

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5

ЗИМНЯЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДРЕЙФУЮЩИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ МАЛОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКИ

© 2023 г. М. В. Астахов*

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, Россия*

*e-mail: mvastakhov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.07.2022 г.

После доработки 19.10.2022 г.

Принята к публикации 25.10.2022 г.

В составе зимнего сиртона малой лососевой реки доминировали личинки поденок (Ephemeroptera), личинки двукрылых (Diptera), а также взрослые водяные клещи (Hydracarina). Наличие существенной линейной зависимости численности дрейфтеров, попадавших в сачки, от объема воды, профильтрованной сачками, не было доказано, поэтому в работе использовали не показатели плотности сиртона (экз./м³), а данные фактических уловов. Вертикальное распределение дрейфовавших беспозвоночных разной таксономической принадлежности имело свои особенности. В условиях хорошей освещенности водной толщи интенсивность дрейфа беспозвоночных возрастала в дневные часы. Предполагается, что указанный факт опосредованно связан с низкой температурой воды, ограничивающей плавательную способность дрейфующих рыб, которые из-за этого становятся более уязвимыми для рыбоядных теплокровных хищников, и потому зимой в светлое время суток ведут преимущественно малоподвижный, скрытный образ жизни. В декабре большинство дневных дрейфтеров мигрировали у поверхности водной толщи, в январе, напротив, — близ дна. Последнее может быть обусловлено подавляющим воздействием более низких дневных температур воздуха, поскольку вплоть до середины февраля русло реки было закрыто льдом не полностью. После мощного февральского снегопада верхние слои речного потока оказались изолированными от действия температуры воздушной среды, а уровень освещенности водной толщи днем стал соответствовать периоду поздних сумерек. В результате рыбы стали менее доступны для теплокровных околоводных хищников, интенсивность дрейфа беспозвоночных в дневные часы резко снизилась, а распределение дрейфтеров по вертикали потока стало достаточно равномерным.

Ключевые слова: дрейфт беспозвоночных, молодь лососевых, пространственное распределение, зимний период

DOI: 10.31857/S0320965223030038, **EDN:** PGVOKS

ВВЕДЕНИЕ

Изменения пространственного распределения живых организмов во времени являются важной составляющей динамики природных популяций и сообществ. Анализ закономерностей этих изменений — актуальная задача для ряда биологических наук, в том числе, для гидробиологии. В свете базовых концепций функционирования проточных экосистем — “концепции речного континуума” (Vannote et al., 1980), “концепции динамики пятен” (Townsend, 1989), а также связывающей их воедино “комбинированной концепции” (Богатов, 1995) — особый интерес представляет пространственно-временная вариабельность дрейфа гидробионтов. Дрейфт, будь то случайный перенос вниз по течению, или произвольная миграция с использованием влекущей силы потока, присущ всем обитателям текучих вод — от микроорганизмов и макробеспо-

звоночных до рыб (Müller-Haeckel, Marvanová, 1979; Павлов, Скоробогатов, 2014; Naman et al., 2016). Дрейфт обеспечивает расселение, размножение, взаимодействие конспецификов с разоб- щенных речных участков, способствует ослабле- нию/обострению конкуренции, поступлению кормовых объектов, избавлению от пресса хищ- ников. Совокупность участников дрейфа обозна- чается термином “сиртон” (Berner, 1951).

Подобно любой другой совокупности живых существ, сиртон характеризуется собственной пространственной структурой. Прикладное зна- чение изучения последней — минимизация воз- можного при эксплуатации водозаборных соору- жений ущерба рыбному хозяйству, связанного с прямым уничтожением участвующих в покатной миграции личинок и мальков рыб, а также их кор- мовых объектов — дрейфующих донных беспо-

звоночных (Тарасов, Тарасова, 1997; Павлов, Скоробогатов, 2014). Актуальность учета закономерностей вертикального распределения дрейтеров обусловлена необходимостью выявления оптимального горизонта установки оголовков водозаборных станций. Кроме того, сведения о вертикальном распределении дрейфующих беспозвоночных важны для более точной характеристики мест обитания рыб ценных в хозяйственном отношении (Шубина, 2006). Экспериментально показано, что на одном и том же речном участке молодь кунджи и мальмы предпочитает позиции у дна, а молодь симы и кижуча — у поверхности, при этом кунджа и кижуч придерживаются более приглубой зоны участка (Живоглядов, 2004). Поскольку пространственное распределение дрейфующих хищников отражает стратегию питания сиртоном, то существует мнение, что само территориальное поведение молоди лососевых рыб — это конкуренция за микробиотопы, удобные для захвата и потребления дрейфующих беспозвоночных (Чебанова, 2009). Следовательно, оценка вертикального распределения сиртона приобретает особое значение именно в лососевых водотоках. Естественно, что интерес к проведению исследовательских работ, в первую очередь, вызывают водотоки, не подверженные антропогенной нагрузке или испытывающие очень слабое ее воздействие (Gorovaia, 2022).

Временной аспект дрейфа может рассматриваться в разных масштабах, как правило, анализируют его межгодовую, сезонную, или суточную динамику. В умеренных и северных широтах, из-за трудностей сбора гидробиологического материала при отрицательной температуре воздуха, исследования дрейфа обычно ограничены периодом открытой воды.

Цель настоящей работы — дать анализ зимней динамики вертикального распределения дрейфующих беспозвоночных в типичной малой лососевой реке южной части Дальнего Востока России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в среднем течении р. Кедровая, которая берет начало на склонах одного из восточных отрогов хребта Черные горы Восточно-Маньчжурского нагорья и впадает в Амурский залив Японского моря (43°04'41" с.ш., 131°36'45" в.д.). Общая протяженность реки 18 км, суммарная длина ее притоков 46 км, площадь водосборного бассейна 45 км². Данная река относится к категории лососевых, поскольку здесь нерестится сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort), мальма *Salvelinus malma* (Walbaum), а также кунджа *S. leucomaenis* (Pallas). Бассейн реки расположен в зоне хвойно-широколиственных лесов. Климат муссонный, поэтому наибольшее количество осадков приходится на теплый период года. Зимы морозны (до

–36°C), солнечны и малоснежны. За зимний период выпадает 5–7% общей годовой суммы осадков. Вследствие этого снежный покров сравнительно маломощен и в среднем не превышает 0.15 м, достигая в распадах 0.30 м (Васильев и др., 1965). Период ледостава, как правило, продолжается с конца первой декады декабря до начала апреля.

На участке наших наблюдений грунт смешанный, с преобладанием гравийно-галечной фракции; крупных валунов сравнительно мало. Проведены три суточные серии сборов, приуроченные к датам новолуний (во избежание действия лунного света на ночную активность гидробионтов): 19–20 декабря 2006 г., 19–20 января и 16–17 февраля 2007 г. Ширина реки в даты сборов не превышала 8 м, а глубина — 0.5 м. На протяжении всей зимы река была покрыта льдом, однако вплоть до середины февраля на участках с наиболее быстрым течением встречались полыньи. Февральская серия сборов проходила через сутки после обильного снегопада, из-за которого полыньи оказались скрыты под снегом. Температура воды во время наблюдений изменялась в декабре от 0.3 до 0.7°C, в январе — от 0.1 до 0.5°C, в феврале — от 0.12 до 0.7°C. Температура воздуха варьировала от –13.9 до –5°C (декабрь), от –19 до –3°C (январь) и от –16 до +2.2°C (февраль).

Дрейфовавших гидробионтов отлавливали с помощью переносного пробоотборника собственной конструкции (Астахов, 2009; Astakhov, 2012). Прибор состоит из вертикальной стойки и закрепляемых на ней друг над другом съемных сачков. Высота входной рамки каждого сачка 0.1 м, ширина 0.25 м; длина фильтрующего конуса 0.6 м, размер ячеи 220 мкм. Конструкция позволяет оперировать сразу пятью сачками, однако в настоящем исследовании использовали только три (рис. 1а). При работе пробоотборник устанавливали в предварительно подготавливаемую прорубь таким образом, чтобы суммарная высота трех использовавшихся сачков (0.3 м) была равна глубине потока. Скорость течения измеряли гидрометрической вертушкой ГР-55 на трех горизонтах, соответствовавших положению сачков в реке: у дна, в среднем слое водной толщи и у поверхности. Среднесуточные показатели скорости течения на указанных горизонтах составили 0.15, 0.28 и 0.45 м/с (декабрь), 0.145, 0.25 и 0.36 м/с (январь), 0.34, 0.445 и 0.66 м/с (февраль). Продолжительность ночи определяли как временной промежуток между окончанием вечерних сумерек и началом утренних. В темный период суток материал отбирали каждый час, днем — каждые 2 ч. Время экспозиции пробоотборника в реке равнялось 5 мин. Сразу после извлечения пробоотборника из проруби его переносили в теплое помещение, где пробы размораживали, промывали и фиксировали 4%-ным формалином.

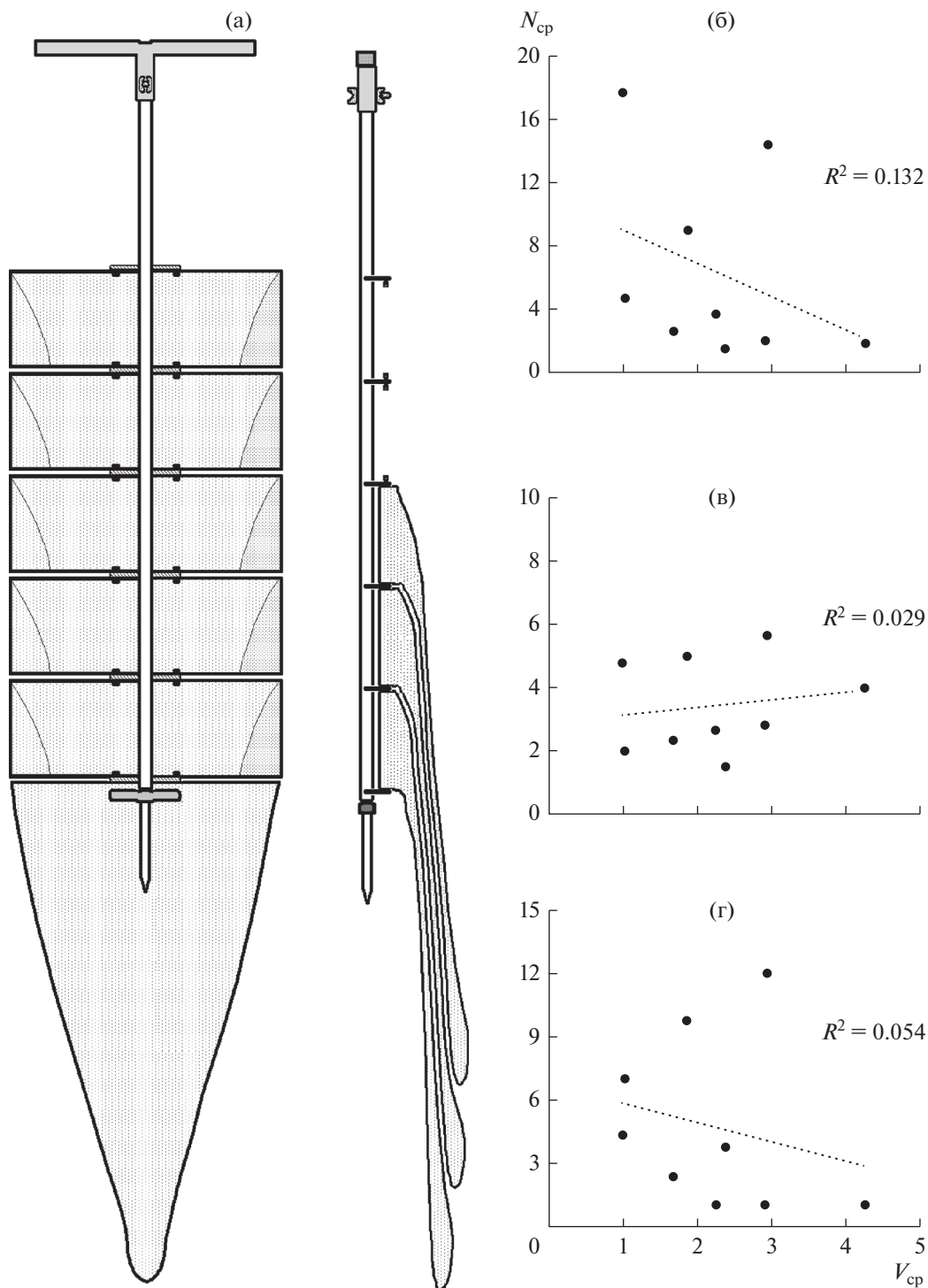


Рис. 1. Пробоотборник (а) и результаты проверки предположения о линейной зависимости численности Ephemeroptera (б), Diptera (в), Hydracarina (г) в уловах от объема воды, профильтрованной сачками: N_{cp} — средняя численность в улове, экз., V_{cp} — средний объем профильтрованной воды, m^3 . R^2 — коэффициент детерминации, показывающий насколько модель зависимости адекватна данным, на которых она построена (модель считается неприемлемой при $R^2 < 0.5$ и существенной — при $R^2 > 0.9$).

Все расчеты проводили на основе первичных данных (фактические уловы каждого сачка за 5 мин экспозиции, экз.). Показатели плотности сирто-

на (экз./ m^3) не рассчитывали ввиду отсутствия существенной линейной зависимости численности дрейфтеров, попадавших в сачки, от объема воды,

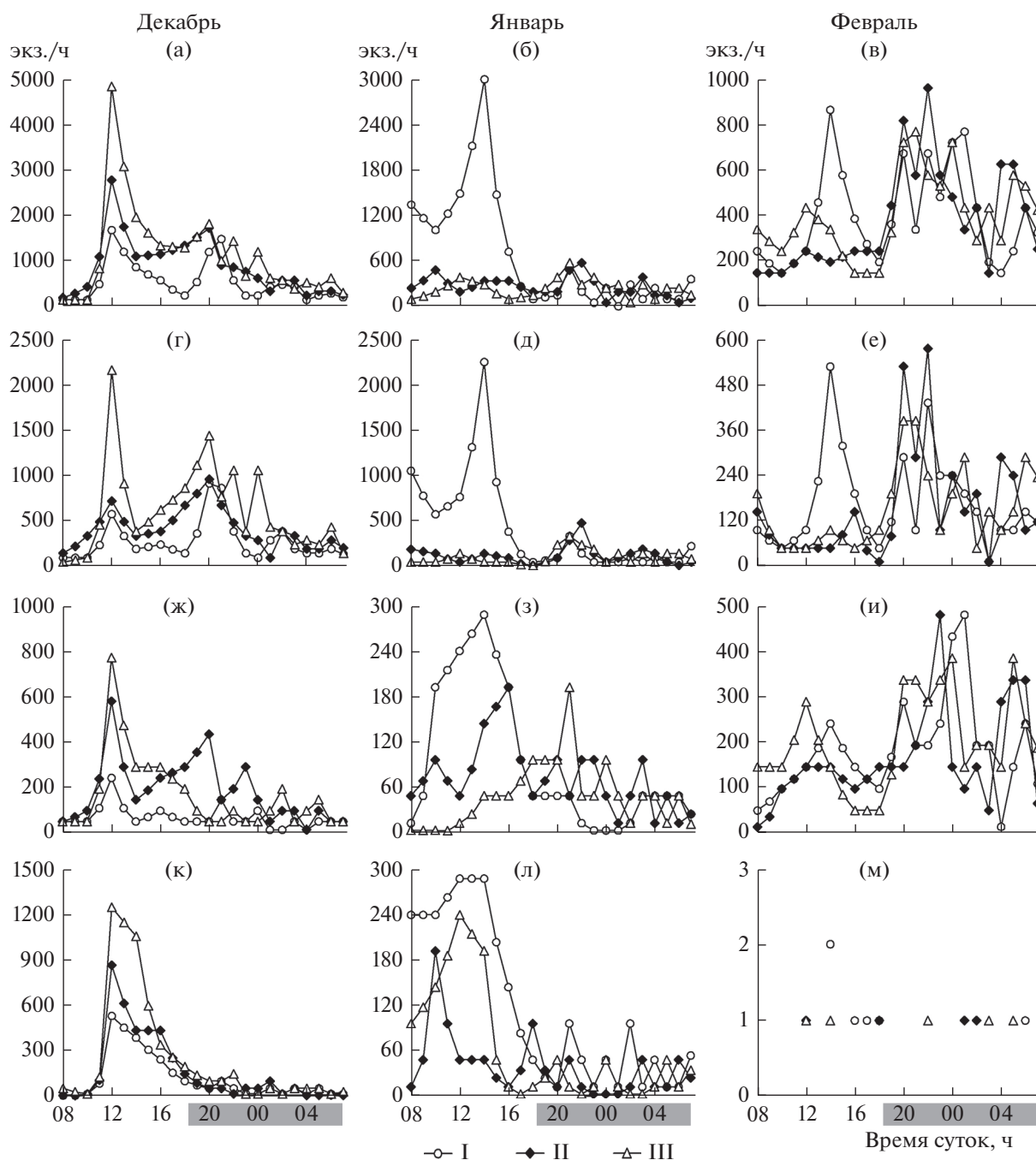


Рис. 2. Интенсивность дрейфа донных беспозвоночных на разных горизонтах в течение суток: все группы (а–в), Ephemeroptera (г–е), Diptera (ж–и), Hydracarina (к–м). I, II и III – придонный, срединный и поверхностный горизонты. Темная заливка – темное время суток. На рис. (м) показаны первичные данные.

профильтрованной сачками за время экспозиции (рис. 1б–1г; все $R^2 < 0.5$). Наличие такой зависимости предполагает возможность стандартизации проб дрейфа из разных участков и водотоков с целью сравнения. Однако, в случае отсутствия указанной зависимости, вычисление показателей экз./м³ может исказить реальную картину, скрыть действительно существующие различия и закономерности

(Downes, 2010; Downes, Lancaster, 2010). При визуализации суточной динамики дрейфа (рис. 2) в качестве показателя интенсивности дрейфа использовали количество гидробионтов, снесенных за 1 ч через учетное сечение каждого горизонта (1.0×0.1 м).

Таксоны, составлявшие $\geq 15\%$ общей численности дрейфтеров, относили к доминантам, 5–

14.9% — субдоминантам, 1–4.9% — второстепенным (Леванидов, Леванидова, 1979).

Для последующего выявления возможных связей между численностью дрейфтеров на разных горизонтах потока и турбулентностью рассчитывали числа Рейнольдса:

$$Re = \nu h \rho / \mu,$$

где ν — средняя скорость течения, м/с; h — высота горизонта, м; ρ — плотность воды, кг/м³; μ — динамический коэффициент вязкости (вязкость) воды, Па·с.

При вычислении плотности и вязкости воды использовали показатели ее температуры (t , °C) (Statzner et al., 1988). Для этого на основе стандартных таблиц зависимости плотности и динамических коэффициентов вязкости воды от температуры (Александров, Трахтенгерц, 1978; Павлов и др., 1987) рассчитали уравнения регрессии:

$$\rho = 0.00009t^3 - 0.0091t^2 + 0.0682t + 999.839,$$

зависимость функциональна ($R^2 = 1$) для диапазона температур воды 0.0–8.2°C;

$$\mu = -0.00003t^3 + 0.0017t^2 - 0.0624t + 1.7917,$$

зависимость функциональна ($R^2 = 1$) для диапазона температур воды 0.0–12.0°C.

Статистический анализ выполняли в программе PAST 4.10. Распределение большей части данных не соответствовало закону нормального распределения (критерий Шапиро–Уилка), поэтому статистические сравнения проводили на основе непараметрических тестов (Краскела–Уоллиса, Манна–Уитни, Фридмана, Уилкоксона). Для установления возможных корреляционных зависимостей рассчитывали коэффициенты τ -Кендалла. В качестве порогового был принят уровень значимости 0.05. В случаях апостериорных сравнений применяли поправку Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На протяжении большей части зимнего периода в сиртоне р. Кедровая доминировали представители трех таксономических групп донных беспозвоночных — поденки (Ephemeroptera), двукрылые (Diptera) и водяные клещи (Hydracarina), составлявшие в сумме 85.7% (декабрь), 92.0% (январь) и 89.1% (февраль) от общей численности дрейфтеров. Поэтому вертикальное распределение зимнего сиртона реки рассмотрено, главным образом, на примере этих трех групп. В составе отряда Ephemeroptera дрейфовали личинки Ephemerellidae, Neptageniidae, Baetidae, Leptophlebiidae и Ameletidae. Отряд Diptera представляли личинки Chironomidae, Simuliidae и Limoniidae. Среди Hydracarina (Sperchontidae, Feltriidae, Aturidae, Lebertiidae и Torrenticolidae), помимо имаго, встречались дей-

тонимфы. К дате проведения февральских сборов количество дрейфовавших водяных клещей резко снизилось, и они, минуя категорию субдоминантов, перешли в категорию второстепенных таксонов. Следует отметить, что в зимнем сиртоне реки категория субдоминантов в аспекте крупных таксонов была представлена лишь раз (Oligochaeta, декабрь). Табулированные данные о структурной иерархии основных таксономических групп сиртона р. Кедровая приведены нами ранее (Bogatov, Astakhov, 2011). Общий характер динамики вертикальной организации сиртона в зимний период показан на рис. 2.

В декабрьскую серию сборов наименьшую интенсивность общего дрейфа наблюдали в придонном слое водной толщи. Максимум активности дрейфтеров отмечен в 12:00 (полдень) — сразу на всех трех горизонтах. В этот час численность сиртона в поверхностном слое потока, превысила аналогичные показатели среднего и придонного в 1.7 и 2.9 раза соответственно. С полудня и до окончания вечерних сумерек у поверхности и близ дна реки прослеживалось почти согласованное монотонное снижение интенсивности дрейфа, хотя в среднем слое в это же время происходил ее незначительный рост. По окончании вечерних сумерек показатели численности сиртона в двух верхних горизонтах совпали, а его количество близ дна оказалось ниже в 4.5 раза. С наступлением ночи концентрация беспозвоночных в придонном слое стала возрастать и к 21:00 превзошла аналогичный показатель не только среднего, но и поверхностного горизонтов, в которых пики ночной активности зарегистрированы в 20:00. После 21:00 беспозвоночные для миграций снова стали выбирать более верхние слои водной толщи. Статистический анализ опроверг гипотезу об отсутствии вертикальной стратификации декабрьского сиртона в светлое время суток (табл. 1). Визуализация суточной динамики дрейфа (рис. 2а) показала численное преобладание в декабрьском дрейфте дневных мигрантов, к подобному заключению можно прийти и сопоставляя относительные показатели общего сноса — 61.6% днем и 38.4% ночью. Однако результат соответствующей статистической проверки не поддерживает данный вывод (табл. 1).

Динамика вертикального перераспределения дрейфовавших представителей каждой из таксономических групп имела свои особенности (рис. 2).

За полуденным пиком дрейфа, при котором численность поденок в верхнем слое потока превзошла аналогичные показатели в среднем и придонном горизонтах в 3 и 3.8 раза, последовал существенный спад их миграционной активности в 14:00. Оставшуюся часть дня концентрация поденок у поверхности и в среднем слое постепенно увеличивалась. Близ дна интенсивность их сноса

Таблица 1. Результаты проверки гипотез об отсутствии различий в интенсивности дрефта на разных горизонтах потока и в разные периоды суток

Объект	Сравниваемые группы	Тест	<i>p</i>		
			декабрь	январь	февраль
Беспозвоночные в целом	I-Д × II-Д × III-Д	Фридмана	0.001	<0.001	ns
	I-Д × II-Д	Уилкоксона*	0.004	0.009	»
	I-Д × III-Д	То же	0.035	0.009	»
	II-Д × III-Д	»	ns	ns	»
	I-Н × II-Н × III-Н	Фридмана	0.015	»	»
	I-Н × II-Н	Уилкоксона*	ns	»	»
	I-Н × III-Н	То же	»	»	»
	II-Н × III-Н	»	»	»	»
Поденки	Д × Н	Уилкоксона	»	0.001	0.005
	I-Д × II-Д × III-Д	Фридмана	0.007	<0.001	ns
	I-Д × II-Д	Уилкоксона*	0.004	0.004	»
	I-Д × III-Д	То же	0.026	0.004	»
	II-Д × III-Д	»	ns	ns	»
	I-Н × II-Н × III-Н	Фридмана	0.004	»	»
	I-Н × II-Н	Уилкоксона*	ns	»	»
	I-Н × III-Н	То же	0.026	»	»
Двукрылые	II-Н × III-Н	»	0.044	»	»
	Д × Н	Уилкоксона	ns	0.027	0.024
	I-Д × II-Д × III-Д	Фридмана	0.002	0.001	ns
	I-Д × II-Д	Уилкоксона*	0.018	ns	»
	I-Д × III-Д	То же	0.035	0.019	»
	II-Д × III-Д	»	ns	0.042	»
	I-Н × II-Н × III-Н	Фридмана	0.046	ns	»
	I-Н × II-Н	Уилкоксона*	0.035	»	»
Водяные клещи	I-Н × III-Н	То же	ns	»	»
	II-Н × III-Н	»	»	»	»
	Д × Н	Уилкоксона	»	0.045	0.003
	I-Д × II-Д × III-Д	Фридмана	0.001	<0.001	—
	I-Д × II-Д	Уилкоксона*	ns	0.013	—
	I-Д × III-Д	То же	0.035	0.004	—
	II-Д × III-Д	»	ns	ns	—
	I-Н × II-Н × III-Н	Фридмана	»	»	—
	I-Н × II-Н	Уилкоксона*	»	»	—
	I-Н × III-Н	То же	»	»	—
	II-Н × III-Н	»	»	»	—
	Д × Н	Уилкоксона	0.008	0.001	—

Примечание. I, II, III — придонный, срединный, поверхностный горизонты соответственно; Д — день, Н — ночь; *p* — уровень значимости, ns — незначимые результаты; “—” — работы с тестами не проводились.

* Апостериорные (post-hoc) сравнения посредством теста Уилкоксона с использованием поправки Бонферрони.

оставалась низкой вплоть до окончания вечерних сумерек. Ночной максимум дрейфа поденок на всех горизонтах зафиксирован в 20:00, когда их численность в верхнем слое превысила совпавшие друг с другом показатели среднего и придонного слоев в 1.5 раза. На протяжении темного периода суток регистрировали снижение интенсивности дрейфа поденок, сопровождаемое двумя сравнительно небольшими пиками их активности у поверхности.

В отличие от поденок двукрылые дрейфовали преимущественно в среднем горизонте. Во время полуденного пика миграций численность этих животных здесь была ниже соответствующего приповерхностного показателя лишь в 1.3 раза, и более чем вдвое превосходила аналогичный показатель в придонном слое. У двукрылых также наблюдали спад активности по всем горизонтам в 14:00, однако затем в верхнем слое потока интенсивность дрейфа не росла, а снижалась. За период с 14:00 до 20:00 численность дрейфовавших здесь двукрылых упала в 6 раз. В среднем горизонте на этом временном отрезке, напротив, прослеживалось неуклонное возрастание темпов сноса, максимум которого был зафиксирован в 20:00. В 21:00 был зарегистрирован незначительный всплеск активности двукрылых в придонном слое, где низкая интенсивность их дрейфа сохранялась с 14:00. В 23:00 был отмечен второй ночной пик численности этих животных в среднем горизонте. У поверхности ночной максимум сноса двукрылых наблюдался в 02:00.

Статистическое оценивание декабрьского распределения поденок и двукрылых по вертикали потока выявило наличие значимой стратификации не только днем, но и ночью (табл. 1). Причем, если для светлого времени суток апостериорные сравнения подтверждали отсутствие различий исключительно между показателями среднего и поверхностного горизонтов, то для ночных сборов несущественными могли оказаться различия как между показателями среднего и придонного (поденки), так и между показателями придонного и поверхностного, среднего и поверхностного горизонтов (двукрылые). Нулевые гипотезы об отсутствии различий между дневными и ночными показателями численности подтвердились и для поденок, и для двукрылых (табл. 1).

Суточный максимум миграционной активности водяных клещей тоже наблюдали в 12:00. В этот час в верхнем слое потока отловлено в 1.4 и 2.4 раза больше представителей данной группы, чем на среднем и нижнем его горизонтах соответственно. После полудня общая интенсивность дрейфа клещей стала неуклонно снижаться. В результате, к 20:00 их численность на верхнем, среднем и придонном горизонтах составила 7.7, 5.6 и 9.1% от соответствующих полуденных показате-

лей. Ночью темпы дрейфа этих животных во всей толще потока оставались стабильно низкими. Гипотеза об отсутствии различий между показателями сноса водяных клещей на разных глубинах не подтвердилась только для результатов дневных сборов из нижнего и верхнего горизонтов. В светлый период суток в р. Кедровая дрейфовало значительно больше представителей данной группы, нежели в темный (табл. 1).

В январе общая картина дрейфа резко изменилась — максимальной была интенсивность сноса в придонном слое. За день количество дрейфовавших здесь водных беспозвоночных в ≥ 2.5 раза превысило суммарный показатель сноса гидробионтов, мигрировавших в двух других горизонтах. Дневной (он же суточный) пик активности дрейфтеров сместился с полудня на 14:00. Причем к формированию этого пика темпы сноса в среднем и верхнем горизонтах не имели отношения (несущественные максимумы численности беспозвоночных на этих горизонтах регистрировались в другие часы дня). За период с 14:00 до 18:00 интенсивность дрейфа у дна снизилась в ≥ 20 раз, и ее показатель совпал с аналогичными показателями среднего и верхнего слоя. С наступлением ночи темпы дрейфа возросли на всех трех уровнях, но незначительно. Ночные максимумы в придонном и поверхностном горизонтах зафиксированы в 21:00, а в среднем — в 22:00. Гипотеза об отсутствии вертикальной стратификации январского сиртона в темное время суток не противоречила результатам тестов (табл. 1). При этом для светлого времени суток незначимыми оказались только различия между показателями дрейфа в среднем и поверхностном горизонтах (табл. 1). Большинство мигрировавших в январе гидробионтов проявляли дневную активность (табл. 1).

В близком соответствии с характером суточных изменений темпов общего дрейфа на разных глубинах варьировала интенсивность миграций поденок (рис. 2д). Дневной максимум численности этих насекомых в 14:00 формировался также исключительно за счет дрейфа в придонном слое. При этом падение показателей сноса здесь в период с 14:00 до 18:00 оказалось еще более существенным — в 47 раз. Ночью максимальный пик активности дрейфовавших поденок зарегистрирован в 22:00 — в среднем горизонте.

Интенсивность дрейфа двукрылых при проведении январской серии была максимальной тоже в 14:00, однако динамика вертикального распределения представителей данной группы не совпала с таковыми поденок и беспозвоночных в целом. В придонном и среднем горизонтах наибольшее количество двукрылых дрейфовало в 14:00 и 16:00 соответственно. В поверхностном горизонте суточный максимум интенсивности сноса этих

беспозвоночных был приурочен к темному времени суток (21:00).

Особенностью распределения дрейфовавших водяных клещей по глубинам стало то, что днем наименьшее количество данных гидробионтов зарегистрировано не в поверхностном, а в среднем горизонте. Причем здесь, в отличие от двух других горизонтов, в светлое время суток наблюдали два пика активности клещей — утром в 10:00 и в 18:00 — перед заходом солнца. В верхнем слое потока максимум численности представителей этой группы пришелся на полдень, а в придонном — имел вид небольшого плато (12:00–14:00). Ночью интенсивность миграций водяных клещей была сравнительно низкой, хотя близ дна отмечены два небольших всплеска их численности.

Предположение о равномерности вертикального распределения поденок, двукрылых и водяных клещей в январском сиртоне оказалось верным для данных, полученных в темное время суток (табл. 1). Днем в придонном горизонте дрейфовало значимо больше поденок и водяных клещей, чем в среднем и поверхностном, а в придонном и среднем — значимо больше двукрылых, чем в поверхностном (табл. 1). Представители названных групп гидробионтов отдавали предпочтение дрейфу в светлое время суток (табл. 1).

По сравнению с январскими данными, в феврале значение дрейфа в придонном слое заметно снизилось, возросла роль показателей сноса в среднем и поверхностном горизонтах. Дневные максимумы общей численности беспозвоночных в этих горизонтах были зарегистрированы в полдень. Тем не менее, наибольший пик интенсивности дрейфа гидробионтов в светлое время суток наблюдался близ дна — в 14:00. Однако указанный пик активности уже не был суточным максимумом, как месяц назад. Максимальный суточный показатель дрейфа беспозвоночных в феврале зарегистрирован ночью (22:00) в среднем горизонте. Статистический анализ подтвердил гипотезу об отсутствии вертикальной стратификации февральского сиртона и в светлое, и в темное время суток. В феврале значимо больше водных беспозвоночных дрейфовало в толще реки ночью (табл. 1).

Февральское распределение поденок по вертикали потока в дневное время имело сходство с январским. Как и месяц назад, их миграционная активность в придонном слое превосходила таковую в среднем и поверхностном, однако это различие было менее контрастным. Если в январе количество поденок, продрейфовавших у дна за день, впятеро превысило суммарный дневной показатель для этих животных в двух других горизонтах, то в феврале соответствующая кратность была лишь 1.1 раза. Дневной максимум численности поденок в придонном слое (14:00) (рис. 2е) внес основной вклад в формирование дневного пика об-

щей численности всех дрейфтеров (рис. 2в). К началу вечерних сумерек интенсивность дрейфа поденок у дна (по сравнению с дневным максимумом) снизилась в ≥ 10 раз. С наступлением темного времени суток на первое место вышли показатели сноса поденок в среднем горизонте, где в 22:00 был зарегистрирован ночной (суточный) максимум февральского дрейфа этих насекомых.

Двукрылые, в отличие от поденок, в светлое время суток отдавали незначительное предпочтение дрейфу у поверхности. Дневной максимум их миграционной активности зарегистрирован в полдень. После 12:00 в поверхностном, а после 14:00 — в придонном горизонтах прослеживалось монотонное снижение интенсивности сноса двукрылых, и к 18:00 на первое место вышли показатели их дрейфа в среднем слое. Ночью максимумы активности дрейфовавших представителей этой группы регистрировали дважды — в среднем горизонте (23:00) и в придонном (01:00).

Нулевые гипотезы о равномерности вертикального распределения поденок и двукрылых в февральском сиртоне в разные периоды суток не противоречили результатам статистического анализа. Большинство поденок и двукрылых совершало миграции в темное время суток (табл. 1).

Водяные клещи в дрейфовых сборах последней зимней серии встречались единично, что делает невозможным проведение статистической оценки показателей февральского дрейфа этих животных (на рис. 2м представлены результаты фактических уловов). Днем было отловлено немного больше клещей, чем ночью.

Ключевой группой в формировании общей картины дрейфа в каждый из зимних месяцев были поденки (рис. 2). Среди них по показателю численности постоянно доминировали личинки *Epeorus* sp. (Heptageniidae) и *Drunella* sp. (Ephemerelellidae), которые в сумме дали 91.8, 84.5 и 73.1% численности всех поденок в декабре, январе и феврале, соответственно. Важная особенность личинок *Epeorus* sp. и *Drunella* sp. — их уплощенное в dorso-вентральном направлении тело. Такое уплощенное строение усиливает подверженность гидробионтов действию подъемной силы в водном потоке, особенно при возрастании скорости течения (Weissenberger et al., 1991). По этой причине акцент на дрейфе указанных личинок (модельных дрейфтеров) мог бы способствовать интерпретации произошедшей в январе инверсии вертикального распределения сиртона. Более того, из-за замедления процессов роста при низких зимних температурах, средняя масса дрейфовавших личинок *Epeorus* sp. (< 0.25 мг) и *Drunella* sp. (< 0.10 мг) за период исследования фактически не изменилась (тест Краскела–Уоллиса, все $p > 0.05$). Подобное “постоянство” массы дрейфующего объекта позволяет исключить влияние этого показателя на специ-

фику переноса такого объекта водным потоком. Следовательно, возрастает вероятность “чистой” оценки возможных корреляционных отношений между численностью дрейфтеров и параметрами потока с целью выявления ведущего фактора. В качестве таких параметров выбраны средняя скорость течения, плотность воды, вязкость воды и числа Рейнольдса в разные месяцы и периоды суток.

По проведенным расчетам, средние показатели плотности воды и динамического коэффициента ее вязкости варьировали в следующих пределах (днем—ночью): 999.88–999.86 кг/м³ и 0.001754–0.001771 Па · с (декабрь), 999.86–999.85 кг/м³ и 0.001771–0.001782 Па · с (январь), 999.86–999.85 кг/м³ и 0.001768–0.001784 Па · с (февраль). Согласно полученным числам Рейнольдса (табл. 2), самый низкий уровень турбулентного обмена приходился на время проведения январской серии, а это повышает вероятность концентрации дрейфовавших личинок преимущественно в придонном слое потока. Однако установить статистически значимые связи численности модельных дрейфтеров на разных глубинах с указанными гидравлическими параметрами нам не удалось (корреляция τ -Кендалла, все значения $p > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В водотоках умеренного пояса Северного и Южного полушарий дрейф беспозвоночных в зимний период характеризуется минимальной интенсивностью (McLay, 1968; Clifford, 1972; Bogatov, Astakhov, 2011). В это время, как правило, наблюдается наименьший расход воды, а процессы роста и развития гидробионтов из-за низкой температуры среды замедлены. Свойственный эктотермам невысокий уровень зимнего метаболизма негативно сказывается и на кормовой активности дрейфтоядных рыб — главных потребителей сиртона. Более того, малая интенсивность обмена веществ зимой существенно ограничивает плавательную способность рыб, тем самым делая их более уязвимыми для теплокровных околотовдных хищников (Fraser et al., 1993; Heggenes et al., 2018). В р. Кедровая к таким хищникам относятся серая цапля *Ardea cinerea* (Linnaeus), американская норка *Neovison vison* (Schreber) и выдра *Lutra lutra* (Linnaeus). Во избежание риска хищничества молодь рыб в лососевых реках зимой переходит преимущественно к ночной активности (Valdimarsson, Metcalfe, 1998; Heggenes et al., 2018), а днем ведет малоподвижный образ жизни, затаиваясь среди элементов донного субстрата (Семенченко, 1977; Есин и др., 2009). Кроме того, в условиях низких температур для рыб более выгодным оказывается ночное потребление зообентоса непосредственно с грунта, исключаяющее энергетические траты на поддержание своего положения в потоке при питании дрейфтерами (Heggenes et al.,

Таблица 2. Числа Рейнольдса

Горизонт	Декабрь	Январь	Февраль
III	25647 ± 46	20327 ± 111	37318 ± 158
	25408 ± 57	20203 ± 40	36994 ± 31
II	15958 ± 29	14116 ± 77	25161 ± 107
	15809 ± 35	14030 ± 28	24943 ± 21
I	8549 ± 15	8187 ± 45	19224 ± 82
	8469 ± 19	8137 ± 16	19058 ± 16

Примечание. Даны средние значения и стандартное отклонение ($Re \pm SD$). Над чертой — день, под чертой — ночь.

2018). Следовательно, для донных беспозвоночных, которые в теплый период года дрейфуют главным образом в темное время суток (Ключарева, 1963; Naman et al., 2016), зимой ночная тактика избегания визуально ориентирующихся дрейфтоядных рыб становится менее актуальной. В таком случае возрастает вероятность выравнивания интенсивности дневного и ночного дрейфа беспозвоночных аналогично ситуации, складывающейся в безрыбных водотоках (Malmqvist, 1988; Flecker, 1992; Douglas et al., 1994).

Действительно, хотя в р. Кедровая с наступлением холодов все больше дрейфтеров отдавали предпочтение миграциям в светлые часы суток (Астахов, 2009; Bogatov, Astakhov, 2011), общий переход от преимущественно ночного типа миграций к дневному произошел только в январе. Декабрьское преобладание дневного сноса над ночным оказалось статистически незначимым. На протяжении всей зимы представители отдельных видов, например, личинки поденки *Leptophlebia chocolata* Imanishi (Leptophlebiidae), сохраняли ночной тип дрейфа, обычный для них в другие сезоны года. При этом среди исключительно ночных зимних мигрантов были отмечены амфиподы *Gammarus koreanus* Uéno (Gammaridae) и водные жуки *Hydraena flavomarginata* Shatr. (Hydraenidae), которые в теплый период года могли дрейфовать в любое время суток. Из других беспозвоночных, в большинстве придерживавшихся тактики ночного дрейфа, самыми многочисленными оказались личинки веснянок *Taenionema japonicum* Okamoto (Taeniopterygidae) и *Amphinemura* sp. (Nemouridae), а также копеподы *Eucyclops* sp. (Cyclopidae). Следует отметить, что ранее стойкая приверженность личинок *Leptophlebia* ночному дрейфу наблюдалась в одном из канадских водотоков, где также в декабре в светлый и темный периоды суток дрейфовало приблизительно одинаковое количество беспозвоночных (Clifford, 1972).

Первые два с половиной месяца зимы в бассейне р. Кедровая количество снежных осадков

было несущественным, поэтому до середины февраля высота снежного покрова на льду реки не превышала 0.10–0.15 м, а на участках с наиболее быстрым течением встречались полыньи со следами пребывания теплокровных хищников. При этом в дневное время уровень освещенности водной толщи был достаточно высоким. Однако за сутки до начала февральской серии сборов прошел обильный снегопад, в результате которого все полыньи оказались скрыты, а высота снежного покрова на льду реки превысила 0.6 м. Это привело к падению дневной освещенности водной толщи до уровня, примерно соответствовавшего периоду поздних сумерек. В таких условиях интенсивность дневного сноса, преобладавшего среди дрейфтеров р. Кедровая с середины января, резко снизилась, уступив аналогичному ночному показателю. Не исключено, что в данном случае причиной снижения миграционной активности дрейфтеров в светлое время суток могло стать повышение активности рыб, которые из-за глубокого снега стали менее доступны для околоводных хищников. В отличие от результатов, полученных Т.Н. Травиной (2014) на камчатской р. Большая, рост высоты снежного покрова на льду реки не повлек за собой снижение общего показателя сноса беспозвоночных. Напротив, по сравнению с январем, в феврале дрейфтеров в р. Кедровая стало немного больше.

Распределение дрейфующих животных тесно связано с гидравлической структурой потока (McNair et al., 1997). Очевидно, что простые (например, скорость течения, глубина, плотность воды, вязкость воды) и комплексные (например, число Рейнольдса) гидравлические характеристики полезны при оценке связей между структурой водных сообществ и средой их обитания (Statzner et al., 1988). В частности, с увеличением числа Рейнольдса, служащего признаком турбулентности свободного потока, возрастает коэффициент турбулентного обмена, а с ним и подъемная сила, действующая на взвешенные в толще воды частицы. Установлено, что при средней скорости течения 0.45 м/с скорость восходящих токов воды достигает 0.012 м/с (Тарадина и др., 1997). Важно, что перенос взвешенных частиц водным потоком зависит от его температуры — фактора, изменяющего плотность и вязкость воды, а значит и ее опорные свойства. Уменьшение температуры приводит к возрастанию транспортирующей способности потока, увеличению содержания взвеси по продольному профилю (Алексеевский, 2006). Экспериментально показано, что при 4°C личинкам поденок требуется больше времени, чтобы выйти из дрейфта и вернуться к субстрату, нежели при 14°C (McLay, 1970).

Однако на процесс переноса потоком животных, помимо их физических свойств (размер, форма, удельный вес, центр тяжести), может ока-

зывать влияние их собственное поведение, способность к плаванию, изменению своей плавучести, контролю своего положения в пространстве (McLay, 1970; Oldmeadow et al., 2010; Павлов, Скоробогатов, 2014). Например, при возрастании скорости течения нимфы поденок начинают активно выходить из дрейфта и оседать на дно (Elliott, 1971; Allan, Feifarek, 1989). Напротив, при снижении скорости течения поденки разных семейств не только плывут вверх и/или принимают позу “парашютирования”, но даже вставляют конечности в пленку поверхностного натяжения с тем, чтобы увеличить время своего пребывания в дрейфте (Campbell, 1985; Allan, Feifarek, 1989). Нимфы веснянок с аналогичной целью “пристыковывают” к пленке поверхностного натяжения свои головные капсулы и антенны (Madsen, 1969).

В пользу того, что формирование сиртона во многом определяется самостоятельным переходом бентосных организмов в толщу потока может свидетельствовать неоднородность распределения дрейфтеров по глубинам в светлое и темное время суток (Константинов, 1969). Особенно наглядно это продемонстрировано результатами работ на сравнительно глубоких реках, где “внезапное”, но закономерное в рамках циркадного ритма появление большого количества донных гидробионтов у поверхности воды трудно объяснить только следствием случайного смыва и турбулентности. В частности, на материале обловов придонного и поверхностного горизонтов р. Амур на створах с глубинами 10–31 м В.Я. Леванидов и И.М. Леванидова (1979) установили наличие четких вертикальных миграций у поденок, веснянок, хирономид и ручейников ранних стадий развития. По данным этих авторов, ночью у поверхности дрейфовало в 9, 3 и 4 раза, а у дна — в 4, 2 и 3 раза больше ручейников, поденок и веснянок, чем днем. Причем поденки на протяжении суток были более многочисленны в поверхностном слое, нежели в глубинном, а веснянки и хирономиды проявляли обратную тенденцию. Дрейфт ручейников днем был сильнее выражен в нижнем, а ночью — в верхнем горизонте реки. В целом, в р. Амур общая интенсивность придонного дрейфта превышала таковую приповерхностного примерно на треть. Результаты работы этих исследователей на одной из крупных рек в бассейне р. Амур показали несколько иную картину. Там, при глубине 3.5–5 м, в ночные часы наибольшее количество донных беспозвоночных ловили в верхнем слое потока, причем численность личинок поденок из придонного горизонта почти всегда была в 4–5 раз ниже, чем в сборах из поверхностного (Леванидова, Леванидов, 1965).

По данным А.С. Константинова (1969) в коренном русле р. Волга численность олигохет и личинок амфибиотических насекомых у дна в светлое время суток примерно вдвое превышала тако-

вую у поверхности, ночью же ситуация была противоположной. С понижением проточности при переходе от коренного русла реки к затону точная инверсия в стратификации сиртона становилась более выраженной.

Перераспределение по вертикали потока в разные периоды суток во время миграций совершают не только беспозвоночные животные. Так, в бассейне р. Отава дрейф личинок рыб из разных семейств ночью был, как правило, интенсивнее у поверхности, чем на средней глубине и у дна, а днем наблюдалась обратная картина (D'Amours et al., 2001).

Статистический анализ наших материалов из р. Кедровая показал, что в начале зимы (декабрь) личинки поденок и двукрылых отдавали предпочтение дрейфу в верхнем и среднем горизонтах потока даже в светлое время суток. Данный факт, вероятно, связан с термически обусловленным снижением плавательной способности дрейфующих рыб, которые по этой причине избегали активно питаться днем в условиях повышенной собственной доступности для теплокровных околоводных хищников. С понижением дневной температуры воды и воздуха до минимальных показателей (январь) дрейфовавшие в светлое время суток личинки поденок и двукрылых, а также водяные клещи, стали значительно больше концентрироваться в придонном слое водной толщи. Вследствие резкого падения уровня подледной освещенности из-за существенного увеличения высоты снежного покрова после обильного снегопада (февраль) распределение беспозвоночных по вертикали потока на протяжении суток стало довольно однородным. Тем не менее, личинки поденок проявляли тенденцию в дневные часы дрейфовать близ дна.

Значимые различия в вертикальном распределении сиртона в зависимости от времени суток также обнаружены в р. Миссисипи (Matter, Norwood, 1980). При этом ночью средние уловы личинок поденок из поверхностного горизонта превосходили таковые из нижнего более чем в 2 раза, уловы личинок ручейников, наоборот, были вдвое выше у дна. Днем личинки поденок явной приверженности к определенному слою потока не демонстрировали, в то время как личинки ручейников чаще встречались в самом нижнем горизонте потока. Наблюдавшееся “асимметричное” распределение дрейфовавших представителей разных таксонов объяснялось различиями в их плавательной способности (Matter, Norwood, 1980). К несколько иному выводу пришли С. Фенoglio с соавторами (Fenoglio et al., 2004) после обобщения материалов еженедельных дневных сборов, проводившихся на протяжении года в небольшой итальянской реке. По мнению этих исследователей, вертикальная стратификация сиртона обусловлена поведенческими особенностями дрей-

теров разной таксономической принадлежности: например, водяные клещи — ползающие животные, поэтому склонны дрейфовать у дна. Однако, согласно другим обобщенным за год материалам, полученным на одном из канадских водотоков, значительно больше водяных клещей может дрейфовать у поверхности (Clifford, 1972). В р. Кедровая водяные клещи при разных условиях могли преобладать и в поверхностном (декабрь), и в придонном (январь) горизонтах, хотя такие предпочтения были очевидны только в светлое время суток.

Стоит заметить, что степень приверженности к определенному горизонту водной толщи может зависеть от стадии жизненного цикла дрейфера. Например, на стадии личинки хирономиды могут проявлять лишь слабую тенденцию к дрейфу у поверхности, а на стадии куколки уже значительно преобладают в верхнем горизонте потока (Clifford, 1972). В более поздних работах также показано, что наиболее зрелые личинки и куколки хирономид дрейфуют преимущественно у поверхности (Богатов, Астахов, 2013; Astakhov, Bogatov, 2014). Возможно в некоторых случаях, именно связь вертикальной структуры сиртона с количественной представленностью в нем дрейфтеров на той или иной стадии развития является причиной неоднозначности сведений, приведенных в литературе. Так, по данным разных исследователей, дрейфующие личинки ручейников сем. Hydropsychidae могут быть ассоциированы преимущественно с придонным (Matter, Norwood, 1980) или с поверхностным (Crisp, Gledhill, 1970; Fenoglio et al., 2004) горизонтами, а дрейфующие личинки мошек — тяготеть к дрейфу близ дна (Clifford, 1972), у поверхности (Fenoglio et al., 2004) или распределяться в потоке равномерно (Crisp, Gledhill, 1970). Однако сам факт, что в условиях конкретного водотока дрейфтеры той или иной таксономической принадлежности в своем большинстве проявляют способность занимать определенный слой водной толщи, говорит о произвольном характере их перемещений в вертикальном направлении и удерживании своего положения в трехмерном пространстве.

Очевидно, что животные с отрицательной плавучестью демонстрируют тенденцию чаще мигрировать у дна. Тем не менее, в определенных обстоятельствах гидробионты, традиционно считающиеся сугубо придонными дрейфтерами, могут дрейфовать и даже преобладать в поверхностном слое. Например, личинкам осетровых рыб свойственна отрицательная плавучесть, однако в первые трое суток после выклева они проявляют положительный фототаксис и посредством активных движений заднего отдела туловища периодически направляются от дна вверх (Gisbert, Williot, 1997). Аналогичные вертикальные “свечки” характерны для личинок разных рыб (Copp et al., 2002; Korporikov, Bogdanov, 2019). В сочетании с турбулентным обменом подобное поведение приводит

к тому, что у поверхности водотока могут дрейфовать особи не только с положительной, но и с отрицательной плавучестью (Павлов, Скоробогатов, 2014). В таком случае, по мере снижения турбулентности по продольному профилю потока, на участках, расположенных все дальше вниз по течению, должна будет происходить инверсия вертикального распределения дрейфтеров с отрицательной плавучестью, их концентрация в нижнем горизонте потока. Возможно, этим объясняется ярко выраженный преимущественно придонный снос дрейфтеров в р. Кедровая, наблюдавшийся в январе днем. Однако это только предположение. Нам ничего не известно об интенсивности турбулентного обмена выше участка отбора материала и о прижизненной плавучести январских мигрантов в дневные часы. В то же время не стоит исключать и вероятность непосредственного влияния на беспозвоночных, дрейфующих у поверхности, такого фактора как температура воздуха. Например, дневная температура водной толщи в январе значимо не отличалась от соответствующей февральской. Тем не менее, из-за большей открытости русла в январе, степень подавляющего воздействия отрицательной температуры воздуха (к тому же значимо более низкой) на общую концентрацию дневных дрейфтеров у поверхности реки могла быть гораздо существенней, нежели сразу после февральского снегопада.

Выводы. Применение пробоотборника, дающего возможность дифференцированно облавливать разные горизонты потока, позволило выявить наличие вертикальной стратификации зимнего сиртона на речном участке глубиной лишь 0.3 м. Проверка ключевого и редко тестируемого в исследованиях дрейфа предположения о наличии существенной линейной зависимости количества дрейфтеров в уловах от объемов воды, профильтрованной сачками, показала отсутствие такой зависимости. По этой причине в расчетах были использованы только данные фактических уловов сачков. Среди дрейфовавших донных беспозвоночных преобладали личинки поденок и двукрылых насекомых, а также водяные клещи. Дрейфтеры разной таксономической принадлежности демонстрировали различия в своем распределении по вертикали водной толщи. Предполагается, что степень приверженности дрейфтеров к тому или иному горизонту потока может зависеть от стадии их жизненного цикла. Численность дневных дрейфтеров возрастала в условиях хорошей освещенности. Это может быть связано с малой кормодобывающей активностью дрейфтоядных рыб, которые днем, в силу своей пониженной плавательной способности при зимних температурах воды, ведут скрытный образ жизни, тем самым уменьшая вероятность нападения рыбацких оловодных теплокровных хищников. В целом, склонность большинства дрейфующих предста-

вителей той или иной таксономической группы в ходе миграций занимать определенный слой водной толщи, может свидетельствовать о произвольном характере участия таких животных в дрейфе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147–6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров А.А., Трахтенгерц М.С. 1978. Вода. Плотность при атмосферном давлении и температурах от 0 до 100°C. Таблицы стандартных справочных данных ГСССД 2-77. М: Изд-во стандартов.
- Алексеевский Н.И. 2006. Гидрофизика. Москва: Академия.
- Астахов М.В. 2009. Дрейф фито- и зообентоса в модельной лососевой реке Кедровой (Приморский край, Россия). Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток.
- Богатов В.В. 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вест. ДВО РАН. № 3. С. 51.
- Богатов В.В., Астахов М.В. 2013. Вертикальное распределение дрейфующих личинок поденок и двукрылых на перекате р. Кедровая (Приморский край) // Вест. СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 39.
- Васильев Н.Г., Панкратьев А.Г., Панов Е.Н. 1965. Заповедник "Кедровая падь". Владивосток: Дальневост. книж. изд-во.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М: КМК.
- Живоглядов А.А. 2004. Структура и механизмы функционирования сообществ рыб малых нерестовых рек острова Сахалин. М: ВНИРО.
- Ключарева О.А. 1963. О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 11. С. 1601.
- Константинов А.С. 1969. Сиртон и бентосток Волги близ Саратова в 1966 году // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 20.
- Леванидова И.М., Леванидов В.Я. 1965. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. 1. Миграция личинок поденок в реке Хор // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 3. С. 373.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. 1979. Дрейф водных насекомых в реке Амур // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3.
- Павлов К.Ф., Романков П.Г., Носков А.А. 1987. Примеры и задачи по курсу процессов и аппаратов химической технологии. Ленинград: Химия.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М: КМК.
- Семенченко А.Ю. 1977. Зимовка рыб в водотоках заповедника "Кедровая падь" // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь". Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 159.

- Тарадина Д.Г., Павлов Д.С., Лупандин А.И. 1997. Связь вертикального распределения молоди рыб при пократной миграции с их плавучестью и турбулентностью потока // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37. № 4. С. 532.
- Тарасов А.Г., Тарасова Г.В. 1997. Бентосток нижней части среднего течения р. Урал // *Биология внутр. вод*. № 1. С. 59.
- Травина Т.Н. 2014. Дрифт донных беспозвоночных в период ледостава в р. Большая (Западная Камчатка) // *Чтения памяти В.Я. Леванидова*. Вып. 6. С. 713.
- Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. Москва: ВНИРО.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб: Наука.
- Allan J.D., Feifarek B.P. 1989. Distances travelled by drifting mayfly nymphs: factors influencing return to the substrate // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 8. № 4. P. 322. <https://doi.org/10.2307/1467495>
- Astakhov M.V. 2012. Stratifying drift sampler // *Amur. Zool. J.* V. 4. № 1. P. 3. <https://www.biotaxa.org/azj/issue/view/9865/918>
- Astakhov M.V., Bogatov V.V. 2014. Vertical redistribution of drifting benthic invertebrates in the Kedrovaya River, Primorsky Region of Russia // *Open J. Ecol.* V. 4. № 2. P. 53. <https://doi.org/10.4236/oje.2014.42007>
- Berner L.M. 1951. Limnology of the Lower Missouri River // *Ecology*. V. 32. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.2307/1930968>
- Bogatov V.V., Astakhov M.V. 2011. Under-ice drift of invertebrates in the piedmont part of Kedrovaya River (Primorskii Krai) // *Inland Water Biol.* V. 4. № 1. P. 56. <https://doi.org/10.1134/S1995082911010032>
- Gorovaya E.A. 2022. Dynamics of the mayfly community structure (Insecta, Ephemeroptera) of a small salmon river in South Primorye // *Inland Water Biol.* V. 15. № 6. P. 891. <https://doi.org/10.1134/S1995082922060062>
- Campbell R.N.B. 1985. Comparison of the drift of live and dead Baetis nymphs in a weakening water current // *Hydrobiologia*. V. 126. P. 229. <https://doi.org/10.1007/BF00007500>
- Clifford H.F. 1972. A years' study of the drifting organisms in a brown-water stream of Alberta, Canada // *Can. J. Zool.* V. 50. № 7. P. 975. <https://doi.org/10.1139/z72-130>
- Copp G.H., Faulkner H., Doherty S. et al. 2002. Diel drift behaviour of fish eggs and larvae, in particular barbel, *Barbus barbus* (L.), in an English chalk stream // *Fish. Manag. Ecol.* V. 9. Iss. 2. P. 95. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2002.00286.x>
- Crisp D.T., Gledhill T. 1970. A quantitative description of the recovery of the bottom fauna in a muddy reach of a mill stream in southern England after draining and dredging // *Arch. Hydrobiol.* Bd 67. H. 4. S. 502.
- D'Amours J., Thibodeau S., Fortin R. 2001. Comparison of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*), Stizostedion spp., Catostomus spp., Moxostoma spp., quillback (*Carpiodes cyprinus*), and mooneye (*Hiodon tergisus*) larval drift in Des Prairies River, Quebec // *Can. J. Zool.* V. 79. № 8. P. 1472. <https://doi.org/10.1139/z01-095>
- Douglas P.L., Forrester G.E., Cooper S.D. 1994. Effects of trout on the diel periodicity of drifting in baetid mayflies // *Oecologia*. V. 98. P. 48. <https://doi.org/10.1007/BF00326089>
- Downes B.J. 2010. Back to the future: little-used tools and principles of scientific inference can help disentangle effects of multiple stressors on freshwater ecosystems // *Freshwater Biol.* V. 55. P. 60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02377.x>
- Downes B.J., Lancaster J. 2010. Does dispersal control population densities in advection-dominated systems? A fresh look at critical assumptions and a direct test // *J. Anim. Ecol.* V. 79. Iss. 1. P. 235. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01620.x>
- Elliott J.M. 1971. The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake District stream // *Oecologia*. V. 6. P. 350. <https://doi.org/10.1007/BF00389109>
- Fenoglio S., Bo T., Gallina G., Cucco M. 2004. Vertical distribution in the water column of drifting stream macroinvertebrates // *J. Freshwater Ecol.* V. 19. № 3. P. 485. <https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664923>
- Flecker A.S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams // *Ecology*. V. 73. Iss. 2. P. 438. <https://doi.org/10.2307/1940751>
- Fraser N.H.C., Metcalfe N.B., Thorpe J.E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon // *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* V. 252. P. 135. <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0057>
- Gisbert E., Williot P. 1997. Larval behavior and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production // *Aquaculture*. V. 156. Iss. 1–2. P. 63. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00086-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00086-0)
- Heggenes J., Alfrendsen K., Bustos A.A. et al. 2018. Be cool: A review of hydro-physical changes and fish responses in winter in hydropower-regulated northern streams // *Environ. Biol. Fish.* V. 101. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0677-z>
- Koprikov A.R., Bogdanov V.D. 2019. Burbot (*Lota lota* L., 1758) larval distribution in the streamflow during long downstream migration // *Russ. J. Ecol.* V. 50. № 5. P. 482. <https://doi.org/10.1134/S1067413619050060>
- Madsen B.L. 1969. Reactions of *Brachyptera risi* (Morton) (Plecoptera) nymphs to water current // *Oikos*. V. 20. № 1. P. 95. <https://doi.org/10.2307/3543748>
- Malmqvist B. 1988. Downstream drift in madeiran levadas: tests of hypotheses relating to the influence of predators on the drift of insects // *Aquat. Insects*. V. 10. Iss. 3. P. 141. <https://doi.org/10.1080/01650428809361323>
- Matter W.J., Hopwood A.J. 1980. Vertical distribution of invertebrate drift in a large river // *Limnol., Oceanogr.* V. 25. № 6. P. 1117. <https://doi.org/10.4319/LO.1980.25.6.1117>
- McLay C.L. 1968. A study of drift in the Kakanui River, New Zealand // *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* V. 19. № 2. P. 139. <https://doi.org/10.1071/MF9680139>
- McLay C.L. 1970. A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream // *J. Fish Res. Board Can.* V. 27. № 2. P. 359. <https://doi.org/10.1139/f70-041>

- McNair J.N., Newbold J.D., Hart D.D. 1997. Turbulent transport of suspended particles and dispersing benthic organisms: how long to hit bottom? // *J. Theor. Biol.* V. 188. Iss. 1. P. 29.
<https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0453>
- Müller-Haackel A., Marvanová L. 1979. Periodicity of aquatic hyphomycetes in the subarctic // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* V. 73. Iss. 1. P. 109.
[https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(79\)80080-7](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(79)80080-7)
- Naman S.M., Rosenfeld J.S., Richardson J.S. 2016. Causes and consequences of invertebrate drift in running waters: from individuals to populations and trophic fluxes // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 73. P. 1292.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0363>
- Oldmeadow D.F., Lancaster J., Rice S.P. 2010. Drift and settlement of stream insects in a complex hydraulic environment // *Freshwater Biol.* V. 55. Iss. 5. P. 1020.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02338.x>
- Statzner B., Gore J.A., Resh V.H. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 7. № 4. P. 307.
<https://doi.org/10.2307/1467296>
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 8. № 1. P. 36.
<https://doi.org/10.2307/1467400>
- Valdimarsson S.K., Metcalfe N.B. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? // *J. Fish Biol.* V. 52. Iss. 1. P. 42.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01551.x>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130.
<https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Weissenberger J., Spatz H.-Ch., Emanns A., Schwoerbel J. 1991. Measurement of lift and drag forces in the mN range experienced by benthic arthropods at flow velocities below 1.2 m s^{-1} // *Freshwater Biol.* V. 25. Iss. 1. P. 21.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb00469.x>

Winter Dynamics of Drifting Invertebrates' Vertical Distribution in a Small Salmon River

M. V. Astakhov*

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

*e-mail: mvastakhov@mail.ru

The composition of the winter synton of a small salmon river was dominated by mayfly larvae (Ephemeroptera), dipteran larvae (Diptera), and adult water mites (Hydracarina). The presence of a significant linear dependence of the number of drifters entering the nets on the volume of water filtered by the nets has not been proven, so we used not the synton density (ind./m^3), but the data of actual catches. The vertical distribution of drifting invertebrates of different taxonomic affiliation had its own characteristics. Under conditions of good illumination of the water column, the drift intensity of invertebrates increased in the daytime. This fact is probably indirectly related to the low water temperature, which limits the swimming ability of drift-feeding fish, which because of this become more vulnerable to fish-feeding warm-blooded predators, and therefore in winter during daylight hours lead a predominantly inactive and secretive way of life. In December, most daytime drifters migrated near the surface of the water column, and in January, on the contrary, near the bottom. The latter may be due to the overwhelming effect of lower daytime air temperatures, since until mid-February the riverbed was not completely covered with ice. After a heavy February snowfall, the upper layers of the river flow turned out to be isolated from the effect of air temperature, and the level of illumination of the water column during the day began to correspond to the period of late twilight. As a result, fish became less accessible to warm-blooded semiaquatic predators, the intensity of invertebrate drift in the daylight hours decreased sharply, and the distribution of drifters throughout the water column vertical became fairly uniform.

Keywords: invertebrate drift, juvenile salmonids, spatial distribution, winter period