

Водные беспозвоночные

УДК 574.5:574.4

ПОТЕНЦИАЛ УТИЛИЗАЦИИ АЛЛОХТОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ АМФИПОДАМИ *GAMMARUS KOREANUS* UÉNO

М. В. Астахов¹, А. В. Скрипцова²

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, 690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостоку, 159, e-mail: mvastakhov@mail.ru

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Поступила в редакцию 5.09.2020

В изолирующем эксперименте по вынужденному питанию только членистоногими наземного происхождения определяли потенциал их потребления амфиподами из безрыбного водотока. Результаты подобных работ предполагается использовать для количественной оценки уровня возможных потерь аллохтонного вещества и энергии для сообществ реципиентных водных объектов вследствие кормовой активности консументов, населяющих их притоки. Оценки такого рода могут быть актуальны при формировании заключений об обеспеченности пищей молоди лососевых рыб из реципиентных акваторий.

Ключевые слова: аллохтонное вещество и энергия, кормовая база рыб, амфиподы.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-28-40

ВВЕДЕНИЕ

Ключевым фактором функционирования сообществ малых водотоков, затененных пологом прибрежных растений, является поступление органики наземного происхождения [Алимов и др., 2013 (Alimov et al., 2013); Minshall, 1967]. Среди аллохтонных поступлений с суши первостепенное значение имеет растительный опад, который перерабатывают гидробионты-деструкторы [Vannote et al., 1980; Bovill et al., 2020]. Для гидробионтов верхнего трофического уровня выгодно потребление наземных гетеротрофов [Astakhov, 2016]. Поэтому в теплый период года беспозвоночные наземного происхождения (прежде всего, членистоногие), падающие с растений, нависающих над водотоками, могут составлять основу питания хищных рыб [Lotrich, 1973; Nakano, Murakami, 2001]. Благодаря дрейфу сухопутных беспозвоночных, попадающих в безрыбные верховья и притоки, возрастает продуктивность сообществ реципиентных водных объектов [Wipfli, Gregovich, 2002; Richardson, Moore, 2010], в том числе нерестовых рек и озер. Естественно, часть биомассы дрейфующих наземных организмов утилизируется непосредственно в пределах проточных экосистем, в которые они поступили с суши. В безрыбных ручьях их охотно поедают

хищные и всеядные беспозвоночные. Такую кормовую активность этих резидентных консументов мы рассматриваем как фактор ограничения объемов аллохтонных поступлений в принимающие водные объекты. Иначе говоря, как барьер на пути переноса аллохтонного вещества и энергии в форме удобной для непосредственного потребления, например, молодь лососевых рыб. С этой позиции становится актуальной разработка подходов к оценке потенциального уровня соответствующих кормовых потерь для консументов из реципиентных акваторий.

Цель настоящего исследования – экспериментальная проверка одного из таких подходов. Подход основан на допущении, что при питании исключительно членистоногими консумент способен утилизировать только определенную (предельную) долю их биомассы. В качестве фактора ограничения переноса вещества и энергии наземного происхождения здесь рассмотрен потенциал утилизации наземных членистоногих бокоплавами (Amphipoda) – всеядными гидробионтами, которые, как правило, доминируют в малых безрыбных водотоках горных и предгорных районов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили летом 2015 г. В ручье Японском – небольшом лесном водотоке бассейна Японского моря, впадающем в бухту Киевка на юге Дальнего Востока России (42°49'с.ш., 133°41'в.д.). Выбор этого ручья в качестве модельного обусловлен прежде всего тем, что он впадает в море, а не в другую

пресноводную акваторию. Благодаря изолирующему эффекту морской среды, хищнический потенциал животных данной проточной системы ограничен ее пределами, а проникновение сюда пресноводных хищников извне маловероятно. Эти обстоятельства могут способствовать повышению степени контроли-

руемости работ, если в дальнейшем будет запланировано проведение экспериментов непосредственно в ручье. Водосборный бассейн ручья граничит со сходными с ним по своей морфологии и характеру растительности водосборными бассейнами притоков пресноводных объектов, используемых рыбами для нереста или нагула. Это максимизирует адекватность возможной экстраполяции наших результатов на процессы, происходящие в таких водотоках. Наконец, ручей протекает в густо заросшей, не посещаемой людьми местности, что исключает вероятность антропогенных помех в ходе проведения исследования.

Дно ручья преимущественно каменистое, в эрозионных ямах и перед впадением в море возрастает доля песчаного грунта. На берегах ручья произрастает ольха волосистая (*Alnus hirsuta*), ясень носолистный (*Fraxinus rhynchophylla*), клены мелколистный и ложнозибольдов (*Acer mono* и *A. pseudosieboldianum*), чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius*), бересклет Максимовича (*Euonymus maximowiczianus*), осока ухвертка (*Carex forficula*), прутьевик вырезной (*Plectranthus excisus*), колючестебельник Тунберга (*Truellum thunbergii*), волжанка двудомная (*Aruncus dioicus*), астильба китайская (*Astilbe chinensis*), лабазник дланевидный (*Filipendula palmata*), калужница лесная (*Caltha silvestris*) и кочедыжник красноногий (*Athyrium rubripes*). В теплое время года затененность русла растительностью может достигать 100%. Питание ручья смешанное, с преобладанием дождевого, поэтому постоянного истока у этого водотока нет; в межень его общая протяженность редко превышает 900 м. В ручье отсутствует рыбное население. Среди представителей макрозообентоса ведущими потребителями аллохтонных организмов является доминирующая здесь амфипода *Gammarus koreanus* Uéno (Gammaridae), а также планария *Phagocata?* sp. (Planariidae).

В рамках настоящего исследования перед началом учета аллохтонных поступлений провели оценку количественного развития популяции *G. koreanus*. Для этого в нижней трети водотока было заложено пять бентосных станций, характеризовавшихся разным гранулометрическим составом наносов и отстоявших друг от друга не менее чем на 50 м. При сборе материала ширина ручья на станциях варьировала в пределах 0.6–1.0 м, глубина составляла 0.05–0.17 м, а скорость течения достигала 0.1–0.3 м/с. Пробы получали путем смыва с мелких (0.1–0.2 м) валунов. Во избежание потери беспозвоночных при извлечении валунов, к каж-

дому из них, против течения, осторожно подносили сачок-промывалку. Валун (вместе с подстилавшим его грунтом) перемещали в сачок и переносили в ведро с водой, где тщательно обмывали. Затем, с целью определения площади проекции валуна весовым методом [Жадин, 1940 (Zhadin, 1940)], камень обрисовывали на бумаге, сохраняя положение, в котором он лежал на дне. Оставшуюся в ведре фракцию взмучивали и процеживали через сачок-промывалку. На каждой станции отбирали 5–10 валунов [Богатов, 1994 (Bogatov, 1994)]. Первичные результаты определения численности и сырой биомассы животных пересчитывали на площадь 1 м².

Учет аллохтонных поступлений проводили в верхней части обследованного участка (10 суточных серий: 19–24.07 и 9–14.08). Для сбора наземных беспозвоночных, падавших в ручей с прибрежных растений, использовали прозрачные панельные ловушки, случайным образом располагавшиеся над поверхностью водотока. В каждую ловушку (глубина 12 см, площадь 0.073 м²) наливали воду из ручья слоем в 1.5 см и добавляли ~5 мл неароматизированного жидкого мыла (с целью уменьшения силы поверхностного натяжения и предотвращения потерь пойманных животных). Одновременно экспонировали 14 ловушек, таким образом, облавливаемая площадь в сумме составляла 1 м². Беспозвоночных, попадавших в ловушки ночью, собирали после восхода солнца, а пойманных днем – на закате.

После определения иерархической структуры уловов первых 5-ти суточных серий, приступили к двухэтапному экспериментальному исследованию потенциального уровня утилизации наземных организмов амфиподами. В 6 склянок диаметром 11 см каждая, слоем около 3 см наливали воду из ручья и помещали взрослых самцов *G. koreanus* ($L = 13\text{--}16$ мм). На I этапе (индивидуальное потребление, продолжительность 14 сут) в каждую склянку помещали по одному *G. koreanus*, а на II этапе (групповое потребление, продолжительность 5 сут) – по два. Поскольку в ловушечных сборах (см. таблицу) по численности доминировали Diptera – двукрылые насекомые (в том числе Muscomorpha) и Hymenoptera – перепончатокрылые насекомые (в том числе Formicoidea), то в качестве модельных жертв были избраны одноразмерные ($L = 8\text{--}9$ мм) комнатные мухи *Musca domestica* (Muscidae) и муравьи-древоточцы *Camponotus* sp. (Formicidae). В половину склянок закладывали по 3 живые особи одного типа жертв, в другую половину – по 3 живые

особи второго. В сухом выражении начальная биомасса каждой закладки жертв типа “двукрылые” составляла ~16.6 мг, а жертв типа “перепончатокрылые” ~22.9 мг. Ожидалось, что при вынужденном питании только одним видом корма амфиподы смогут утилизировать максимально возможное его количество. Соответствующий уровень потребления предполагалось определять как разницу между начальной биомассой жертв данного типа и массой их остатков по завершению эксперимента. Слянки устанавливали в ручей – с целью поддержания естественного температурного режима [Тиунова и др., 2003 (Tiunova et al., 2003)]. В даты проведения эксперимента температура воды в ручье варьировала в узком диапазоне (16.9–17.2°C). Газообмен осуществлялся диффузно (благодаря малой глубине и сравнительно большой площади поверхности воды в слянках). Для предотвращения попадания посторонних объектов в экспериментальные емкости, последние были затянуты мелкоячеистой капроновой сеткой. По завершению этапов эксперимента амфипод и остатки их жертв извлекали для дальнейшей обработки.

Фиксацию полученного материала не проводили. Материал из панельных ловушек промывали водой, подсушивали на воздухе и после таксономической идентификации помещали в сушильный шкаф, где при темпе-

ратуре 90°C пробы достигали постоянной массы. Сухой вес материала экспериментального исследования устанавливали аналогично. Концентрацию углерода в сухом веществе оценивали методом бихроматного окисления в модификации А.П. Остапени [Методы..., 1968 (Metody..., 1968)]. Содержание азота и фосфора определяли путем разложения органического составляющего сухого вещества серной и хлорной кислотами с последующим определением концентраций аммония и ортофосфата коллометрическими методами [Пропп и др., 1979 (Propp et al., 1979)].

За интенсивность утилизации жертв принимали интенсивность потребления пищи одной амфиподой. Поэтому в случаях питания двух амфипод (групповое потребление) результаты расчетов делили на два. Расчеты проводили по равенству [Agatz, Brown, 2014]: *интенсивность питания = потребленная масса пищи / (масса консумента(ов) × количество экспериментальных суток)*.

Построение диаграмм осуществляли средствами табличного процессора Microsoft Excel 2003 и ППП STATISTICA 10 StatSoft Inc. При статистических вычислениях (двусторонний точный критерий Фишера и тест Манна–Уитни) уровень значимости α был принят равным 0.05. Средние значения приведены в виде $M \pm SD$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как и ожидалось, в пробах с бентосных станций доминировали амфиподы, которые от общего количества учтенных гидробионтов составили 86.3% (5.4 ± 3.1 тыс. экз./м²). На втором месте по представленности в пробах (13.4%, 0.84 ± 0.4 тыс. экз./м²) оказались личинки амфибиотических насекомых, а именно поденок родов *Ecdyonurus*, *Cinygmula*, *Epeorus* и *Baetis*, ручейников родов *Lepidostoma*, *Neophylax*, *Rhyacophila* и *Glossosomatidae* sp., двукрылых родов *Hexatoma*, *Dicranota*, *Scleroprocta*, *Pedicia* и подсемейств Chironominae и Diamesinae, веснянок *Nemoura* sp. и Cloroperlidae sp., а также жуков семейства Elmidae. Из прочих водных животных в бентосных пробах были отмечены планарии *Phagocata?* sp. (0.22%) и (единично) водяные клещи из семейства Aturidae.

Разумеется, таксономическое разнообразие макробеспозвоночных ручья не исчерпывается представленным списком. Например, ранее здесь в дрифтовых сборах были найдены личинки амфибиотических двукрылых *Suragina* sp. и *Dixa* sp., а также малощетинковые черви и волосатики [Астахов и др. 2014 (Astakhov et al., 2014)]. Вероятно, при органи-

зации специального исследования, охватывающего разные сезоны года, сведения о фауне ручья могут быть существенно дополнены.

Биомасса бентоса на станциях варьировала в диапазоне 25.5–101 г/м²; величина средней биомассы *Gammarus koreanus* составила 52.6 ± 30.8 г/м².

На Дальнем Востоке подавляющее доминирование гаммарусов при низкой численности других типичных обитателей кренали для подобных ручьев характерно. Такой тип ручьевых сообществ признан основным в регионе [Chertoprud et al., 2020]. Однако в ручье Японском возможно получение материала с большей долей планарий. Это мнение основано на том, что в условиях затяжной прохладной погоды летом эти животные встречаются здесь довольно часто. Слабая представленность их в пробах настоящего исследования может быть связана со сравнительно высокой ~17°C температурой воды в период работ. Как известно, с повышением температуры воды до 12°C ручьевые планарии начинают мигрировать в более холодноводные верховья [Beauchamp, 1937]. Следовательно, во время наших сборов большинство плана-

рий могло быть распределено выше обследованного участка. Важно и то, что “из-за сложности адекватного отбора” планарий стандартными методами количественного учета бентоса [Reynoldson, 1983] оценка развития популяций этих животных требует применения специальных подходов [Reynoldson, 1966; Young, Reynoldson, 1999]. Данное обстоятельство нужно принимать во внимание при дальнейшем изучении потребления гаммарусами наземных организмов, которых планарии тоже поедают [Reynoldson, 1966; личные наблюдения], а значит, конкурируют с амфиподами в отношении этого источника вещества и энергии.

В панельных ловушках за период исследования были встречены представители 18 групп беспозвоночных. Наибольшее разнообразие на уровне таксонов высшего ранга наблюдалось в августе – 17 групп (см. таблицу), что, вероятно, обусловлено спецификой фенологического развития уценных животных.

Доля (%) от общей численности наземных беспозвоночных в панельных ловушках

Share (%) of the total abundance of terrestrial invertebrates in pan traps

Таксон / Taxon	Месяц / Month	
	Июль / July	Август / August
Hymenoptera	32.5	20.7
Diptera*	27.0	37.3
Coleoptera	7.9	3.6
Homoptera	7.9	3.4
Aranei	7.1	9.8
Lepidoptera	5.6	2.8
Pulmonata	4.8	1.0
Phalangida	2.4	9.1
Heteroptera	1.6	2.1
Neuroptera	<1	<1
Archaeognata	<1	–
Insecta larv. indet	<1	1.8
Litobiomorpha	<1	1.6
Oniscidea	<1	<1
Collembola	–	3.1
Psocoptera	–	<1
Mecoptera	–	<1
Acariformes	–	<1
Mermithida	–	<1

Примечание. “*” – исключая представителей с водной стадией развития, “–” – не обнаружено.

Note. “*” – excluding ones with immature aquatic stage, “–” – not detected.

Вариабельность качественного состава проб возрастала при ясной или малооблачной погоде. Возможно, это связано с тем, что в такую погоду сильнее выражены внутрисуточные флуктуации температуры и влажности

воздуха, а также освещенности – факторов, которые являются главными из влияющих на активность наземных беспозвоночных [Беклемишев, 1934 (Beklemishev, 1934)].

Интересно, что только в отсутствие облачности увеличивалось количество беспозвоночных, попадавших в ловушки в светлое время суток. В пасмурную погоду общее количество пойманных животных было примерно одинаковым и днем, и ночью (рис. 1а). Исключением из этого положения стала суточная серия 10–11.08, когда в темный период, под воздействием холодного ветра, интенсивность аллохтонных поступлений резко возросла и существенно превысила аналогичный дневной показатель. В целом величины поступлений сухого вещества наземных беспозвоночных (рис. 1б) находились в диапазоне опубликованных: 2.4–450 мг/м²·сут⁻¹ [Baxter et al., 2005; Zhang, Richardson, 2011].

Как уже было отмечено в разделе Материалы и методы, по численности в панельных ловушках доминировали Diptera и Hymenoptera (см. таблицу). Модельные жертвы, представлявшие эти две группы насекомых в нашем эксперименте, активно поедались амфиподами. Наблюдения показали, что последние утилизируют не только уже утонувших наземных беспозвоночных, но также хищничают на едва упавших в воду живых, захватывая их с поверхности.

Более охотно *G. koreanus* поедали двукрылых. Причем интенсивность питания этим типом жертв при индивидуальном потреблении была значительно выше, чем при групповом в расчете на одну амфиподу (рис. 2). Это согласуется с известным правилом, что в присутствии других консументов средняя скорость потребления пищи каждой особью понижается [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989)]. В то же время показатели интенсивности питания перепончатокрылыми насекомыми при индивидуальном и групповом потреблении фактически не различались (рис. 2).

Любопытно, что уровень индивидуального потребления двукрылых насекомых (в пересчете на начальную биомассу сухого вещества – см. раздел Материалы и методы) мог превышать 93%, а максимум индивидуального потребления перепончатокрылых составил лишь 71% (рис. 3). Проверка нулевой гипотезы о том, что конечный уровень утилизации не зависит от типа жертв, выявила ее несостоятельность (точный критерий Фишера, $p < 0.001$ – индивидуальное потребление, $p = 0.012$ – групповое).

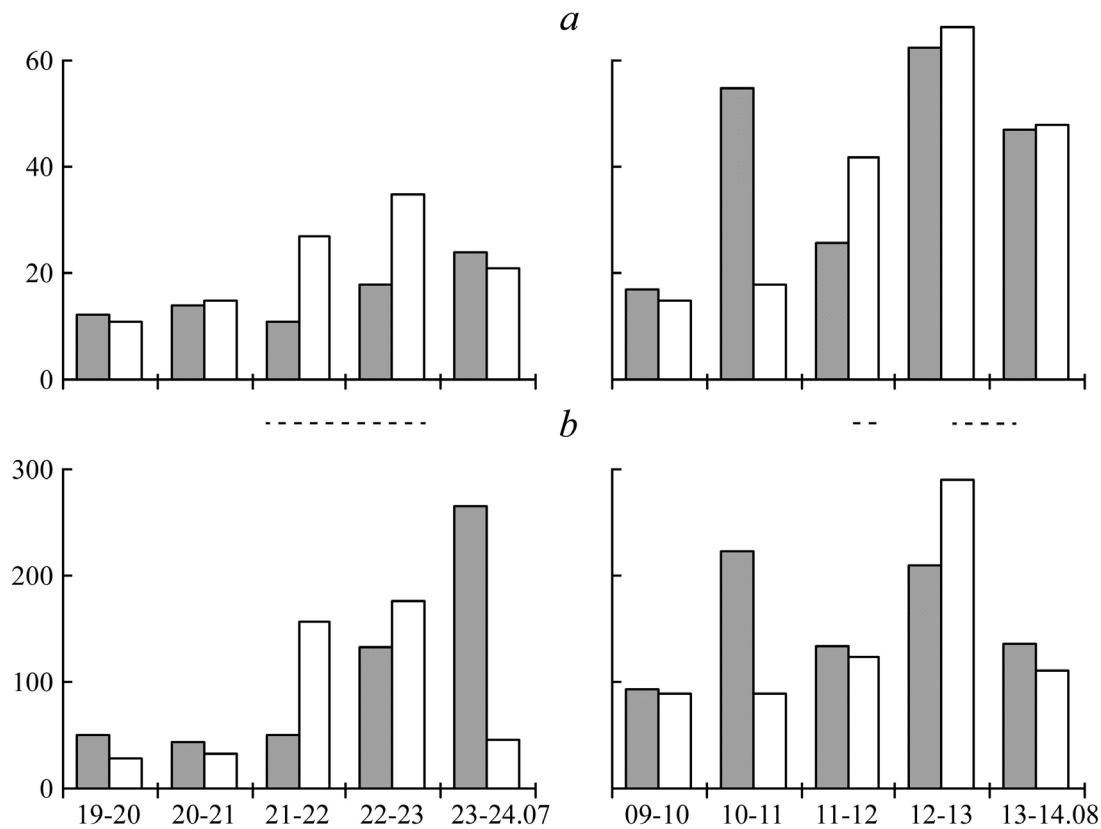


Рис. 1. Поступления наземных беспозвоночных в ручей Японский: ось абсцисс – даты; ось ординат – интенсивность поступлений (а – по численности (экз./м²·сут⁻¹), б – по массе сухого вещества (мг/м²·сут⁻¹)). Темной заливкой выделены ночные результаты. Пунктирными линиями отмечены периоды с преимущественно безоблачной погодой.

Fig. 1. Inputs of terrestrial invertebrates in the Yaponsky Brook: at the x-axis – the dates; at the y-axis – the intensity of inputs (a – in number (ind./m²·day⁻¹), b – in weight of dry matter (mg/m²·day⁻¹)). Dark filling highlights the night results. Dotted lines indicate periods with predominantly cloudless weather.

Однако гипотеза о том, что конечный уровень утилизации жертв одного типа не зависит от количества консументов (индивидуальное vs. групповое потребление) оказалась верной ($p = 0.999$ – двукрылые, $p = 0.156$ – перепончатокрылые). Эти результаты, вероятно, обусловлены тем, что в силу более прочных покровов тела перепончатокрылых насекомых могут содержать большее количество несъедобных компонентов, нежели тела двукрылых того же размера.

При анализе информации по групповому потреблению перепончатокрылых насекомых мы были вынуждены оперировать двумя фактами каннибализма. Тем не менее, независимо от того, что доли освоенной биомассы конспецификов в разных экспериментальных емкостях заметно различались (78 и 97%), величины потребленной биомассы заложенных туда перепончатокрылых оставались на одном уровне ~70%. Этот же уровень утилизации перепончатокрылых был зафиксирован в отсутствие проявлений каннибализма (рис. 3).

Склонность к поеданию конспецификов гаммарида разных видов проявляют, как известно, при недостатке питания [Богатов, 1994 (Bogatov, 1994); Dick, 1995; Ironside, 2019]. То, что нами каннибализм отмечен исключительно в случаях группового потребления перепончатокрылых, говорит о том, что “лимит утилизации” последних (~70% сухой массы) мог быть исчерпан уже в течение 5 суток (продолжительность II этапа эксперимента), поэтому амфиподы начали голодать.

За тот же срок максимум группового потребления вещества двукрылых достиг 93%. Фактов каннибализма при этом не было, поэтому можно предположить, что такой уровень утилизации не является предельным для случаев использования жертв данного типа. Однако мы допускаем, что при большей продолжительности II этапа каннибализм наблюдался бы и в склянках, куда в качестве объектов потребления были заложены двукрылые насекомые.

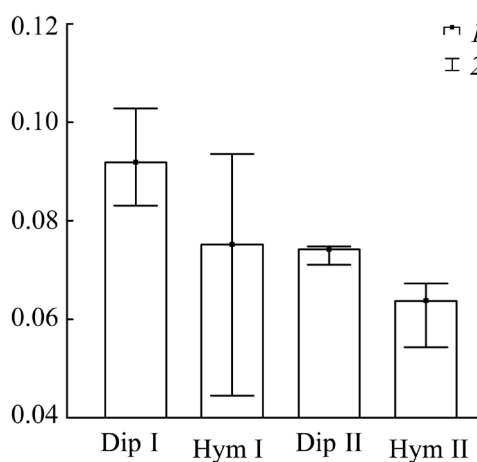


Рис. 2. Интенсивность утилизации модельных жертв: ось абсцисс – этапы эксперимента (Dip I и Hym I – индивидуальное, Dip II и Hym II – групповое потребление Diptera и Hymenoptera); ось ординат – показатели интенсивности утилизации (потребления пищи); 1 – медиана, 2 – минимум и максимум.

Fig. 2. The utilization rates of simulated victims: at the x-axis – the experiment phases (Dip I and Hym I – individual, Dip II and Hym II – group consumption of Diptera and Hymenoptera); at the y-axis – indicators of utilization rate (feeding rate); 1 – median, 2 – minimum and maximum.

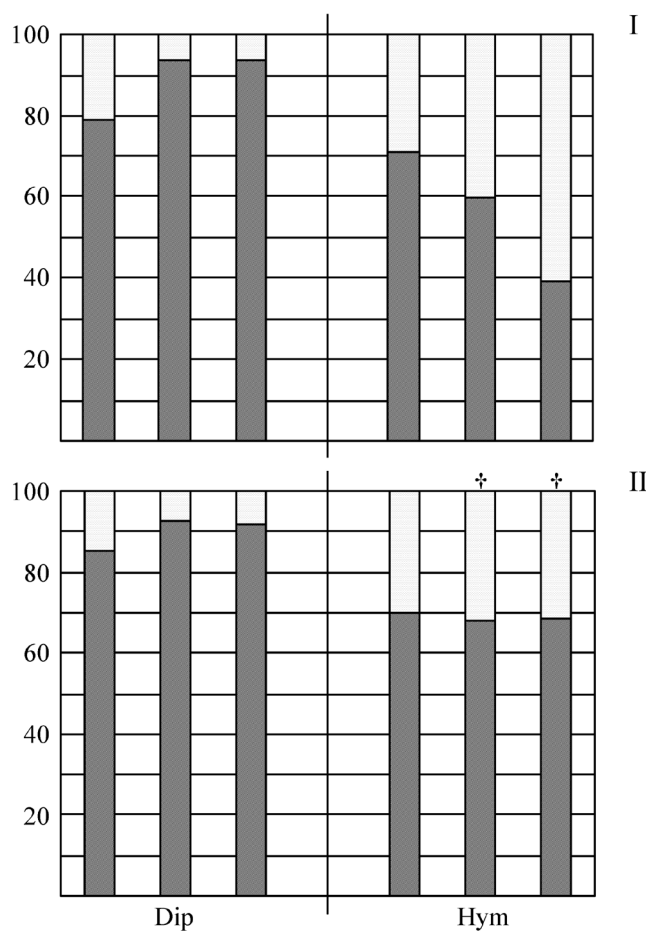


Рис. 3. Уровень утилизации модельных жертв: I – индивидуальное и II – групповое потребление. По оси абсцисс – тип жертвы (Dip – Diptera, Hym – Hymenoptera), по оси ординат – биомасса жертв в сухом выражении, %. Каждый столбик характеризует отдельную экспериментальную емкость (темной заливкой выделены потребленные доли биомассы жертв; крестиками отмечены случаи каннибализма).

Fig. 3. The utilization level of simulated victims: I - individual and II - group consumption. At the x-axis – the type of victim (Dip - Diptera, Hym - Hymenoptera), at the y-axis - biomass of victims referred to dry weight, %. Each column characterizes a separate experimental microcosm (consumed portions of victims' biomass are highlighted with dark filling; cases of cannibalism are marked with crosses).

Фактор времени, несомненно, играет важную роль в достижении максимального уровня утилизации жертв наземного происхождения. В условиях водотоков время доступности сухопутных беспозвоночных для пресноводных хищников и эврифагов, очевидно, определяется скоростью течения потока, а также его живым сечением. Чем выше расход потока, тем быстрее аллохтонные пищевые объекты выносятся за пределы данной лотической экосистемы. Определенное значение может иметь образ жизни гидробионта-потребителя – дневной или ночной, и, соответственно, время суток, когда поступило то или иное количество жертв данного типа. Разумеется, степень “обработки” аллохтонных кормовых объектов разными водными консументами будет зависеть от локальной плотности последних, от их индивидуальных размеров и особенностей строения их ротовых аппаратов.

В случае амфипод важно, что при достаточном количестве такого обычного для них кормового ресурса как листовая опад они могут быть ориентированы прежде всего на потребление объектов животного происхождения, более ценных в пищевом отношении [Chambord et al., 2017]. Данное положение убедительно подтверждено результатами эксперимента Д. Келли с соавторами [Kelly et al., 2002]. В этом эксперименте амфиподам рода *Gammarus* в качестве объектов питания одновременно предлагались животные (личинки поденок) и листья (бук, клен). Однако склонность амфипод к хищничеству значимо не снижалась даже при избытке растительного корма. Значит, сам по себе листовая опад не удовлетворяет пищевые потребности гаммарид полностью. Удовлетворение пищевых потребностей тесно связано с биологической ценностью пищи. Считается [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989); Frost, Elser, 2002; Lau et al., 2008], что надежными показателями качества кормового объекта являются молярные соотношения содержащихся в нем биогенных элементов – углерода (C), азота (N) и фосфора (P). Чем ниже соотношения C:N и C:P в пище, тем выше ее ценность. Вследствие большого количества углерода в стенках клеток растений соотношение C:N в растительном материале достигает 20–40, в то время как в животных оно составляет не более 10 [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989)]. Даже в листьях ольхи, которые макробеспозвоночными перерабатываются наиболее быстро, среднее соотношение C:N близко к 16. После попадания листьев ольхи в водоток это соотношение около месяца остается неизменным; только через 3.5 мес “конденсирования” вод-

ными бактериями и грибами оно снижается до 11.8–9.2 [Groom, Hildrew, 1989]. Поскольку из литературы известно о наличии обратной связи между величинами молярных соотношений биогенов в пище и интенсивностью ее потребления [Gergs, Rothhaupt, 2008; Agatz, Brown, 2014], мы рассчитали соотношения C:N и C:P для модельных жертв, использовавшихся в нашем эксперименте. Диапазоны соотношений C:N и C:P составили для перепончатокрылых 6.5–6.9 и 167–279, а для двукрылых 6.7–6.8 и 119–257, соответственно. Такое существенное перекрытие указанных диапазонов обусловлено отсутствием значимых различий между концентрациями углерода, азота и фосфора в сухом веществе модельных жертв (тест Манна–Уитни, все $p > 0.100$). Следовательно, факт того, что в нашем эксперименте гаммарусы менее интенсивно поедали перепончатокрылых насекомых скорее связан не с биогенным составом последних, а с их большей (по сравнению с двукрылыми) механической прочностью.

В целом полученные результаты поддерживают гипотезу о том, что на основе экспериментов по вынужденному питанию исключительно членистоногими можно определить предельную долю их биомассы, которую способны утилизировать выбранные консументы. Например, согласно нашим результатам, двум взрослым *G. koreanus* при питании только перепончатокрылыми насекомыми для достижения предела потребления их вещества начальной массой ~22.9 мг (в сухом выражении) было достаточно 5 суток. В грубом приближении такую скорость утилизации можно принять как ориентировочную для группы *G. koreanus* из любого количества особей. Тогда, группа из 10 амфипод способна обработать указанное количество биомассы перепончатокрылых за одни сутки, а группа из 240 амфипод – за один час. В ручье средняя численность особей *G. koreanus* таких размеров как в эксперименте ($L \geq 13$ мм) составляла порядка 216 экз./м². Однако в потреблении аллохтонных организмов могут принимать участие особи и меньших размеров. Как сообщалось [Бережина, Максимов, 2016 (Berezina, Maximov, 2016)], большинство видов амфипод хищничают по достижении длины 7 мм. В этой связи заметим, что в период проведения исследования особи размером ≥ 7 мм в популяции *G. koreanus* ручья Японского преобладали (52.7% от общего). Среднесуточная величина поступлений сухого вещества перепончатокрылых и двукрылых насекомых на 1 м² водного зеркала ручья составила в июле 32.7 ± 30.2 и 16.6 ± 16.2 мг/м²·сут⁻¹, а в августе

42.3±16.9 и 92.8±56.2 мг/м²·сут⁻¹, соответственно. С учетом сказанного выше следует заключить, что для максимальной утилизации

любого из этих количеств амфиподам с 1 м² дна может понадобиться не более чем несколько часов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможное развитие исследований в этом направлении предполагает учет следующих положений (частично уже оговоренных выше):

Хищники и эврифаги безрыбного притока, утилизируя падающих в него наземных беспозвоночных до момента выноса последних в реципиентную акваторию, сокращают объемы поступающих туда аллохтонных источников вещества и энергии. Соответствующую кормовую активность таких резидентных гетеротрофов следует рассматривать как ограничивающий фактор.

Потенциал влияния этого фактора нужно изучать в условиях изолирующих экспериментов по вынужденному питанию модельными жертвами наземного происхождения. Это позволит количественно оценить какую долю тел жертв определенного типа может освоить тот или иной потребитель за данный период доступности. В естественных условиях период доступности кормовых аллохтонных объектов определяется временем нахождения последних в пределах водотока.

Тела аллохтонных беспозвоночных могут на неопределенное время задерживаться в областях малоподвижной воды, однако, при возрастании расхода потока (например, в паводок) происходит вынос непотребленной аллохтонной органики в принимающую акваторию. Значит, постановка экспериментов разной продолжительности будет способствовать

уточнению предельных уровней утилизации модельных жертв данного типа конкретным консументом. В дальнейшем, по величине общей сухой биомассы организмов, подходящих по своей морфологии для объединения в группу жертв данного типа, попавших в водоток за учетный период, можно будет рассчитать совокупную вероятную величину их потребления за время доступности для того или иного консумента. Суммирование соответствующих показателей по жертвам разных типов позволит количественно оценивать степень возможных потерь аллохтонного вещества и энергии для реципиентного сообщества.

На первых порах неточность рассматриваемого подхода может быть высокой, однако вследствие накопления исходных данных уровень ошибок должен снизиться. Это мнение обусловлено широким использованием расчетов рациона и продукции, хотя погрешность при определении этих параметров достигает 50%, а ошибка расчета численности или биомассы может приближаться к 100% и более [Reshetnikov, Tereshchenko, 2017]. Очевидно, что эффективность исследований по оценке результативности предлагаемого подхода будет выше в небольших водотоках с маловидовыми сообществами, где вычлнить воздействие отдельных консументов проще. В будущем накопленная информация может дать возможность обоснованных работ и на более крупных лотических системах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб: Наука, 2013. 342 с.
- Астахов М.В., Хаматова А.Ю., Фененко А.А. и др. Дрифт амфиподы *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 в ключе Японском (бухта Киевка Японского моря) // Чтения памяти В.Я. Леванидова, вып. 6. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 59–65.
- Беклемишев В.Н. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов // Тр. Перм. биол. НИИ при Перм. ун-те. 1934. Т. 6. № 3–4. С. 119–208.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журн. СФУ. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 409–426. DOI: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН АН СССР. 1940. Т. 5, вып. 3–4. 992 с.
- Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г.Г. Винберга. Минск: Вышэйша школа, 1968. 246 с.
- Пропп Л.Н., Кашенко С.Д., Пропп М.В. Определение основных биогенных элементов // Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 63–88.
- Тиунова Т.М., Хлебородов А.С., Тиунов И.М. Некоторые аспекты питания и распределения *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 (Crustacea, Amphipoda) в реке Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова, вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 117–126.
- Agatz A., Brown C.D. Variability in feeding of *Gammarus pulex*: moving towards a more standardised feeding assay // Environ. Sci. Eur. 2014. Vol. 26. № 15. P. 1–9. DOI: 10.1186/s12302-014-0015-4

- Astakhov M.V. The dynamics of terrestrial invertebrate inputs to the food web of a small salmon river // *Contemp. Probl. Ecol.* 2016. Vol. 9. P. 474–480. DOI: 10.1134/S1995425516040028
- Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // *Freshw. Biol.* 2005. Vol. 50. P. 201–220. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x
- Beauchamp R.S.A. Rate of movement and rheotaxis in *Planaria alpina* // *J. Exp. Biol.* 1937. Vol. 14. P. 104–116.
- Bovill W.D., Downes B.J., Lake P.S. A novel method reveals how channel retentiveness and stocks of detritus (CPOM) vary among streams differing in bed roughness // *Freshw. Biol.* 2020. Vol. 65. P. 1–12. DOI: 10.1111/fwb.13496
- Chambord S., Tackx M., Chauvet E. et al. Two microcrustaceans affect microbial and macroinvertebrate-driven litter breakdown // *Freshw. Biol.* 2017. Vol. 62. P. 530–543. DOI: 10.1111/fwb.12883
- Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Vorob'eva L.V. et al. Macrozoobenthic communities of the piedmont and lowland watercourses of the Lower Amur Region // *Inland Water Biol.* 2020. Vol. 13. № 1. P. 51–61. DOI: 10.1134/S1995082920010046
- Dick J.T. The cannibalistic behaviour of two *Gammarus* species (Crustacea: Amphipoda) // *J. Zool.* 1995. Vol. 236. № 4. P. 697–706. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1995.tb02740.x
- Frost P.C., Elser J.J. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food // *Ecol. Lett.* 2002. Vol. 5. P. 232–240. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00307.x
- Gergs R., Rothhaupt K.-O. Feeding rates, assimilation efficiencies and growth of two amphipod species on biodeposited material from zebra mussels // *Freshw. Biol.* 2008. Vol. 53. P. 2494–2503. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02077.x
- Groom A., Hildrew A.G. Food quality for detritivores in streams of contrasting pH // *J. Anim. Ecol.* 1989. Vol. 58. P. 863–881. DOI: 10.2307/5129
- Ironside J.E., Dalgleish S.T., Kelly S.J. et al. Sex or food? Effects of starvation, size and diet on sexual cannibalism in the amphipod crustacean *Gammarus zaddachi* // *Aquat. Ecol.* 2019. Vol. 53. P. 1–7. DOI: 10.1007/s10452-018-9668-1
- Kelly D.W., Dick J.T.A., Montgomery W.I. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? // *Hydrobiologia.* 2002. Vol. 485. P. 199–203. DOI: 10.1023/A:1021370405349
- Lau D.C.P., Leung K.M.U., Dudgeon D. Experimental dietary manipulations and concurrent use of assimilation-based analyses for elucidation of consumer-resource relationships in tropical streams // *Mar. Freshw. Res.* 2008. Vol. 59. № 11. P. 963–970. DOI: 10.1071/MF07213
- Lotrich V.A. Growth, production, and community composition of fishes inhabiting a first-, second-, and third-order stream of Eastern Kentucky // *Ecol. Monogr.* 1973. Vol. 43. № 3. P. 377–397. DOI: 10.2307/1942347
- Minshall G.W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community // *Ecology.* 1967. Vol. 48. № 1. P. 139–149. DOI: 10.2307/1933425
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2001. Vol. 98. № 1. P. 166–170. DOI: 10.1073/pnas.98.1.166
- Reshetnikov Y.S., Tereshchenko V.G. Quantitative level of research in fish ecology and errors associated with it // *Russ. J. Ecol.* 2017. Iss. 48. P. 233–239. DOI: 10.1134/S1067413617030146
- Reynoldson T.B. The distribution and abundance of lake-dwelling triclads – towards a hypothesis // *Adv. Ecol. Res.* 1966. Vol. 3. P. 1–71. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60309-8
- Reynoldson T.B. The population biology of Turbellaria with special reference to the freshwater triclads of the British Isles // *Adv. Ecol. Res.* 1983. Vol. 13. P. 235–326. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60110-5
- Richardson J.S., Moore R.D. Stream and riparian ecology // *Compendium of forest hydrology and geomorphology in British Columbia. Kamloops, B.C. Land Manage. Handb.*, 2010. Vol. 2. P. 441–460.
- 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. DOI: 10.1139/f80-017
- Wipfli M.S., Gregovich D.P. Export of invertebrates and detritus from fishless headwater streams in southeastern Alaska: implications for downstream salmonid production // *Freshw. Biol.* 2002. Vol. 47. P. 957–969. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00826.x
- Young J.O., Reynoldson T.B. Continuing dispersal of freshwater triclads (Platyhelminthes; Turbellaria) in Britain with particular reference to lakes // *Freshw. Biol.* 1999. Vol. 42. P. 247–262. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1999.444488.x
- Zhang Y.X., Richardson J.S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams // *Aquat. Sci.* 2011. Vol. 73. P. 53–62. DOI: 10.1007/s00027-010-0159-2

REFERENCES

- Agatz A., Brown C.D. Variability in feeding of *Gammarus pulex*: moving towards a more standardised feeding assay. *Environ. Sci. Eur.*, 2014, vol. 26, no. 15, pp. 1–9. doi: 10.1186/s12302-014-0015-4.
- Alimov A.F., Bogatov V.V., Golubkov S.M. Production Hydrobiology. SPb, Nauka, 2013. 342 p. (In Russian)
- Astakhov M.V. The dynamics of terrestrial invertebrate inputs to the food web of a small salmon river. *Contemp. Probl. Ecol.*, 2016, vol. 9, pp. 474–480. doi: 10.1134/S1995425516040028.
- Astakhov M.V., Hamatova A.Yu., Fenenko A.A. et al. Drift of the amphipod *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 in the Yaponskiy Brook (Kievka Bay of the Japan Sea). *Chteniya pamyati V.Ya. Levanidova* [Vladimir Ya. Levanidov's biennial memorial meetings]. Vladivostok, Dal'nauka, 2014, no. 6, pp. 59–65. (In Russian)
- Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshw. Biol.*, 2005, vol. 50, pp. 201–220. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x.

- Beauchamp R.S.A. Rate of movement and rheotaxis in *Planaria alpine*. *J. Exp. Biol.*, 1937, vol. 14, pp. 104–116.
- Beklemishev V.N. Diurnal migrations of invertebrates in the complex of terrestrial biocenoses. *Trudy Perm. Biol. NII pri Perm. Univ* [Proc. Perm. Biol. Pes. Inst. at the Perm. Univ], 1934, vol. 6, no. 3–4, pp. 119–208. (In Russian)
- Berezina N.A., Maximov A.A. Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *J. Siberian Federal University. Biology*, 2016, vol. 9, no. 4, pp. 409–426. doi: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426. (In Russian)
- Bigon M., Kharper Dzh., Taunsend K. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Moscow, Mir, 1989, vol. 1. 667 p. (In Russian)
- Bogatov V.V. Ecology of River Communities of Russian Far East. Vladivostok, Dal'nauka, 1994. 218 p. (In Russian)
- Bovill W.D., Downes B.J., Lake P.S. A novel method reveals how channel retentiveness and stocks of detritus (CPOM) vary among streams differing in bed roughness. *Freshw. Biol.*, 2020, vol. 65, pp. 1–12. doi: 10.1111/fwb.13496.
- Chambord S., Tackx M., Chauvet E. et al. Two microcrustaceans affect microbial and macroinvertebrate-driven litter breakdown. *Freshw. Biol.*, 2017, vol. 62, pp. 530–543. doi: 10.1111/fwb.12883.
- Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Vorob'eva L.V. et al. Macrozoobenthic communities of the piedmont and lowland watercourses of the Lower Amur Region. *Inland Water Biol.*, 2020, vol. 13, no. 1, pp. 51–61. doi: 10.1134/S1995082920010046.
- Dick J.T. The cannibalistic behaviour of two *Gammarus* species (Crustacea: Amphipoda). *J. Zool.*, 1995, vol. 236, no. 4, pp. 697–706. doi: 10.1111/j.1469-7998.1995.tb02740.x.
- Frost P.C., Elser J.J. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food. *Ecol. Lett.*, 2002, vol. 5, pp. 232–240. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00307.x.
- Gergs R., Rothhaupt K.-O. Feeding rates, assimilation efficiencies and growth of two amphipod species on biodeposited material from zebra mussels. *Freshw. Biol.*, 2008, vol. 53, pp. 2494–2503. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02077.x.
- Groom A., Hildrew A.G. Food quality for detritivores in streams of contrasting pH. *J. Anim. Ecol.*, 1989, vol. 58, pp. 863–881. doi: 10.2307/5129
- Ironside J.E., Dalglish S.T., Kelly S.J. et al. Sex or food? Effects of starvation, size and diet on sexual cannibalism in the amphipod crustacean *Gammarus zaddachi*. *Aquat. Ecol.*, 2019, vol. 53, pp. 1–7. doi: 10.1007/s10452-018-9668-1.
- Kelly D.W., Dick J.T.A., Montgomery W.I. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia*, 2002, vol. 485, pp. 199–203. doi: 10.1023/A:1021370405349.
- Lau D.C.P., Leung K.M.U., Dudgeon D. Experimental dietary manipulations and concurrent use of assimilation-based analyses for elucidation of consumer-resource relationships in tropical streams. *Mar. Freshw. Res.*, 2008, vol. 59, no. 11, pp. 963–970. doi: 10.1071/MF07213.
- Lotrich V.A. Growth, production, and community composition of fishes inhabiting a first-, second-, and third-order stream of Eastern Kentucky. *Ecol. Monogr.*, 1973, vol. 43, no. 3, pp. 377–397. doi: 10.2307/1942347.
- Methods for Determining the Production of Aquatic Animals (ed. G.G. Vinberg). Minsk, Vysheysya Shkola, 1968. 246 p. (In Russian)
- Minshall G.W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology*, 1967, vol. 48, no. 1, pp. 139–149. doi: 10.2307/1933425.
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2001, vol. 98, no. 1, pp. 166–170. doi: 10.1073/pnas.98.1.166.
- Propp L.N., Kashenko S.D., Propp M.V. Chemical Analysis Methods in Hydrobiological Research. *Opredeleniye osnovnykh biogennykh elementov* [Determination of the main biogenic elements]. Vladivostok, DVNC AN SSSR, 1979, pp. 63–88. (In Russian)
- Reshetnikov Y.S., Tereshchenko V.G. Quantitative level of research in fish ecology and errors associated with it. *Russ. J. Ecol.*, 2017, iss. 48, pp. 233–239. doi: 10.1134/S1067413617030146.
- Reynoldson T.B. The distribution and abundance of lake-dwelling triclads – towards a hypothesis. *Adv. Ecol. Res.*, 1966, vol. 3, pp. 1–71. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60309-8.
- Reynoldson T.B. The population biology of Turbellaria with special reference to the freshwater triclads of the British Isles. *Adv. Ecol. Res.*, 1983, vol. 13, pp. 235–326. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60110-5.
- Richardson J.S., Moore R.D. Compendium of forest hydrology and geomorphology in British Columbia. *Stream and riparian ecology*. Kamloops, B.C. Land Manage. Handb., 2010, vol. 2, pp. 441–460.
- Tiunova T.M., Khleborodov A.S., Tiunov I.M. Some aspects of feeding and distribution of *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 (Crustacea, Amphipoda) of the Kedrovaya River (Southern Primorye). *Chteniya pamyati V.Ya. Levanidova* [Vladimir Ya. Levanidov's biennial memorial meetings]. Vladivostok, Dal'nauka, 2003, no. 2, pp. 117–126. (In Russian)
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, pp. 130–137. doi: 10.1139/f80-017.
- Wipfli M.S., Gregovich D.P. Export of invertebrates and detritus from fishless headwater streams in southeastern Alaska: implications for downstream salmonid production. *Freshw. Biol.*, 2002, vol. 47, pp. 957–969. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00826.x.
- Young J.O., Reynoldson T.B. Continuing dispersal of freshwater triclads (Platyhelminthes; Turbellaria) in Britain with particular reference to lakes. *Freshw. Biol.*, 1999, vol. 42, pp. 247–262. doi: 10.1046/j.1365-2427.1999.444488.x.
- Zhadin V.I. Fauna of rivers and reservoirs. *Trudy ZIN AN SSSR* [Proc. Zool. Inst. USSR Acad. Sci.], 1940, vol. 5, no. 3–4. 992 p. (In Russian)

Zhang Y.X, Richardson J.S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. *Aquat. Sci.*, 2011, vol. 73, pp. 53–62. doi: 10.1007/s00027-010-0159-2.

POTENTIAL OF UTILIZATION OF ALLOCHTHONOUS INVERTEBRATES BY *GAMMARUS KOREANUS* UÉNO (AMPHIPODA)

M. V. Astakhov¹, A. V. Skriptsova²

¹*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,
690022 Vladivostok, 100-letiya Vladivostoka avenue, 159, e-mail: mvastakhov@mail.ru*

²*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS,
690041 Vladivostok, Palchevsky street, 17*

In an isolating experiment on feeding only on arthropods of terrestrial origin, the potential of their consumption by amphipods from a fishless water-course is studied. The data obtained confirm the hypothesis that, on the basis of experiments on feeding exclusively on arthropods, it is possible to determine the maximum proportion of their biomass that selected consumers are able to utilize. The results of such works can be used to quantitative assessment of the level of possible losses of allochthonous matter and energy for the recipient communities of waterbodies due to feeding activity of consumers from their tributaries. Assessments of this kind may be relevant when deciding on the food availability for juvenile salmonids, inhabiting recipient waterbodies.

Keywords: allochthonous matter and energy, food base for fish, amphipods