис. 1). В первую половину ночи дрейфовало в 3 раза больше водных беспозвоночных, чем во вторую. Днем миграционная активность этих животных была сравнительно небольшой, особенно перед заходом солнца и в утренние часы (рис. 1). Кривая общего сноса следовала за изменениями миграционной активности личинок поденок, главным образом бэтид (“бигеминус”), среди которых доминировали *Baetis* cf. *pseudothermicus* Kluge.

При близких значениях средних ($m \pm SD$) скоростей течения на створах сбора дрифта ($0.60 \pm 0.26 \text{ м/с}$ в руч. Тесный и $0.66 \pm 0.05 \text{ м/с}$ в руч. Прозрачный) во втором ручье за сутки было отловлено в 5 раз больше гидробионтов, чем в первом (рис. 1). В то же время в руч. Тесный плотность распределения беспозвоночных на грунте оказалась почти вдвое выше, чем в руч. Прозрачный (табл. 2).

В обоих ручьях индивидуальная масса дрейфиров водного происхождения была значимо выше ночью (тест Манна—Уитни, $p = 0.009$ — руч. Тесный и $p = 0.006$ — руч. Прозрачный), а гравимет-

Таблица 1. Доля (%) в общей численности беспозвоночных в пробах

Водные беспозвоночные	Тб	Тд	Пб	Пд	Наземные беспозвоночные	Тд	Пд
Tricladida	—	—	0.2	0.1	Gastropoda	0.8	—
Nematoda	—	—	—	0.1	Isopoda	2.3	—
Oligochaeta	0.2	1.0	0.8	1.0	Prostigmata	—	2.3
Bivalvia	0.2	—	—	—	Mesostigmata	3.0	26.0
Copepoda	—	—	—	0.4	Pseudoscorpiones	—	1.6
Ostracoda	0.5	—	—	0.6	Araneae	12.1	10.2
Amphipoda	47.8	9.4	2.7	0.7	Protura	—	1.6
Hydrachnidia	—	0.2	0.2	1.5	Diplura	1.5	0.8
Oribatida	0.2	3.7	—	1.7	Psocoptera	1.5	0.8
Collembola	—	19.5	—	0.5	Thysanoptera	5.3	3.1
Ephemeroptera	13.7	26.8	70.7	55.7	Heteroptera	4.5	—
Plecoptera	0.4	0.2	9.0	9.4	Homoptera	17.4	7.1
Megaloptera	—	—	—	0.1	Coleoptera	11.4	6.3
Coleoptera	7.7	1.5	1.7	1.6	Lepidoptera	0.8	1.6
Trichoptera	2.9	2.7	8.3	6.1	Diptera	18.9	19.7
Lepidoptera	—	—	—	0.3	Hymenoptera	20.5	18.9
Diptera	26.4	35.0	6.4	20.2	—	—	—

Примечание. Тб и Тд — бентос и дрейф руч. Тесный; Пб и Пд — бентос и дрейф руч. Прозрачный.

Таблица 2. Количественные показатели бентоса и дрейфа гидробионтов в исследованных ручьях

Ручей	Бентос, тыс. x/m^2	*Дрейф, x/m^3	D_R , тыс. $x/(m^2 \cdot \text{сут})$	** $P\%$	D_C, x
Тесный	4.5	2.3 (1.5; 2.9)	18.8	0.008	4
	7.7	1.0 (0.5; 3.7)	15.1	—	2
Прозрачный	2.4	6.5 (5.8; 17.6)	122.7	0.041	51
	8.4	1.6 (1.2; 10.6)	81.0	—	10

Примечание. x — над чертой — по численности (экз.), под чертой — по биомассе (мг), D_R — интенсивность дрейфа, $P\%$ — доля бентоса в дрейфе, D_C — удельный дрейф.

* Приведены медиана и интерквартильный размах.

** Может рассчитываться только по показателю численности [18].

рические показатели аллохтонных организмов, дрейфовавших в разные периоды суток, не различались ($p = 0.516$ — руч. Тесный и $p = 0.745$ — руч. Прозрачный). При сопоставлении величин индивидуальной массы дрейфтеров на основе группировки по фактору “водоток” в отношении гидробионтов статистически значимых различий не выявлено (тест Манна—Уитни, $p = 0.238$), однако наземные беспозвоночные из дрейфа руч. Тесный в целом оказались значимо крупнее таковых из дрейфа руч. Прозрачный ($p = 0.001$).

Результаты соотнесения количественных показателей дрейфа донных беспозвоночных и их количественного развития на грунте приведены в табл. 2.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенное исследование подтвердило мнение, что совместный отбор бентоса и сиртона обеспечивает наиболее полное представление о составе донной фауны водотоков [30]. Так, исключительно в дрейтовых пробах были найдены водяные клещи (Hydrachnidia) семейств Torrenticolidae (руч. Тесный), Aturidae и Feltriidae (руч. Прозрачный), которые ранее [9, 36] для о. Кунашир не указывались.

Общий характер дрейфа гидробионтов в исследованных ручьях соответствовал бимодальному ритму активности [13]. Однако в руч. Тесный обособление обоих пиков численности происходило за счет наложения ритмов сноса представителей разных таксономических групп, среди ко-

торых невозможно выделить ведущую. В руч. Прозрачный динамику дрейфа полностью определяли миграции личинок поденок. Кроме того, только в этом ручье наблюдалась классическая летняя схема ночной динамики дрейфа, при которой регистрируется один мощный пик численности, а побочный пик слабо выражен или отсутствует [27].

Факт того, что при почти одинаковых средних скоростях течения на створах отбора дрейфа в обоих ручьях в руч. Прозрачный за сутки было отловлено многократно больше гидробионтов, чем в руч. Тесный, вероятно, связан с проявлением в руч. Прозрачный эффекта накапливания дрейфующего зообентоса [21, 29]. Суть данного эффекта в следующем. Темпы возврата гидробионтов из дрейфа на грунт зависят от представленности на пути их сноса областей спокойной воды (“мертвых” зон), которые формируются за крупными донными препятствиями, например, валунами, в расширениях русла и ямах. На участках с невысокой долей подобных областей, невысоки и темпы возврата беспозвоночных на грунт [17, 25]. Поэтому протяженность таких участков может оказывать влияние на продолжительность нахождения дрейфтеров в толще потока. С увеличением длины такого участка возрастает и дистанция дрейфа, что, вследствие постоянного выхода в дрейфт новых рекрутов, сопровождается накапливанием сплывающих донных гидробионтов в объеме водной толщи. Описанная ситуация складывалась в руч. Прозрачный, где материал отбирали на протяженном русловом прогоне со сравнительно плоским ложем, не поддерживающим формирование “мертвых” зон. Морфология же участка работ в руч. Тесный, напротив, способствовала интенсификации темпов возврата животных на дно. Очевидно, поэтому плотность распределения беспозвоночных на грунте была там выше, чем в руч. Прозрачный (табл. 2), а плотность дрейфа, наоборот, ниже. В то же время в обоих ручьях количественные показатели зообентоса на грунте и в дрейфе сопоставимы с известными для водотоков ближайших островов, не входящих в состав Курильского архипелага. Так, плотность зообентоса на грунте, биомасса зообентоса на грунте, плотность зообентоса в дрейфе и биомасса зообентоса в дрейфе на о. Сахалин варьируют в пределах 30–1560 экз./м², 160–17400 мг/м², 2–70 экз./м³ и 0.2–28.3 мг/м³ соответственно [4, 6, 10], на о. Хоккайдо (без учета плотности зообентоса в дрейфе) — в пределах 24–5470 экз./м², 130–43200 мг/м² и 0.04–3.0 мг/м³ [23, 34, 38].

Следует указать, что фактическое совпадение величин суммарного количества наземных беспозвоночных, отловленных в каждом из двух ручьев (рис. 1), не поддается интерпретации на основе имеющихся данных, и, скорее всего, случайно. Отсутствие различий между количественными

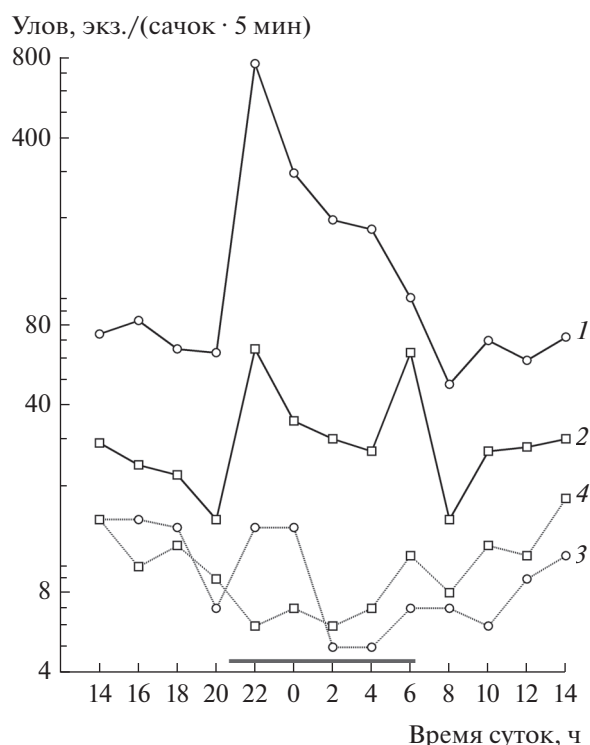


Рис. 1. Суточная динамика дрейфа водных (1, 2) и наземных (3, 4) беспозвоночных в исследованных водотоках: 1, 3 — руч. Прозрачный, 2, 4 — руч. Тесный. Шкала по оси ординат логарифмирована. Темная полоса — период ночи.

показателями дрейфа аллохтонных организмов в разных водотоках или на разных участках одного водотока наблюдалось и ранее, при этом исследователи затруднялись в объяснении таких результатов [29]. В данном контексте представляется очевидным, что в пределах водотока единственный фактор, влияющий на количество дрейфующих наземных организмов, — это пищевая активность водных хищников. Именно этот фактор рассматривается в качестве причины преимущественно ночного дрейфа донных беспозвоночных. Считается, что склонность большинства представителей зообентоса к дрейфу в темный период суток — эволюционно выработанная адаптация против выедания визуально ориентирующимися дрейфодными рыбами [5, 12]. Понятно, что у случайно попадающих в поток наземных организмов такая адаптация невозможна, и динамика их дрейфа обусловлена динамикой их активности на суше [1].

Поскольку рыбы предпочитают захватывать жертв максимально доступного размера, то с наступлением темноты, ведущей к ослаблению пресса визуально ориентирующихся хищников, обычно возрастает индивидуальная масса дрейфующих беспозвоночных как наземного, так и водного происхождения [1, 12]. В ручьях Тесный и Прозрачный эта закономерность прослеживалась

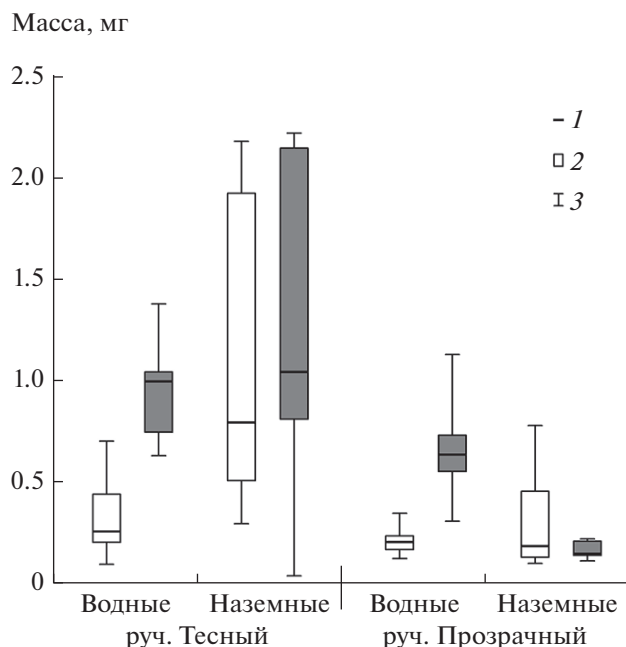


Рис. 2. Индивидуальная масса дрейфующих беспозвоночных 1 — медиана, 2 — интерквартильный размах, 3 — минимум и максимум. Темной заливкой выделены результаты расчетов по данным, полученным в ночные часы.

только в отношении представителей зообентоса (рис. 2). Интересно, что обобщающие показатели индивидуальной массы гидробионтов, дрейфовавших в разных ручьях, фактически не различались, в то время как наземные организмы, учтенные в руч. Тесный, были значимо крупнее таковых из дрейфта руч. Прозрачный. Последнее, вероятно, обусловлено тем, что рыбное население руч. Тесный, представлено лишь мелкоразмерной ручьевой мальмой, которая, возможно, избегает захватывать крупные объекты, сплывающие по поверхности. Следует учесть, что хотя мальма способна активно потреблять аллохтонных беспозвоночных, в целом она предпочитает зообентос, особенно при его высоком обилии. Например, в небольшом курильском водотоке с высокой численностью амфипод мальма питалась преимущественно донными ракообразными [8]. В этой связи напомним, что амфиподы по численности составляли почти половину донного населения исследованного участка руч. Тесный (табл. 1).

При соотношении количественных показателей дрейфта донных беспозвоночных и их количественного развития на грунте (табл. 2) использовалась как оценка доли бентоса в дрейфте, так и расчет удельного дрейфта для более полного сопоставления результатов работы с литературными данными. Из табл. 2 видно, что результаты наших вычислений лежат в диапазоне опубликованных ранее: <0.001 – 4.2% — для доли бентоса в дрейфте

[12, 18, 24]; 2 – 3500 — для удельного дрейфта с учетом численности [2, 20, 37]; <1 – 161 — для удельного дрейфта с учетом биомассы [3, 16, 31]. Заметим, что обобщающие величины (среднее, медиана) индивидуальной массы дрейфующих донных беспозвоночных, как правило, многократно ниже аналогичных показателей массы животных в бентосе, поэтому коэффициенты удельного дрейфта, рассчитанные с учетом биомассы, заведомо меньше рассчитанных с учетом численности. По этой причине исследователи иногда приводят оценки удельного дрейфта только с учетом биомассы, вероятно, полагая, что тем самым снимают вопрос о гипотетическом (в случае высокой интенсивности дрейфта) “истощении бентоса” на донных участках, расположенных выше створа сбора дрейфта. Однако эта мера излишняя, поскольку установлено, что в действительности истощение бентоса не происходит [32, 37] даже при максимальных известных из литературы коэффициентах удельного дрейфта (см. выше). Настолько высокими эти величины оказываются, главным образом, потому, что при их вычислении, с одной стороны, используется показатель количественного развития зообентоса, отобранного обычно не более чем за несколько минут, с другой, — показатель интенсивности дрейфта, рассчитанный на целые сутки. При этом упускается из виду, что на протяжении суток бентосные беспозвоночные не только дрейфуют вниз по течению, но и мигрируют в обратном направлении, передвигаясь по поверхности донных субстратов, или под ней, в гипорейной зоне. За сутки такие миграции вверх по течению (апстрим) компенсируют до 94% общего сноса водных беспозвоночных [35]. Зарегистрированы случаи, когда суточные показатели апстрима отдельных представителей зообентоса превышали таковые их дрейфта в ≥ 3 раза [15, 19]. Скорость апстрима может быть довольно высокой, например, у личинок поденок она достигает ~ 7 – 18 , а у амфипод ~ 40 м/ч [22, 26]. Поэтому есть вероятность учета в дрейфте особей, которые в данные сутки уже дрейфовали мимо сачка, затем по дну переместились выше створа отбора проб и снова вступили в дрейфт. Из этого следует, что расчет удельного дрейфта по суточному показателю его интенсивности дает завышенные коэффициенты. Вероятно, в дальнейшем более корректные коэффициенты можно будет рассчитывать, если вместо суточного показателя интенсивности дрейфта оперировать величиной интенсивности дрейфта за время одной экспозиции сачка, которое в большей степени соразмерно продолжительности отбора беспозвоночных со дна. При этом, безусловно, следует стремиться к сопоставлению данных, полученных в максимально близкие сроки.

Выводы. Общая динамика дрейфта может формироваться как путем наложения ритмов сноса представителей разных таксономических групп,

так и определяться активностью только одной. На количественное обилие отбираемого дрейфового материала влияет морфология и протяженность донных участков, расположенных непосредственно выше по течению от створов отбора проб. Это обстоятельство нужно учитывать при сопоставлении данных из разных водотоков. Пищевая избирательность визуально ориентирующихся дрейфующих рыб может стать причиной снижения размерных показателей беспозвоночных, дрейфующих в светлое время суток. Апстрим зообентоса может способствовать переучету дрейфующих донных организмов, значит, при вычислении коэффициентов удельного дрейфа не следует использовать показатели интенсивности дрейфа, рассчитанные на продолжительный (например, сутки) период времени. Рекомендуются период — время экспозиции сачка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема НИР № 0267-2017-0009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астахов М.В. Динамика поступлений наземных беспозвоночных в пищевую сеть малой лососевой реки // Сиб. экол. журн. 2016. № 4. С. 575–583.
2. Богатов В.В. Основные методы изучения дрейфа речного бентоса // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 3. С. 5–17.
3. Богатов В.В., Федоровский А.С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
4. Живоглядова Л.А., Даирова Д.С., Лабай В.С. Состав, структура и сезонная динамика макрозообентоса рек восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 171. С. 199–209.
5. Ключарева О.А. О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 11. С. 1601–1612.
6. Лабай В.С. Продольное распределение макробентоса в малой лососевой реке о. Сахалин (на примере р. Новоселка) // Гидробиол. журн. 2012. Т. 48. № 2. С. 41–54.
7. Палатов Д.М. Новые данные о фауне пресноводных беспозвоночных острова Кунашир // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2014. Вып. 6. С. 509–522.
8. Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 2. С. 224–239.
9. Тесленко В.А. Амфибиотические насекомые // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 109–117.
10. Френкель С.Е. Межгодовая динамика дрейфа донных беспозвоночных в р. Ударница (южный Сахалин) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 107–116.
11. Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 2009. 172 с.
12. Allan J.D. Stream ecology: structure and function of running waters. Dordrecht: Springer, 2006. 388 p.
13. Aschoff J. Circadian activity pattern with two peaks // Ecology. 1966. V. 47. P. 657–662.
14. Astakhov M.V. Invertebrate drift in the piedmont part of the Kedrovaya River (Primorsky Krai, Russia) in warm season // Inland Water Biol. 2014. V. 7. № 1. P. 48–55. <https://doi.org/10.1134/S1995082914010039>
15. Bergey E.A., Ward J.V. Upstream-downstream movements of aquatic invertebrates in a Rocky mountain stream // Hydrobiologia. 1989. V. 185. P. 71–82.
16. Bogatov V.V. Relationship between biomass and drift of river benthic invertebrates // Inland Water Biol. 2014. V. 7. № 2. P. 161–166. <https://doi.org/10.1134/S1995082914020035>
17. Bond N.R., Perry G.L.W., Downes B.J. Dispersal of organisms in a patchy stream environment under different settlement scenarios // J. Anim. Ecol. 2000. V. 69. P. 608–619.
18. Elliott J.M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream // Arch. Hydrobiol. 1967. V. 63. P. 202–237.
19. Elliott J.M. A comparative study of the dispersal of 10 species of stream invertebrates // Freshwater Biol. 2003. V. 48. P. 1652–1668.
20. Forrester G.E. Influences of predatory fish on the drift dispersal and local density of stream insects // Ecology. 1994. V. 75. P. 1208–1218.
21. Hansen E.A., Closs G.P. Temporal consistency in the long-term spatial distribution of macroinvertebrate drift along a stream reach // Hydrobiologia. 2007. V. 575. P. 361–371.
22. Hayden W., Clifford H.F. Seasonal movements of the mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) in a brown-water stream of Alberta, Canada // Am. Midland. Nat. 1974. V. 91. P. 90–102.
23. Kawai T. Survey of the aquatic insect fauna of the Tokachi River System // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. 1966. V. 20. P. 65–81.
24. Kubiček F. On the drift in Loučka creek (Czechoslovakia) // Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purk. Brun. 1969. T. 10. S. 45–53.
25. Lancaster J., Hildrew A.G., Gjerlov C. Invertebrate drift and longitudinal transport processes in streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. P. 572–582.
26. Meijering M.P.D. Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern // Arch. Hydrobiol. 1972. V. 70. P. 133–205.
27. Müller K. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen // Z. Morph. Ökol. Tiere. 1966. Bd 56. S. 93–142.
28. Naman S.M., Rosenfeld J.S., Richardson J.S. Causes and consequences of invertebrate drift in running waters: from individuals to populations and trophic fluxes // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 2016. V. 73. P. 1292–1305.
29. Naman S.M., Rosenfeld J.S., Third L.C., Richardson J.S. Habitat-specific production of aquatic and terrestrial invertebrate drift in small forest streams: implications

- for drift-feeding fish // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 2017. V. 74. P. 1208–1217.
30. Neveu A., Échaubard M. La dérive estivale des invertébrés aquatiques et terrestres dans un ruisseau du Massif Central: la Couze Pavin // *Ann. Hydrobiol.* 1975. V. 6. P. 1–26.
 31. Pearson W.D., Franklin D.R. Some factors affecting drift rates of *Baetis* and Simuliidae in a large river // *Ecology*. 1968. V. 49. P. 75–81.
 32. Speirs D.C., Gurney W.S.C. Population persistence in rivers and estuaries // *Ecology*. 2001. V. 82. P. 1219–1237.
 33. Surber E.W. Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1937. V. 66. P. 193–202.
 34. Tokui T., Inoue S. On some inland waters in the Shiretoko peninsula, northeastern Hokkaido, with particular emphasis on nature conservation // *Jap. J. Ecol.* 1968. V. 18. P. 20–26.
 35. Turner D., Williams D. Invertebrate movements within a small stream: density dependence or compensating for drift? // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2000. V. 85. P. 141–156.
 36. Uchida T. Water mites from the Kurile Islands // *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*. 1936. V. 6. P. 171–182.
 37. Waters T.F. The drift of stream insects // *Ann. Rev. Ent.* 1972. V. 17. P. 253–272.
 38. Yanai S., Terasawa K., Nagata M. Behavior of drifting invertebrates and feeding habit of masu salmon (*Onco-rhynchus masou* Brevoort) in a mountain stream of southern Hokkaido, northern Japan // *Bull. Hokk. Forest. Res. Inst.* 1996. № 33. P. 44–59.

Invertebrate Drift in Two Streams of the Kunashir Island (Kuril Archipelago)

M. V. Astakhov*

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
100-letiya Vladivostoka Av., 159, Vladivostok, 690022 Russia*

**e-mail: mvastakhov@mail.ru*

The parameters of the drift and quantitative indicators of zoobenthos in streams of the island, which is a part of the Kuril Archipelago, have been estimated for the first time. Hydrobionts drifting during the daylight are smaller than those drifting in the dark, that can be the consequence of food selectivity of the visually oriented drift-feeding fishes. Since the upstream movement of zoobenthos contributes to obtaining of overestimated coefficients of the specific drift rate, it is proposed to use a value of drift rate during one exposure of driftnet for their calculation.

Keywords: Kuril Islands, stream ecosystem, drift-feeding fishes, upstream movement of zoobenthos