

УДК 574.55

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕНТОСА, ДРИФТА И ОБИЛИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ В ВОДОТОКАХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА, ОТНОСЯЩИХСЯ К БАССЕЙНУ Р. КИХЧИК (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

В. В. Чебанова (ВНИРО), А. В. Улатов, В. Н. Леман (ВНИРО)



В работе приведены данные по составу бентофауны водотоков трех типов, широко распространенных в бассейнах западнокамчатских рек, показана ведущая роль амфибиотических насекомых в формировании донного населения и представлены сведения о количественной структуре их сообществ. Несмотря на то, что сравниваемые водотоки находятся в одном районе и основу их бентофауны составляют общие виды донных беспозвоночных, структура и, соответственно, количественные характеристики бентоса в них различны и определяются типом водотока. В предгорной реке с быстрым течением, благодаря биотопическому разнообразию, обитает большее количество видов беспозвоночных и их обилие выше, чем в притоках — небольших предгорных и тундровых ручьях. Кроме того, судя по биомассе, в предгорной реке, особенно на перекате, продуктивность донного населения значительно выше, чем в предгорном и, тем более, в тундровом ручьях. Структура дрифта на обследованных перекатах отражает структуру донных сообществ, а обилие — их продуктивность. Распределение молоди лососей в водотоках разного типа зависит от их кормности; в летние месяцы плотность молоди в предгорной реке выше, чем в притоковой системе.

V. V. Chebanova (VNIRO), A. V. Ulatov, V. N. Leman (VNIRO). Comparative characteristics of benthos, drift and juvenile Pacific Salmon abundance in the streams of various types within the basin of the Kikhchik River (West Kamchatka) // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 122–130.

Data on the composition of benthofauna by three usual in the basins of the rivers in Kamchatka types of streams have been represented; dominant role of amphibiotic insects in forming of the bottom communities and the data on the quantitative structure of these communities have been demonstrated. Despite the fact that the streams compared were situated within the same area, and the basis of their benthofauna consisted of mutual invertebrate species, the structure, and hence, quantitative characteristics of benthos were different and determined by type of stream. The fast-current foothill river on the reason of its biotopic variations gets inhabited with a number of invertebrates, and the invertebrates are more abundant being compared to that in the tributaries - small foothill and tundra streams. Moreover, production of bottom communities in the foothills river, especially in the plots of shallows, if to estimate from the biomass, has been much higher, being compared to that in the foothills or tundra stream. Structure of drift in the shallows reflects the structure of bottom communities, the abundance — their production. Juvenile salmon distribution within the streams of various types depends on the forage carrying capacity of each stream; in summer juvenile density in the foothills river is higher being compared to that in the tributary system.

Назревшая необходимость организации широкомасштабного экологического мониторинга состояния лососевых рек Дальнего Востока требует интенсивного изучения структуры донных сообществ и их бентофауны в водотоках разного типа и систематизации накопленных сведений. Идея типизации лососевых рек возникла давно. Первая классификация рек бассейна Амура по кормности приведена в монографии Леванидова (1969). На Камчатке предварительную характеристику водотоков различных типов в части количественного развития их бентофауны осуществили Леванидова и Кохменко (1970), позже была предпринята попытка сравнить горные, равнинные и тундровые реки по обилию дрифта (Чебанова, 2002). Однако для прогнозирования изменений экосистем лососевых рек в условиях возрастающей антропогенной нагрузки требуется создание их комплексной классификации на основе эколого-фаунистических и структурных характеристик сообществ донных беспозвоночных модельных водотоков. Такой подход возможен благодаря сходству качественной и количественной структуры бентофауны рек определенного типа и ее стабильности на протяжении

длительного времени (Леванидов, 1969; Тиунова, 2003а).

Принимая во внимание слабую изученность структурных и функциональных характеристик бентофауны камчатских рек различного типа, в статье приводится сравнительная характеристика бентоса, дрифта, а также распределения молоди лососевых в предгорной реке, предгорном и тундровом ручьях, принадлежащих бассейну р. Кихчик.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во второй декаде июля 2003 г. были обследованы три водотока различного типа — предгорная река и предгорный ручей в средней части и тундровый ручей в нижней части бассейна р. Кихчик. В районе проведения работ ландшафт переходный, от отрогов Срединного хребта к заболоченной Западно-Камчатской низменности. Река Правый Кихчик (длина ~100 км) в среднем течении и руч. Ольховый (11 км) протекают по пологой увалистой равнине, на которой березовый лес перемежается сухими тундрами и высокотравными лугами. По бе-

Таблица 1. Основные характеристики водотоков в месте сбора гидробиологических проб

Показатели	Река Правый Кихчик		Ручей Ольховый		Ручей Тундровый	
	перекат	плес	перекат	плес	перекат	плес
Ширина русла, м	12,0	14,0	4,5	5,0	6,0	7,0
Максимальная глубина, м	0,3	0,6	0,1	0,4	0,1	0,2
Скорость течения, м/с	1,6	0,4	0,4	0,1	0,4	0,15
Расход, м ³ /с	7,87	—	0,46	—	0,42	—
Среднесуточная t воды, °С	12,8	—	10,9	—	12,0	—
Грунт	крупная галька	галечник с песком	гравийно-галечный	крупная галька	гравийно-галечный	галька с песком
Водорослевые обрастания	обильные	редкие	обильные	редкие	обильные	редкие
Листовой опад	—	—	+	+	—	+

регам водотоков тянутся заросли ольхи и чозении. Ручей Тундровый (~ 20 км) течет по низменности с верховыми болотами, редкими колками ольхово-ивового леса и высокоотравными пойменными лугами. Вода в ручье светло-коричневая, грунт на дне покрыт темно-коричневым налетом.

Работы выполнены в двух небольших протоках среднего течения р. Правый Кихчик, в среднем течении руч. Ольховый и в приустьевом участке руч. Тундровый на высоте 136 м, 250 м и 49 м над уровнем моря, соответственно. Бентосные съемки в речной протоке с быстрым течением и в притоках проводили на визуально выбранных участках «перекат–плес», чтобы по возможности охватить разнообразие условий обитания донных беспозвоночных на данном отрезке русла (табл. 1). Дрейф облавливали на перекатах чуть ниже по течению от станций сбора бентоса. Молодь лососей учитывали на всем протяжении обследованных участков реки и притоков.

Сбор и камеральная обработка количественных проб бентоса были выполнены по принятым на Дальнем Востоке методикам (Тиунова, 2003б). При проведении суточных серий обловы дрефта проводили каждые 3 часа сачком (газ № 36) с входным отверстием 0,1×0,2 м и длиной мешка 1,5 м. Сачок устанавливали последовательно на трех станциях по поперечному профилю реки — у берегов и в центре, в р. Правый Кихчик на двух горизонтах — у поверхности и у дна, в мелких ручьях — на одном. В зависимости от скорости течения время экспозиции на каждой станции составляло 30–60 с. Одновременно измеряли скорость течения и температуру воды. Полученные количественные данные усредняли и пересчитывали на единицу объема (1 м³) с учетом коэффициента фильтрации сачка. Молодь облавливали вдоль участков «перекат–плес» мальковым неводом (длина 10 м, высота 1,5 м, ячея 3–4 мм), «луком» (мешок с кутовой частью 1,5 м из узловой дели с ячеей 5–8 мм) и, редко, сачком из мельничного газа № 15 с диаметром входного отверстия 1 м и длиной мешка 1 м. Сравнение донного населения рассматриваемых водотоков проводили только по амфибиотическим насекомым, поскольку все они определены до вида или группы видов. При этом использовали коэффициенты общности видового состава Сёренсена (Sørensen, 1948) и общности удельного обилия Шорыгина (Вайнштейн, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обследованных биотопах сравнимых водотоков обнаружено 74 таксона амфибиотических насекомых (табл. 2), водяные клещи, олигохеты, мелкие свободноживущие нематоды и пиявки, систематическую принадлежность которых не определяли, а также реликтовый бокоплав *Pseudocrangonyx camtschaticus* Birst. Сообщества амфибиотических насекомых составляют основу донного населения во всех трех сравниваемых водотоках (в среднем 97% численности и 98% биомассы беспозвоночных), однако по видовому составу они заметно различаются. В быстрой предгорной реке, характеризующейся максимальным биотопическим разнообразием, обнаружено 58, в небольшом предгорном ручье — 49, в тундровом ручье с коричневой водой — всего 35 таксонов. Наиболее близки по видовому составу сообщества предгорных водотоков (коэф. Сёренсена 0,71), наименее — предгорной реки и тундрового ручья (коэф. Сёренсена 0,54). Сообщество амфибиотических насекомых, обитающее в небольшом предгорном ручье с умеренным течением, занимает промежуточное положение, хотя и его сходство с населением тундрового ручья также невелико (коэф. Сёренсена 0,61). Еще нагляднее водотоки рассматриваемых трех типов различаются по обилию и структуре бентоса и дрефта.

Б е н т о с. Донное население предгорной реки с быстрым течением отличается не только видовым разнообразием, но и количественным обилием — на участке «перекат–плес» его численность и биомасса в июле составляли в среднем 34600 экз./м² и 17,24 г/м². По структуре бентоса рассматриваемый участок реки, особенно перекат, сходен с горными водотоками, наряду с хирономидами существенную роль в формировании общей численности и биомассы донного населения играют поденки (табл. 3). Условия обитания на выбранных перекате и плесе существенно различаются, крупная галька с обильными обрастаниями сменяется галечником с песком, средняя скорость течения падает с 1,6 до 0,4 м/с. Бентос на перекате разнообразнее (50 таксонов амфибиотических насекомых), его численность 51100 экз./м² и биомасса 25,62 г/м² значительно выше, чем на плесе (36 таксонов, 18100 экз./м² и 8,85 г/м²). Кроме того, сообщества амфибиотических насекомых, составляющих основу бентоса переката и плеса, различаются по

Таблица 2. Состав и распределение амфибиотических насекомых в водотоках различного типа в бассейне р. Кихчик (1—перекат, 2—плес; *—< 100; **—< 1000; ***—< 5000; ****—< 10000; +—около 15000 экз./м²)

Таксоны	Река Правый Кихчик		Ручей Ольховый		Ручей Тундровый	
	1	2	1	2	1	2
Ephemeroptera						
Ameletidae						
<i>Ameletus montanus</i> Imanishi	—	*	—	*	*	—
Baetidae						
<i>Acentrella sibiricus</i> (Kazl.)	****	**	*	*	—	—
<i>Baetis pseudothermicus</i> Kluge.	**	*	—	—	—	—
<i>Baetis</i> sp.	*	—	*	—	**	—
Heptageniidae						
<i>Cinygmula cava</i> (Ulmer)	****	***	**	*	*	—
<i>Iron maculatus</i> (Tshern.)	*	—	*	—	—	—
Ephemerellidae						
<i>Ephemerella aurivillii</i> Bgtss.	**	—	**	—	*	*
<i>Drunella triacantha</i> (Tshern.)	**	—	*	—	—	—
<i>Ephemerella mucronata</i> Bgtss.	*	*	—	—	—	—
Plecoptera						
Perlodidae						
<i>Pictetiella asiatica</i> Zwick et Levan.	**	*	*	—	*	—
Cloroperlidae						
<i>Suwallia</i> sp.	**	**	**	**	**	**
<i>Paraperla lepnevae</i> Zhiltz.	*	—	*	*	—	—
<i>Triznaka diversa</i> (Frison)	—	—	—	—	*	—
Capniidae juv.						
—	—	*	—	—	—	—
Trichoptera						
Glossomatidae						
<i>Agapetus inaequispinosus</i> Schmid	—	—	—	—	*	—
Brachycentridae						
<i>Brachycentrus americanus</i> Banks	**	*	***	*	*	—
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	*	—	—	—
Apataniidae						
<i>Apatania crymophila</i> McL.	*	—	—	—	*	—
Limnephilidae						
<i>Onocosmoecus unicolor</i> (Banks)	*	—	*	*	—	*
<i>Hydatophylax nigrovittatus</i> McL.	—	—	—	—	—	**
Diptera						
Tipulidae						
<i>Arctotipula</i> sp.	—	*	—	—	—	—
Limoniidae						
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schum.)	**	**	**	*	—	—
Blephariceridae						
<i>Agathon decorilarva</i> (Brodskij)	*	—	*	—	—	—
Psychodidae indet.						
—	—	—	—	*	—	—
Simuliidae						
<i>Helodon buturlini</i> (Rubzov)	**	—	*	—	—	—
<i>Archesimulium tumulosum</i> (Rubzov)	*	—	*	*	*	—
<i>Cnetha silvestris</i> (Rubzov)	*	—	*	—	*	—
<i>Metacnephia</i> sp.	*	—	—	—	—	—
<i>Gymnopais frontatus</i> Yankovsky	*	—	—	—	—	—
<i>Simulium rubtzovi</i> Smart	—	—	—	—	*	—
Ceratopogonidae						
<i>Palpomyia</i> gr. <i>flavipes</i>	*	—	—	—	—	—
<i>Alluaudomyia</i> sp.	—	—	—	—	—	*
Empididae						
<i>Chelifera</i> sp.	—	*	—	—	*	*

Окончание таблицы 2.

Таксоны	Река Правый Киччик		Ручей Ольховый		Ручей Тундровый	
	1	2	1	2	1	2
Chironomidae						
Tanypodinae						
<i>Pentaneurella</i> sp.	*	—	*	—	—	**
<i>Rheopelopia ornata</i> (Meig.)	*	—	*	*	*	**
Diamesinae						
<i>Pagastia orientalis</i> (Tshern.)	***	**	**	**	**	*
<i>Sympotthastia repentina</i> Makarchenco	*	**	*	—	—	—
<i>Diamesa insignipes</i> Kieff.	*	*	—	—	—	—
<i>Diamesa davisi</i> Edw.	*	—	—	—	—	—
<i>Potthastia gaedii</i> (Meig.)	—	*	—	—	**	**
Orthoclaadiinae						
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>clavicornis</i>	***	***	***	****	*	—
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>claripennis</i>	***	**	**	—	*	—
<i>Orthocladus</i> gr. <i>oliveri</i>	***	**	—	—	—	—
<i>Orthocladus</i> (E.) <i>saxosus</i> (Tokunaga)	***	**	—	—	—	—
<i>Paratrilocladus</i> sp.	***	*	**	**	—	—
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>gracei</i>	***	*	*	—	—	—
<i>Orthocladus</i> (E.) <i>rivulorum</i> Kieff.	***	*	—	—	*	—
<i>Rheosmittia</i> sp.	**	***	—	—	—	—
<i>Orthocladus</i> gr. <i>clarki</i>	**	**	**	*	*	—
<i>Tvetenia</i> gr. <i>bavarica</i>	**	**	**	*	—	—
<i>Orthoclaadiinae</i> g? l. <i>tridentifer</i> Linev.	**	*	*	—	—	—
<i>Cricotopus festivellus</i> Kieff.	**	*	—	**	**	*
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>brehmi</i>	**	—	—	—	—	—
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>acuticornis</i>	**	—	—	—	—	—
<i>Stilocladus</i> sp.	*	**	***	****	*	**
<i>Oliveridia</i> sp.	*	**	—	—	—	—
<i>Rheocricotopus</i> (R.) <i>effusus</i> (Walk.)	*	—	***	**	—	—
<i>Corynoneura</i> gr. <i>scutellata</i>	*	—	*	***	*	**
<i>Nanocladus</i> gr. <i>parvulus</i>	*	—	*	*	*	—
<i>Cricotopus</i> gr. <i>intersectus</i>	—	**	*	**	—	—
<i>Krenosmittia camptophleps</i> Edw.	—	**	—	—	—	—
<i>Parametriocnemus borealpinus</i> Gouin	—	—	*	*	—	—
<i>Heterotrissocladus</i> gr. <i>subpilosus</i>	—	—	*	*	—	—
<i>Symposiocladus lignicola</i> (Kieff.)	—	—	*	*	—	—
<i>Heterotrissocladus</i> gr. <i>marcidus</i>	—	—	*	—	—	—
<i>Tvetenia</i> gr. <i>discoloripes</i>	—	—	*	—	—	—
<i>Parorthocladus</i> sp.	—	—	—	*	—	—
<i>Cricotopus</i> gr. <i>tremulus</i> sp. 3	—	—	—	*	**	**
<i>Limnophyes</i> sp.	—	—	—	—	*	—
Chironominae						
<i>Micropsectra</i> gr. <i>praecox</i>	***	**	+	****	**	***
<i>Rheotanytarsus</i> gr. <i>exiguus</i>	*	**	**	**	**	**
<i>Polypedilum</i> gr. <i>convictum</i>	*	**	—	—	—	—
<i>Polypedilum pedestre</i> (Meig.)	—	*	—	*	—	—
<i>Stempellina</i> sp.	—	—	—	**	*	*
<i>Neozavrelia</i> sp.	—	—	—	*	—	*

структуре — коэффициент общности удельного обилия составил всего 39%. На обследованном перекате массовыми видами были поденки *Cinygmula cava* и *Acentrella sibiricus*, обеспечившие 19 и 12% общей численности донных беспозвоночных, соответственно. Значительную роль в формировании численности бентоса играли также хирономиды *Micropsectra* gr. *praecox* (8%), *Thienemanniella* gr. *clavicornis* (7%),

Pagastia orientalis (6%), *Orthocladus* gr. *oliveri* (6%), *Eukiefferiella* gr. *claripennis* (5%) и *Orthocladus* (E.) *rivulorum* (5%). Высокую биомассу бентоса на перекате обеспечили *C. cava* (13%), *O. gr. oliveri* (11%), *O. (E.) rivulorum* (7%), а также немногочисленные, но крупные веснянки *Pictetiella asiatica* (11%) и поденки *Drunella triacantha* (6%), *Baetis pseudothermicus* (6%). На плесе массовыми

Таблица 3. Структура численности и биомассы бентоса на перекатах (1) и плесах (2) в водотоках различного типа

Таксоны	Река Правый Кихчик		Ручей Ольховый		Ручей Тундровый	
	1	2	1	2	1	2
Доля в формировании общей численности, %						
Хиროномиды	58,8	77,9	81,9	93,5	69,5	81,7
Прочие двукрылые	0,8	1,2	1,0	0,2	2,9	0,8
Поденки	34,5	14,6	6,9	2,1	7,2	1,2
Веснянки	2,0	2,9	3,1	1,4	14,3	7,5
Ручейники	0,9	0,5	4,1	0,5	2,2	5,2
Водяные клещи	1,6	1,4	2,3	2,3	1,8	2,8
Олигохеты	1,0	1,5	0,7	—	1,8	0,8
Нематоды	0,3	—	—	—	0,3	—
Бокоплавы	0,1	—	—	—	—	—
Доля в формировании общей биомассы, %						
Хиროномиды	39,6	26,1	29,8	29,6	17,1	16,8
Прочие двукрылые	1,3	38,6	5,3	0,6	1,9	0,8
Поденки	35,5	13,4	33,0	4,3	11,6	10,3
Веснянки	14,9	20,8	14,9	12,1	59,7	31,1
Ручейники	7,7	0,3	15,5	49,7	6,1	37,4
Водяные клещи	0,6	0,6	1,2	3,7	1,4	1,0
Олигохеты	0,2	0,2	0,3	—	1,9	2,6
Нематоды	0,1	—	—	—	0,3	—
Бокоплавы	—*	—	—	—	—	—

Примечание. (—*) — доля < 0,1%

были мелкие хируномиды *Rheosmittia* sp. (23%) и *T. gr. clavicornis* (19%), относительно многочисленными — поденка *C. cava* (10%) и хируномида *Sympotthastia repentina* (5%). Абсолютное преобладание на плесе мелких видов хируномид и молоди поденок обусловило низкую биомассу бентоса, причем половину ее обеспечили единичные крупные личинки типулиды *Arctotipula* sp. (35%) и веснянки *P. asiatica* (16%).

В небольшом предгорном ручье с умеренным течением обследованный участок «перекат–плес» представляет собой, по существу, единообразный по морфологии дна, составу грунта и скорости течения биотоп (табл. 1) на обширном мелководном перекате. Выбранная станция «перекат» отличается только обилием водорослевых обрастаний. Единообразие биотопа определяет единообразие населения на станциях, которые лишь условно будем называть «перекатом» и «плесом». Так, на «перекате» было обнаружено 40 таксонов амфибиотических насекомых, общая численность и биомасса бентоса составляли 34600 экз./м² и 10,30 г/м², на «плесе» — 32 таксона, численность и биомасса бентоса — 35000 экз./м² и 7,27 г/м², соответственно. Единообразие донного населения на обследованном участке ручья подтверждается также сходством структуры сообщества амфибиотических насекомых (коэффициент общности удельного обилия 63%) и одинаковым составом массовых видов на обеих станциях. Личинки хируномид *M. gr. praecox*, *T. gr. clavicornis* и *Stilocladius* sp. на «перекате» составляли 42, 10 и 9%, на «плесе» — 27, 21 и 14% общей численности беспозвоночных, соответственно. Только *Corynoneura gr. scutellata* явно предпочитала слабое течение (0,1 м/с) — на «плесе» ее личинки составляли 12%, а на «перекате» — 0,24% донного населения. Несмотря на количественное преобладание, хируно-

миды обеспечивали всего 30% общей биомассы бентоса. Основную роль в её формировании в небольших ручьях обычно играют немногочисленные, но крупные поденки, веснянки и ручейники. В руч. Ольховый на участке умеренного течения доли зрелых поденок *C. cava*, *Ephemerella aurivillii*, *Iron maculatus*, веснянок *Suwallia* sp., *P. asiatica* и молоди ручейника *Brachycentrus americanus* по массе составили 17, 9, 5, 7, 5 и 6%, соответственно. На «плесе» более половины биомассы бентоса обеспечили зрелые личинки ручейника *Onocosmoecus unicolor* (49%) и веснянки *Suwallia* sp. (8%). Абсолютное количественное преобладание мелких хируномид на дне обследованного участка определило высокую численность и низкую биомассу бентоса в предгорном ручье — в среднем 34900 экз./м² и 8,79 г/м².

В руч. Тундровый, протекающем по заболоченной низменности, обследованный отрезок русла также представляет собой единообразный биотоп. На умеренном течении 0,4 м/с было обнаружено 27 таксонов амфибиотических насекомых, количественные показатели бентоса составляли 4600 экз./м² и 4,43 г/м², на слабом (0,15 м/с) — 21 таксон, 4200 экз./м² и 5,24 г/м², соответственно. Поскольку большинство видов донных беспозвоночных встречались единично и присутствие их на той или иной станции было случайным, коэффициент общности удельного обилия амфибиотических насекомых на сравниваемых «перекате» и «плесе» невелик — 49%. Тем не менее донное население на этих участках русла следует рассматривать как единое сообщество со средней численностью 4400 экз./м² и биомассой 4,43 г/м². Отличительной его особенностью было относительно обилие веснянки *Suwallia* sp. и крупной хируномиды *Potthastia gaedii*, представленных в середине июля личинками старшего возраста. Следует отметить

также, что в отличие от горных и предгорных водотоков, где из олигохет встречаются только мелкие энхирейды и крупный реликтовый вид *Phreoryctes gordioides* (Hartm.), в ручье с коричневой водой обитали мелкие тубифициды и *Lumbriculus variegatus* (Muller). В нижнем течении руч. Тундровый доля хирономид в бентосе достигала в среднем 76%, при этом их биомасса составляла всего 17% от общей. Относительно многочисленны были только *M. gr. praecox*, *P. gaedii*, *Cricotopus gr. tremulus* sp. 3 и *Cricotopus festivellus*. Веснянки *Suwallia* sp., очевидно, предпочитали крупную гальку на умеренном течении; на «перекате» они обеспечили 12% численности и 59% биомассы бентоса, на «плесе» — 7 и 31%, соответственно. Кроме *Suwallia* sp. относительно крупными были поденки *Ameletus montanus* и *E. aurivillii*, а также личинки ручейников *O. unicolor* и *Hydatophylax nigrovittatus* младших возрастов, встречавшиеся единично, но обеспечившие в сумме 28% биомассы донных беспозвоночных.

Д р и ф т. В р. Правый Кихчик из 50 таксонов амфибиотических насекомых, обнаруженных на обследованном перекате, в дрефте принимали участие 46, а также водяные клещи, мелкие нематоды и пиявки. Кроме того, в поверхностном слое потока встречались воздушные и наземные насекомые, упавшие в воду случайно. По количеству видов среди мигрантов, как и на дне, доминировали двукрылые — 28 видов хирономид, 4 вида мошек, молодь типулиды *Arctotipula* sp., лимониды *Dicranota bimaculata* и зрелые личинки блефаридеры *Agathon decorilarva*. Обитающие на перекате поденки участвовали в дрефте почти в полном составе, за исключением *I. maculatus* и *Baetis* sp. Веснянки в толще воды были представлены разновозрастными личинками *Suwallia* sp. и молодью *P. asiatica*, ручейники — единичными зрелыми личинками *O. unicolor* и молодью *B. americanus*.

Доминирующую роль в формировании количественных показателей дрефта играли хирономиды и поденки; первые составляли 63% численности и 32% биомассы мигрировавших беспозвоночных, вторые — 18 и 24%, соответственно. Следует отметить, что доля этих двух групп амфибиотических насекомых в толще воды отражала их долю в бентосе переката. В период проведения суточной серии массовыми мигрантами были хирономиды *M. gr. praecox*, *Orthocladus saxosus* и поденка *C. cava* (14, 13 и 11% мигрантов), многочисленными — хирономиды *Orthocladus rivulorum*, *Orthocladus gr. oliveri*, *Cricotopus gr. intersectus*, *Rheosmittia* sp., поденки *A. sibiricus* и мошки *Archsimulium tumulosum* (по 3–4%), прочие виды донных беспозвоночных встречались в толще воды единично. Структура биомассы дрефта еще в большей степени, чем структура биомассы бентоса, зависит не только от численности мигрантов, но и от их размерно-возрастного состава. Так, мигрировавшая в массе молодь хирономиды *M. gr. praecox* обеспечила 3%, многочисленные зрелые мошки — 13%, а единственная встретившаяся во время проведения суточной серии зрелая личинка крупного ручейника *O. unicolor* — 15% общей биомассы дрефта.

Плотность и биомасса дрефта в р. Правый Кихчик в поверхностном слое потока в среднем за сутки составили 26,62 экз./м³ и 13,18 мг/м³, в придонном — 18,46 экз./м³ и 17,51 мг/м³, в пересчете на всю толщу воды — 22,54 экз./м³ и 15,35 мг/м³. Несоответствие плотности и биомассы дрефта у поверхности и у дна связаны с особенностями состава мигрантов в этих слоях потока; у поверхности было больше ранней молоди амфибиотических насекомых, в придонном слое чаще встречались крупные организмы. Среднесуточные величины плотности и биомассы являются общей характеристикой дрефта, используемой для сравнения этого явления в разных водотоках. Однако данные показатели не отражают реальную картину дрефта донных беспозвоночных, поскольку их активные миграции, являясь эндогенной поведенческой реакцией, характеризуются суточной периодичностью. Это означает, что в течение суток молодь лососевых обеспечена легкодоступным в толще воды кормом неравномерно. Наиболее распространенной является модель поведения с ночным пиком миграционной активности, т. е. быстрый подъем личинок в толщу воды с наступлением темноты и возврат на дно на рассвете; дневной тип активности описан для немногих донных беспозвоночных, в частности для некоторых видов хирономид (Леванидова, 1982; Чебанова, 1984; Богатов, 1994; Hynes, 1975; Dorgello, 1977; Corcum, 1978).

Дрейфт в р. Правый Кихчик характеризовался выраженной суточной динамикой с ночным максимумом; его плотность в темное время суток колебалась в пределах 32–74 экз./м³, а днем не превышала 17 экз./м³. Следует также отметить, что несмотря на небольшую глубину потока — не более 60 см, разница в освещенности его верхней и нижней части все же есть, поэтому продолжительность массовых активных миграций у дна дольше, чем у поверхности (рис. 1).

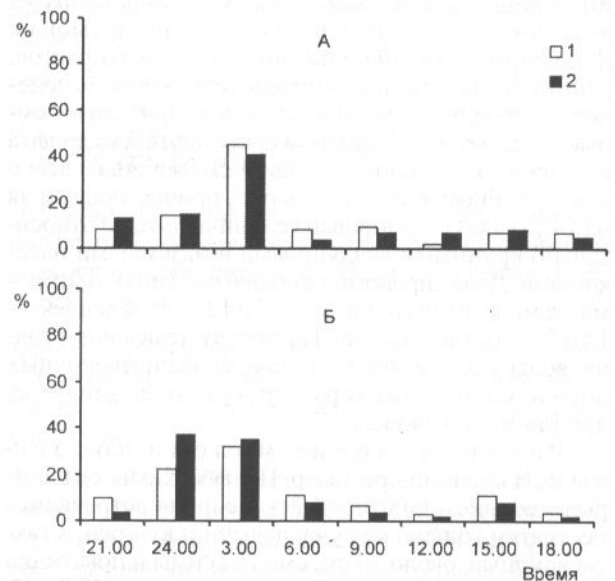


Рис. 1. Суточная динамика дрефта в протоке р. Правый Кихчик: А — у поверхности, Б — у дна (1 — % от общего числа, 2 — % от общей массы беспозвоночных, мигрировавших в течение суток)

В предгорном ручье в толще воды встречались преимущественно молодь амфибиотических насекомых (12 видов хирономид, 2 вида мошек, поденки *Baetis* sp., *C. cava*, и *E. aurivillii*, веснянки *Suwallia* sp. и *P. asiatica*, ручейник *B. americanus*), водяные клещи, воздушные и наземные насекомые. Основу дрефта составляли хирономиды; они присутствовали в толще воды постоянно и обеспечили 65% численности и 34% биомассы мигрантов. Из них массовыми, как и на дне, были *Stilocladius* sp. и *M. gr. praecox* — 15 и 12% численности мигрантов, соответственно. Вторыми по значению были водяные клещи; они встречались практически постоянно и составили 15% численности и 10% биомассы дрефта. Мошки и веснянки мигрировали только ночью, их было мало, но благодаря зрелым личинкам *Helodon buturlini* и *Suwallia* sp. они обеспечили 18 и 15% общей биомассы дрефта. Поскольку во время проведения суточной серии в предгорном ручье мигрировала преимущественно ранняя молодь амфибиотических насекомых, количественные показатели дрефта были незначительны, а суточная динамика выражена слабее, чем в предгорной реке. Плотность и биомасса дрефта в руч. Ольховый в среднем за сутки составили 6,29 экз./м³ и 3,09 мг/м³, при этом в темное время суток они были заметно выше (в среднем 11 экз./м³ и 4,30 мг/м³), чем в светлое (4,6 экз./м³ и 2,69 мг/м³). Без учета воздушных и наземных насекомых, падающих в воду случайно, плотность и особенно биомасса дрефта в дневные часы были еще ниже — 4 экз./м³ и 1,43 мг/м³. Особенностью предгорного ручья с умеренным течением является обилие гарпактицид. Эти представители придонного планктона появляются в толще воды только ночью; в 24.00 их количество достигало 17 экз./м³, в 3.00 — 8 экз./м³.

В протекающем по заболоченной низменности руч. Тундровый дрефт беден, как и бентос. Во время проведения суточной серии обловов в толще воды встречались единичные личинки хирономид *Rheopelopia ornata*, *Stilocladius* sp., *Nanocladius gr. parvulus*, *Rheotanytarsus gr. exiguus* и мошек *A. tumulosum*, *Simulium rubtzovi* младших возрастов, ранняя, но поддающаяся определению молодь поденок и веснянок, водяные клещи, воздушные и наземные насекомые. В среднем за сутки плотность дрефта в нижнем течении ручья составляла всего 3 экз./м³, биомасса — 2,73 мг/м³, причем последняя на 74% была сформирована единичными, но относительно крупными воздушными и наземными насекомыми. Доля хирономид в общей численности и биомассе мигрантов составляла 27 и 12%, доля мошек — 14 и 5%, соответственно. Поскольку появление в толще воды тех или иных единичных беспозвоночных носило случайный характер, суточная динамика дрефта отсутствовала.

Распределение молодежи лососе-вых. В крупной протоке р. Правый Кихчик с быстрым течением во второй декаде июля встречались пестрятки гольца, кижуча, чавычи и кунджи, а также крупные, около 10 см, смолты сима и покатники кеты. Доля этих видов в уловах составляла 52, 26, 3, 1, 11 и 7%, соответственно. Вся молодь держалась в зоне перехода переката в обширный и глубокий плес, плотность рыб в этой станции составляла 71 экз./м².

По нашим наблюдениям, в соседней небольшой протоке с умеренным течением молодь лососей встречалась и на перекатах, но максимальная плотность ее (45 экз./м²) также была в зоне слива. На этом участке количественно преобладали покатники кеты — 60% от всех пойманных рыб. Доли пестряток кижуча, чавычи, гольца и сима в уловах составляли 21, 10, 8 и 1%, соответственно.

В среднем течении предгорного руч. Ольховый в июле нагуливались сима, голец, кунджа и кижуч. Отличительной особенностью ручья является обилие сима, пестрятки этого вида составили половину выловленной молодежи. Доли гольца, кунджи и кижуча в уловах — 20, 20 и 10%, соответственно. В русле меандрирующего ручья с облесенными берегами молодь распределялась неравномерно; сима предпочитала подмытые берега в излучинах, особенно с оголившейся корневой системой деревьев; голец и кунджа — мелководья с зарослями водяного мха и нитчатых водорослей, кижуч — участки плесов, примыкающие к перекатам. Плотность молодежи на обследованном участке русла колебалась в пределах 2–30 экз./м² (средняя — 10 экз./м²).

В нижнем течении руч. Тундровый рыб очень мало — в среднем 2 экз./м². Плотность гольца и кижуча колебалась в пределах 0,5–3 экз./м²; кета, чавыча, сима, нерка и девятииглая колюшка встречались в ручье единично. В самом устье ручья плотность кижуча, кеты и девятииглой колюшки составляла, соответственно, 18, 5 и 5 экз./м². Очевидно, молодь лососей зашла в устье тихого ручья из речной протоки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обследованные нами водотоки трех типов — предгорная река с быстрым течением, предгорный и тундровый ручьи — существенно различаются по составу, структуре и количественному обилию донного населения. Основу бентофауны как в реке, так и в ручьях составляют сообщества амфибиотических насекомых (97% по численности и 98% по биомассе), однако структура их различается в соответствии с особенностями среды обитания. При сравнении донных сообществ в пределах одной и той же станции, а именно на протяженных и однородных перекатах, установлено, что в предгорной реке состав амфибиотических насекомых разнообразнее (50 таксонов), в бентосе наряду с хирономидами существенную роль играют поденки (59 и 35% общей численности, соответственно), его количественные показатели (51100 экз./м² и 25,62 г/м²) значительно выше, чем в ручьях. В предгорном ручье при сходном с рекой видовом составе (40 таксонов, коэф. Сёрнсена 0,71) численность и биомасса донного населения составили 34600 экз./м² и 10,30 г/м². В тундровом ручье с коричневой водой бентос беден качественно (27 таксонов) и количественно (4600 экз./м² и 4,43 г/м²). Низкая биомасса бентоса в обследованных ручьях объясняется не только меньшей численностью донных беспозвоночных, но и количественным преобладанием хирономид (76–88%), особенно мелких видов.

Выявленные на примере предгорной реки существенные различия населения основных русловых станций объясняются тем, что разнообразие и обилие дон-

ных беспозвоночных отрицательно коррелируют с глубиной и положительно — с увеличением скорости течения и гетерогенности субстрата (Jowett et al., 1991; Grubaugh et al., 1996; Edrahimmezhad, Harper, 1997). Так, на чистом галечном перекате со средней скоростью течения 1,6 м/с было обнаружено 50, а на прилегающем участке плеса (галка с песком, 0,4 м/с) — 36 таксонов амфибиотических насекомых, плотность бентоса в этих станциях составляла 51100 и 18100 экз./м², биомасса — 25,62 и 8,85 г/м², соответственно. На протяженных мелководных перекатах обследованных ручьев отмечена та же тенденция снижения разнообразия и обилия бентоса на участках со слабым течением и повышенным содержанием мелкофракционных осадков. Поскольку при сходном температурном режиме и видовом составе биомасса бентоса является показателем его продукции ($P = V \times P/V$), полученные данные позволяют утверждать, что литореофильное население переката не только разнообразнее, но и продуктивнее населения плеса.

Летом, когда амфибиотические насекомые совершают активные миграции в толще воды, структура дрефта отражает структуру бентоса (Чебанова, 1992, 2002; Koetsier et al., 1996), а его обилие является функцией продуктивности популяций донных беспозвоночных (Богатов, 1994; Waters, 1961). На сравниваемых участках предгорных реки и ручья состав массовых видов в толще воды и на дне был сходным, в тундровом ручье структура дрефта, как и бентоса, не выражена. Без учета воздушных и наземных беспозвоночных, падающих в воду случайно, среднесуточные показатели плотности и биомассы дрефта на перекатах этих водотоков были пропорциональны обилию бентоса и составляли 22,14, 5,98, 2,28 экз./м³ и 15,21, 2,87, 0,71 мг/м³, соответственно. Согласно классификации рек Рэдера (Rader, 1997), учитывавшего значение отдельных таксонов донных беспозвоночных в питании молоди лососевых, особенности их поведения и обилие в бентосе и дрефте, именно обитатели перекатов, многочисленные и активно мигрирующие, являются наиболее доступными и важными кормовыми объектами в лососевых водотоках.

Очевидно, что одним из основных факторов, регулирующих количество нагуливающейся молоди, является кормность водотока. В середине июля в предгорной реке молоди лососевых было больше, чем в рассматриваемых ручьях. Пространственное распределение молоди в значительной мере зависело от скорости течения: при умеренном течении территориальные пестрятки (голец, кижуч, чавыча и кунджа) держались разреженно на перекатах, покатики (кета и сима) — в зонах слива, при быстром течении — вся молодь скапливалась на границе «перекат–плес». Такое распределение молоди отражает стратегию питания донными беспозвоночными, мигрирующими в толще воды, и способствует снижению затрат энергии на удержание позиции в потоке, так как в нижних бьефах перекатов и примыкающих к ним участках плесов умеренное течение сочетается с обильным дрефтом, поступающим с перекатов (Луландин, Павлов, 1996; Erkinaro et al., 1995; Bradford, Higgins, 2001; Rosenfeld,

Boss, 2001). На границе «перекат–плес» количество молоди рыб в протоках предгорной реки колебалось от 45 до 71 экз./м², в руч. Ольховый максимальная плотность молоди не превышала 30 экз./м², в нижнем течении руч. Тундровый — 3 экз./м².

Таким образом, если рассматривать биомассу бентоса как показатель его продукции, а дрефт — как наиболее доступную для рыб часть этой продукции, то по этим показателям, а также по количеству нагуливающейся молоди сравниваемые водотоки располагаются в убывающей последовательности «предгорная река с быстрым течением — предгорный ручей с умеренным течением — тундровый ручей».

БЛАГОДАРНОСТИ

Приносим благодарность сотрудникам БПИ ДВО РАН Т.М. Тиуновой, В.А. Тесленко, Т.И. Арефиной и Е.А. Макаренко за помощь при уточнении систематической принадлежности отдельных видов поденок, веснянок, ручейников и хирономид, а также Л.А. Чубаревой (ЗИН), определившей личинок и куколок мошек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 210 с.
- Вайнштейн Б.А. 1971. Распределение пресноводных беспозвоночных в водоемах и методы оценки их обилия // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 21(24). С. 285–294.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 67. 242 с.
- Леванидова И.М. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 214 с.
- Леванидова И.М., Кохменко Л.В. 1970. Количественная характеристика бентоса текучих водоемов Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 73. С. 88–99.
- Луландин А.И., Павлов Д.С. 1996. Влияние голодания на отношение рыб к потокам с различной интенсивностью турбулентности // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 416–419.
- Тиунова Т.М. 2003а. Поденки юга Дальнего Востока (фауна, биология, функциональная экология) // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток: Ин-т биол. моря, 47 с.
- Тиунова Т.М. 2003б. Методы сбора и первичной обработки количественных проб // Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 5–13.
- Чебанова В.В. 1984. Особенности активного дрефта хирономид // Гидробиол. журн. Т. 20. Вып. 6. С. 14–20.

- Чебанова В.В. 1992. Динамика дрефта беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки) // Гидробиол. журн. Т. 28. № 4. С. 31–39.
- Чебанова В.В. 2002. Кормовая база молоди лососей в бассейнах рек Большая и Паратунка (Камчатка) // Тр. Всес. НИИ. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 229–239.
- Bradford M.J., Higgins P.S. 2001. Habitat-, season-, and size-specific variation in diel activity patterns of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 2. P. 365–374.
- Corkum L.D. 1978. Is benthic activity of stream invertebrates related to behavioural drift? // Can. J. Zool. V. 56. № 11. P. 2457–2459.
- Dorgello J. 1977. Further observations on drift in two brooks in Auvergne // Ann. Stat. biol. Besse-en-Chandesse. № 10. P. 233–249.
- Ebrahimnezhad M., Harper D.M. 1997. The biological effectiveness of artificial riffles in river rehabilitation // Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. V. 7. № 3. P. 187–197.
- Erkinaro J., Shustov Y., Niemela E. 1995. Enhanced growth and feeding rate in Atlantic salmon parr occupying a lacustrine habitat in the river Utsjoki, northern Scandinavia // J. Fish. Biol. V. 47. P. 1096–1098.
- Grubaugh J.W., Wallance J.B., Houston E.S. 1996. Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 4. P. 896–909.
- Hynes J.D. 1975. Downstream drift of invertebrates in a river in southern Ghana // Freshwater Biol. V. 5. № 6. P. 515–531.
- Jowett I.G., Richardson J., Biggs B.J.F., Hickey C.W., Quinn J.M. 1991. Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised Deleatidium spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers // N. Z. J. mar. freshwater. res. V. 25. № 2. P. 187–199.
- Koetsier P., Minshall G.W., Robinson Ch.T. 1996. Benthos and macroinvertebrate drift in six streams differing in alkalinity // Hydrobiologia. N 1. P. 41–49.
- Rader R.B. 1997. A functional classification of drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 6. P. 1211–1234.
- Rosenfeld J.S., Boss S. 2001. Fitness consequences of habitat use for juvenile cutthroat trout: energetic costs and benefits in pools and riffles // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 3. P. 585–593.
- Sorensen T.A. 1948. A method of estimating groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content // K. Danske Vidensk. Selsk. Bd. 5. P. 1–34.
- Waters T.F. 1961. Standing crop and drift of stream bottom organisms // Ecology. V. 42. № 3. P. 532–537.