

О СКАТЕ И СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЯХ
ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ АМУРА

О. А. КЛЮЧАРЕВА

Кафедра ихтиологии Московского государственного университета.

Наши исследования в 1957 и 1958 гг. в составе советско-китайского ихтиологического отряда Комплексной амурской экспедиции, проводившейся в связи с предстоящим гидростроительством, дают возможность внести некоторое дополнение в понятие «гидробиологическая специфика рек амурского типа». Гидробиологическая специфика реки или группы рек, на наш взгляд, выражается в первую очередь в конкретных формах адаптаций различных категорий гидробионтов к специфике абиотических и биотических условий существования в этой реке или группе рек. Рассмотрению одной из таких адаптаций бентоса Амура мы и посвящаем настоящую работу.

Материалом для статьи послужил планктобентос, собранный в основном в среднем течении Амура на стационаре в районе пос. Ленинского.

Пользуясь случаем принести благодарность руководителю стационара в Ленинском А. П. Маковой и студентам-дипломникам биолого-почвенного факультета Московского университета Н. Мешковой, Н. Мокеевой, Ж. Черняеву и С. Дорошеву. Работниками стационара в Ленинском в течение двух летних сезонов проводился сбор бентоса Амура — всего того, что несется во взвешенном состоянии в толще речного потока, в первую очередь с целью изучения характера ската икры и личинок пелагофильных рыб, а также сноса планктобентоса и триптона. Сбор планктобентоса проводился со 2 июня по 24 июля в 1957 г. и с 22 мая по 26 июля в 1958 г.

В русле Амура в районе Ленинского четко разграничены амурские и сунгарийские воды. Последние желто окрашенные, всегда более мутные и теплые, они выносятся р. Сунгари, впадающей в Амур в 40 км выше Ленинского, и несутся под правым берегом на десятки километров вниз, захватывая примерно $\frac{1}{3}$ ширины русла, лишь постепенно смешиваясь с водами Амура. В соответствии с этим на стандартном разрезе русла Амура были установлены три станции: у правого берега в сунгарийской струе, на середине русла Амура и у левого берега в амурской струе. Орудием сбора планктобентоса служили сетки, сшитые из шелкового мельничного газа по типу количественной планктонной сети Апштейна, на конце которой прикреплялась литровая стеклянная банка. В 1957 г. применялись сетки из газа № 15 с длиной сетяного конуса $H = 2$ м, высотой надставки $h = 40$ см, диаметром верхнего кольца $d = 50$ см, диаметром нижнего кольца $D = 80$ см¹. В 1958 г. пользовались аналогичными сетками из газа № 16, $H = 1,3$ м, $h = 25$ см, $d = 25$ см, $D = 30$ см. Пробы брали одновременно двумя сетками в поверхностном и среднем (иногда именуемом глубинным) горизонте воды. Выдерживание сеток со стоящего на якорь катера (из-за большой скорости течения катер иногда сносило) продолжалось в течение 15 мин. Одновременно по диску Секки отмечали прозрачность воды и измеряли температуру и скорость течения. Выбранные из фильтратов сетей организмы фиксировали 4%-ным раствором формалина.

Сравнение плотности и биомассы донного населения Амура с такими европейскими равнинными реками показывает значительную бедность бентоса Амура как по отдельным грунтам, так и по средним показателям для всей реки в целом (Боруцкий и др., 1952; Никольский и др., 1958; Никольский и др., 1959, 1960). Бедность бентоса русла Амура подчеркивают И. Белу и др. (1959) и Чень Ци-юй (1959), одновременно с нами проводившие исследования верхнего и среднего течения Амура.

¹ В 1957 г. с целью увеличения уловистости сетки для ихтиопланктона в качестве входного применялось большое входное отверстие.

Вес * (в граммах) организмов планктобентоса, проносящихся за 1 мин через сечение площадью 1 м² в Амуре в районе Ленинского летом 1958 г.

| Время суток | Амурская струя | Середина Амуре | Сунгарийская струя | В среднем |
|---------------------------|--|------------------------------|--|--|
| 06 ч 30 мин — 09 ч 10 мин | 0,007 (0,006—0,008) 0,024 (0,006—0,043) 0,008 (0,004—0,013) | 0,267 (0,031—0,503) 0,072 | 0,026 (0,014—0,039) 0,107 (0,018—0,197) 0,027 (0—0,056) | 0,100 (0,006—0,503) 0,067 (0,006—0,197) 0,029 (0—0,077) |
| 12 ч 50 мин — 14 ч 40 мин | 0,026 (0,024—0,028) 0,083 (0,012—0,155) 0,015 (0,008—0,023) | 0,048 0,077 0,037 | 0,044 (0,018—0,065) 0,178 (0,116—0,340) 0,107 (0,105—0,109) | 0,039 (0,018—0,065) 0,113 (0,012—0,340) 0,053 (0,008—0,109) |
| 18 ч 50 мин — 20 ч 45 мин | 0,057 (0,049—0,064) 0,020 (0,018—0,023) | 0,048 (0,009—0,117) | 0,247 (0,028—0,637) 0,116 (0,106—0,126) | 0,117 (0,009—0,637) 0,068 (0,018—0,126) |
| 22 ч 04 мин — 00 ч 40 мин | 0,052 (0,048—0,057) 0,023 (0,014—0,030) 0,137 (0,020—0,225) 0,016 (0—0,027) | 0,320 (0,139—0,620) | 0,076 (0,023—0,138) 0,098 (0,004—0,224) 0,058 (0,018—0,090) 0,019 (0,011—0,034) | 0,149 (0,023—0,620) 0,060 (0,004—0,224) 0,091 (0,018—0,225) 0,017 (0—0,034) |
| 04 ч 10 мин — 05 ч 40 мин | | 0,078 (0,046—0,140) | | |

* В числителе приводится средний вес для поверхностных слоев, в знаменателе — для глубинных слоев, в скобках — минимальный и максимальный вес.

Однако представление об относительной бедности амурского бентоса, по-видимому, не соответствует действительности. К подобному заключению можно прийти, лишь изучая донное население Амура обычным общепринятым способом — стандартной дночерпательной методикой, заведомо приводящей при больших глубинах (порядка 10—20 м) и высоких скоростях течения (>1 м/сек) к недоучету инфавны в наиболее распространенных в русле Амура песчаных грунтах и к полному неучету той части донного населения, которая в каждый данный момент находится в толще воды. Изучение же сестона, сносимого в толще воды, а именно части его, представленной донными организмами — так называемого планктобентоса, проведенное Амурской ихтиологической экспедицией 1945—1949 гг. (Боруцкий, 1952; Боруцкий и Веригин, 1958) и ихтиологическим отрядом комплексной Амурской экспедиции 1957—1958 гг. (Никольский и др., 1959, 1960; Ключарева, 1962; Леванидова и Леванидов, 1962), заставляет в корне пересмотреть прежние представления о количестве личинок ряда водных насекомых, обитающих в Амуре, и не позволяющей говорить об относительной бедности его бентоса.

Установлено, что во время летних паводков при увеличенных скоростях течения, обуславливающих нестабильные условия существования на дне, в каждый данный момент часть донного населения с единицы площади дна находится в состоянии ската (табл. 1).

Биомасса донных беспозвоночных в водной тол-

ще нижнего течения Амура, по данным И. М. и В. Я. Леванидовых (1962), составляет 1—2 мг/м³. Естественно, что участки Амура с более резкими колебаниями уровня должны отличаться и более яркой выраженностью миграций донных организмов. Максимальными амплитудами колебаний уровня и паводков характеризуется Средний Амур и верхний участок его нижнего течения (Львович, 1945), ниже количество донных животных в толще воды уменьшается, что хорошо показано И. М. и В. Я. Леванидовыми для отрезка Амура от Хабаровска до лимана. Кормность грунтов Амура, в общем довольно низкая, за счет планктобентоса увеличивается, и последний будет играть значительную роль в формировании кормовой базы рыб будущих амурских водохранилищ, особенно в среднем течении реки.

Сведения по видовому составу отдельных групп донных организмов и по экологии большинства представителей бентоса Амура имеются в работах Е. В. Боруцкого и др. (1952), О. А. Черновой (1952), А. С. Константинова (1950), О. А. Ключаревой (1952), Н. Л. Сокольской (1958, 1961), Е. И. Лукина (1962), И. И. Куренкова (1950) и И. И. Соколова (1950), поэтому в настоящей статье мы приводим лишь общий список скатывающихся в толще Амура организмов, кроме планктонных (табл. 2), и перечень тех форм из них, которые совершают суточные вертикальные миграции.

Определение видов скатывающихся в толще Амура организмов выполнено следующими специалистами: поденок — Н. П. Мешковой под руководством О. А. Черновой, хирономид — А. С. Константиновым, олигохет — Н. Л. Сокольской, моллюсков — Я. И. Старобогатовым, пиявок — Е. И. Лукиным, за что пользуемся случаем выразить им благодарность.

Для нас наиболее интересны массовые скатывающиеся формы, к которым в среднем течении Амура в районе Ленинского относятся в первую очередь веснянки и поденки. Из поденок в водах сунгарийской струи массовы: *Anagenesia paradoxa*, *Oligoneuriella* sp., *Baëtis* sp., *Polymitarcys nigridorsum*, *Ephemerella gracilis* и *Brachicercus minutus*, в собственно амурских водах под левым берегом Амура — *Heptagenia arsenjevi* и *Ordella maculata*. Если несомненно, что часть приведенных в табл. 2 организмов попала в толщу речного потока с воздуха (Forficidae, Cicadoidea, Thysanoptera), часть пассивно вымыта из донных отложений при подъеме уровня и нарастании скоростей течений (*Oligochaeta*, *Hirudinea*, *Mollusca*), для части форм, относящихся к нектобентосу (*Palaemonidae*, *Neomysis intermedia*), обитателям пленки поверхностного натяжения воды (нейстону) — таким, как *Gyrinus* sp., и факультативным эктопаразитам рыб (*Livonca amurensis*, *Argulus coregoni* и *A. foliaceus*), обитание в толще воды, постоянное или периодическое, является естественным и общеизвестным фактом, то скат личинок ряда насекомых из отрядов Ephemeroptera (*Anagenesia paradoxa*, *Oligoneuriella* sp., *Baëtis* sp., *Polymitarcys nigridorsum*), Plecoptera, Trichoptera (*Polycentropidae* gen. sp., *Hydropsychidae* gen. sp., *Amphipsyche prolata* и *Triaenodes* sp.) и, возможно, Diptera (по-видимому, некоторые *Pelopiinae*) и Hemiptera (*Aphelochirus* sp.) в бассейне Амура имеет активную природу.

Доказательством активности ската вышеперечисленных форм служит, во-первых, тот факт, что эти организмы совершают суточные вертикальные миграции, подобные таковым зоопланктона морей и пресных вод и перакарид солоноватых и пресноводных водоемов, и, во-вторых, то, что скат их происходит значительно интенсивнее ночью, чем днем, что наглядно видно на рисунке, где приведены суммарные веса организмов планктобентоса из уловов поверхностной и глубинной сетки вместе в дневное и ночное время на фоне кривых колебания уровня Амура и Сунгари летом 1957 г.

Организмы из уловов планктобентосных сетей*

| Виды | Амурский струг | | | Виды | Амурский струг | | |
|---------------------------------------|----------------|----------------|-------------------|--|----------------|----------------|-------------------|
| | Амурский струг | Середина Амура | Сунгарийск. струг | | Амурский струг | Середина Амура | Сунгарийск. струг |
| Ephemerа amurensis Nav. | — | — | — | Polypedilum breviantennatum Tshern. | + | + | — |
| E. formosana Ulm. | — | + | + | P. «genuini № 3» Lip. | + | — | — |
| E. strigata Eat. | + | — | — | Stictochironomus sp. | — | — | + |
| Potamanthus luteus L. | + | + | + | Chironomus f. l. plumosus L. | — | — | + |
| Polymitarcys virgo Oliv. | + | + | + | Ch. annularius Meig. | — | — | + |
| P. nigridorsum Tshern. | + | + | ⊕ | Ch. heterodentatus Konstantinov | + | + | — |
| Anagenesia paradoxa Buld. | + | + | ⊕ | Chironomini «genuini № 1» Lip. | + | — | + |
| Behningia ulmeri Lest. (?) | + | + | + | Cricotopus gr. algarum Kieff. | — | + | — |
| Oligoneuriella sp. | + | + | ⊕ | C. brevipalpis Kieff. | + | + | — |
| Rhithrogena unicolor Tshern. | + | + | + | C. gr. fuscimanus Kieff. | + | + | — |
| Heptagenia yoshidae Tak. | + | + | + | C. macropodus Ljachov | + | + | + |
| H. kibunensis Im. | — | + | — | C. monstrosus Tshern. | + | + | + |
| H. werestchagini Tshern. | + | + | — | C. gr. campolabis Kieff. | — | + | + |
| H. soldatovi Tshern. | + | + | + | C. gr. vulneratus Zett. | — | + | + |
| H. arsenjevi Tshern. | ⊕ | + | + | C. zabolotzkii Goetgh. | + | + | + |
| Heptagenia sp. | + | — | — | C. sp. n.? | + | + | + |
| Ametropus eatoni Br. | + | + | + | Glyptotendipes sp. | + | + | + |
| Metretopus alter Bngtss. | — | + | — | Leander modestus (Heller) | + | — | — |
| Siphonurus sp. | — | + | — | Palaemonidae gen. sp. larvae | + | + | ⊕ |
| Isonychia sp. | + | ⊕ | + | Livoneca amurensis (Gerst.) | + | + | + |
| Baëtis obtusiceps Tshern. | + | ⊕ | + | Neomysis intermedia Czern. | + | + | + |
| Baëtis sp. 1 | + | + | ⊕ | Amphipoda gen. sp. | + | + | + |
| Baëtis sp. 2 | + | + | + | Argulus coregoni Thorell | ⊕ | + | + |
| Ephemerella sibirica Tshern. | + | + | + | A. foliaceus (L.) | — | — | — |
| E. mucronata Bngtss. | + | + | — | Limnodrilus helveticus Piguet. | + | + | — |
| Brachycercus tubulatus Tshern. | + | + | + | Limnodrilus sp. | + | + | — |
| Brachycercus sp. | + | + | ⊕ | Tubificidae gen. sp. | + | + | — |
| B. minutus Tshern. | + | + | + | Pelosclex nikolskyi Last. | — | — | — |
| Ordella cornuta Tshern. | + | + | + | Lumbriculidae gen. sp. | — | + | — |
| O. maculata Tshern. | ⊕ | + | + | Herpobdella sp. | — | — | + |
| O. horaria L. | + | + | + | Lymnaea auricularia plicatula Bens. | + | — | + |
| O. miliaria Tshern. | + | + | + | C. gr. silvestris F. | + | + | + |
| Plecoptera gen. sp. | + | + | + | Eukiefferiella longicalcar Kieff. | + | + | + |
| Polycentropidae gen. sp. | + | + | ⊕ | Prodiamesa gr. bathyphila Kieff. | + | + | + |
| Hydropsychinae gen. sp. 1 | + | + | ⊕ | Ablabesmyia gr. lentiginosa Fries. | + | + | + |
| Hydropsychinae gen. sp. 2 | + | + | + | A. gr. monilis L. | + | + | — |
| Hydropsyche sp. | + | ⊕ | + | Clinotanypus nervosus Mg. | + | + | ⊕ |
| Aethaloptera rossica Mart. | + | + | + | Psilotanypus imicola Kieff. | + | + | + |
| Amphipsyche proluta Mc L. | + | + | + | Procladius gr. choreus Mg. | + | + | + |
| Phryganeidae gen. sp. | + | + | + | Simuliidae gen. sp. | + | + | + |
| Triaenodes sp. | + | + | ⊕ | Culicoides sp. | + | — | — |
| Mystacides sp. | — | — | + | Culicinae gen. sp. | — | — | — |
| Lepidostomatinae gen. sp. | — | + | + | Chaoborus sp. | — | — | — |
| Brachycentrinae gen. sp. | + | + | — | Diptera gen. sp. | + | — | — |
| Cryptochironomus gr. defectus Kieff. | + | — | + | Corixa sp. | + | + | — |
| C. demeijerei Krus. | + | + | + | Aphelochirus sp. | + | + | ⊕ |
| Baëtis sp. 3 | + | + | + | Odonata gen. sp. | + | + | + |
| Centropilum sp. | + | + | — | Gyrinus sp. | + | + | + |
| Acentrella sp. | + | + | — | Formicidae gen. sp. | + | + | + |
| Choroterpes trifurcata Uno | — | — | — | Cicadoidea gen. sp. | + | + | + |
| Paraleptophlebia sp. | — | + | — | Thysanoptera gen. sp. | + | + | + |
| Ephemerella gracilis Tshern. | + | + | ⊕ | Insecta sp. | + | + | — |
| E. lenoki Tshern. | + | + | + | Gyraulus filiaris (= G. centrifugus West.) | — | + | — |
| Glyptotendipes gr. gripekoveni Kieff. | — | — | + | Hydracarina | + | + | — |
| Limnochironomus gr. nervosus Staeg. | — | + | — | Araneina | + | — | — |
| L. gr. tritonus Kieff. | — | — | + | | | | |
| L. bidentatus sp. n. | — | + | — | | | | |

* + имеются, — отсутствуют, ⊕ имеются в большом количестве.

Эти организмы, развивающиеся в личиночном состоянии в русле Амура, периодически поднимаются вне связи с вылетом взрослых форм со дна и сносятся в толще речного потока вниз по течению, ночью всплывая к поверхности, днем погружаясь в более глубокие слои, а частично, может быть, совсем оседая на дно, судя по тому, что днем количество сносимых организмов не только на поверхности, но и в средних горизонтах гораздо меньше, чем в ночное время. Так, в частности, из поденок огромное большинство личинок *Anagenesia paradoxa* (1774 из 2064 собранных экземпляров этого вида) обнаружено в поверхностных планктонных пробах в ночное время. Явно преобладали в ночных пробах собранные в толще воды Амура личинки *Polymitarcys nigridorsum*, *Oligoneuriella* sp. и остальных вышеперечисленных видов поденок.

Аналогичное явление в отношении ряда донных личинок насекомых отмечалось И. М. и В. Я. Леванидовыми (1962), проводившими одновременно и одинаковой методикой с нами сбор сестона в районе Хабаровска и Малмыжа.

Ночной скат донных беспозвоночных широко распространен не только в самом Амуре, но и в других реках его бассейна; так, мы наблюдали его в мае — июле 1956 г. в горно-таежной р. Ул, впадающей в оз. Орель, расположенное в низовье Амура, а И. М. и В. Я. Леванидовы (1962) — в ряде других предгорных притоков Амура и Уссури, служащих местами нереста лососевых.

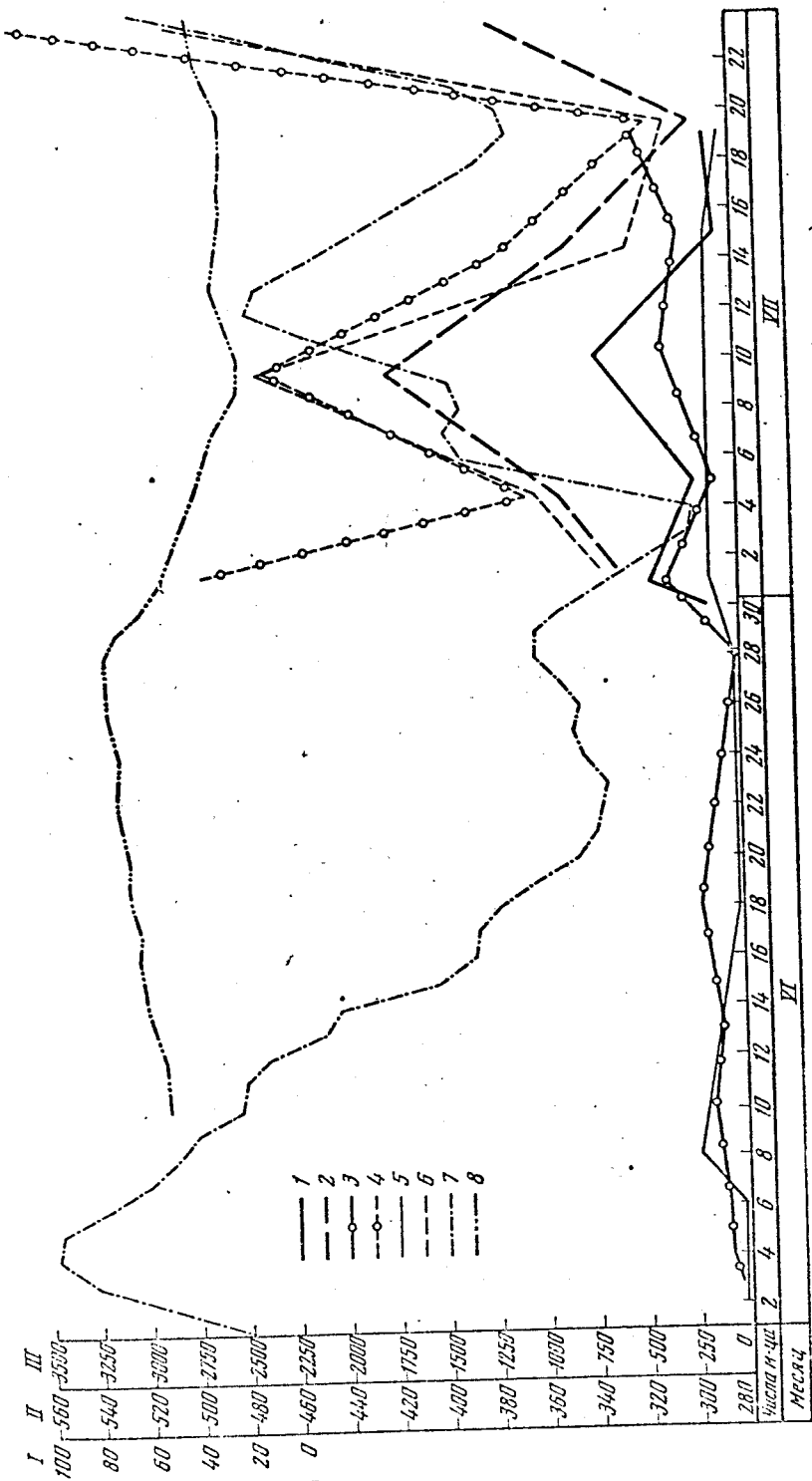
Сбор беспозвоночных, сносимых речным потоком, производился на р. Ул из цилиндрических ловушек малькового рыбоучетного заграждения Ульской рыбководно-мелиоративной станции с середины мая до 10 июля. Шесть ловушек выставляли по всей ширине (33 м) русла на одинаковом расстоянии от берегов и друг от друга. Сбор мальков и гидробионтов производился с 22 до 3 ч (во время ската молоди кеты и горбуши). Одновременно за сеанс (10 мин) на определенный уровень (поверхностный, средний или придонный) ставили все шесть ловушек. Промежуток времени между сеансами равнялся 1,5 ч. В среднем суммарный улов всех ловушек в ночное время составлял 60 организмов общим весом 6,25 г.

Таблица 3

Ночной скат донных беспозвоночных (в шт.) в реке Ул в 1956 г.
(суммарный улов ловушек рыбоучетного заграждения Ульской
рыбководно-мелиоративной станции)

| Организмы | 16.V | 11.VI | 26.VI | 27.VI | 3.VII | 5.VII | 7.VII | 9.VII |
|--------------------------------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Ephemera amurensis</i> Nav. | 10 | 4 | 10 | 7 | — | 8 | 4 | 18 |
| <i>E. strigata</i> Eat. | 8 | 7 | 7 | 5 | 9 | 12 | 9 | 7 |
| <i>Ephemerella taeniata</i> Tshern. | 1 | 14 | 20 | — | 16 | 13 | 14 | 9 |
| <i>Dictyogenus</i> sp. | 15 | 8 | 1 | 15 | — | 2 | 1 | 1 |
| <i>Capnia</i> sp. | — | 1 | 1 | 3 | 4 | — | 2 | 9 |
| <i>Trichoptera</i> gen. sp. subimago | — | — | 6 | — | 3 | — | 1 | 3 |
| <i>Arctopsyche</i> sp. | 31 | 1 | 4 | 4 | 4 | 8 | 1 | — |
| <i>Diptera</i> gen. sp. | 13 | 4 | 1 | 11 | — | — | 4 | — |
| <i>Amphipoda</i> gen. sp. | 3 | 8 | 4 | 5 | 10 | 17 | 12 | 7 |

Ряд скатывающихся в толще воды донных беспозвоночных, в основном личинок насекомых (табл. 3), неизменно встречался в ночных уловах ловушек. Скат большинства этих организмов довольно растянут и у каждой формы характеризуется своими подъемами и пиками; так, максимальная интенсивность ската *Ephemera amurensis* зарегистрирована 9 июля, *Ephemera strigata* — 5 июля, *Ephemerella taeniata* — в конце июня — начале июля, *Arctopsyche* sp. — в середине мая, бокоплавов — в 1-й декаде июля.



Скат организмов планктобентоса в Амуре у поселка Ленинского в 1957 г. (в граммах)

1 — дневной скат планктобентоса на середине Амурского в сунгарийской струе; 2 — то же, ночью; 3 — дневной скат планктобентоса в сунгарийской струе; 4 — то же, ночью; 5 — дневной скат планктобентоса в амурской струе; 6 — то же, ночью; 7 — уровень Амурского в см; 8 — уровень р. Сунгари у г. Харбина в см; 1 — уровень р. Сунгари у г. Харбина в см; 11 — уровень р. Амурского в см, 111 — сырой вес планктобентоса в г

Нахождение всех организмов в ночное время в толще воды, за исключением одного ручейника, не было связано с вылетом имагинальной формы.

В литературе имеются некоторые сведения о суточной активности водных личинок насекомых. Существуют указания на активные миграции личинок мошек Simuliidae у И. А. Рубцова (1940) для рек Восточной Сибири, у З. А. Радзивиловской (1950) — для горных речек южно-уссурийской тайги и В. Н. Якуба (1959) — для участка Ангары выше

Таблица 4

Скат донных личинок насекомых в дневное и ночное время в Амуре в районе Ленинского

| Амурская струя | | Середина Амура | | Сунгарийская струя | |
|--------------------|-------------------|----------------|-------------------|--------------------|-------------------|
| Время суток | Сырой вес в г* | Время суток | Сырой вес в г* | Время суток | Сырой вес в г* |
| 30.VI — 1.VII 1957 | | | | | |
| 14 ч 00 мин | 0,025/— | 14 ч 35 мин | 0,006/0,156 | 15 ч 20 мин | 0,027/0,171 |
| 18 ч 23 мин | 0,016/0,089 | 19 ч 00 мин | 0,116/0,137 | 19 ч 30 мин | 0,162/0,160 |
| 00 ч 15 мин | 0,441/0,245 | 01 ч 00 мин | 0,521/0,177 | 01 ч 35 мин | 2,370/0,320 |
| 06 ч 30 мин | 0,030/0,127 | 07 ч 00 мин | 0,142/0,288 | 07 ч 40 мин | 0,161/0,192 |
| 12 ч 10 мин | — | 12 ч 37 мин | 0,083/0,227 | 12 ч 58 мин | 0,039/0,070 |
| 9—10.VII 1957 | | | | | |
| — | — | — | — | 08 ч 00 мин | 0,125/0,029 |
| — | — | 14 ч 00 мин | 0,031/0,252 | 15 ч 41 мин | 0,025/0,041 |
| — | — | 19 ч 15 мин | 0,400/0,103 | 20 ч 15 мин | 0,106/0,163 |
| 23 ч 54 мин | 1,698/0,698 | 00 ч 25 мин | 1,342/0,389 | 00 ч 50 мин | 1,483/0,905 |
| — | — | 06 ч 40 мин | 0,288/0,412 | 07 ч 00 мин | 0,256/0,113 |
| 19—20.VII 1957 | | | | | |
| — | — | 07 ч 05 мин | 0,238/0,248 | — | — |
| — | — | 13 ч 30 мин | 0,016/0,124 | 14 ч 00 мин | 0,126/0,376 |
| — | — | 19 ч 00 мин | 0,005/0,007 | 19 ч 30 мин | 0,174/0,220 |
| 23 ч 40 мин | 0,202/0,142 | 00 ч 10 мин | 0,119/0,094 | — | — |

* В числителе — из улова поверхностной сетки, в знаменателе — из улова глубинной сетки.

Падунского порога Харкер (J. E. Harker, 1953) указывает, что некоторые виды поденок из родов *Baëtis*, *Ecdyonurus* и *Heptagenia* наиболее активны в ночное время. Проводились опыты, подтверждающие наследственность суточной ритмики активности личинок поденок. Манди (J. H. Mundie, 1959), изучивший вертикальное распределение донных беспозвоночных в канадском озере La Ronge Saskatchewan, также указывает на суточные вертикальные миграции ряда крупных ракообразных, а также нимф и личинок некоторых насекомых из отряда *Neuroptera*, *Ephemeroptera*, *Trichoptera*, не останавливаясь на причинах этого явления, а ограничиваясь лишь его констатацией.

Суточная ритмика, свойственная интенсивности ската, и суточные вертикальные миграции этих организмов служат доказательством активного происхождения ската этих форм амурского бентоса.

Материал трех суточных серий опытов (30.VI—1.VII; 9—10.VII; 19—20.VII), проведенных в 1957 г. (табл. 4) в районе Ленинского, показал, что в ночное время вышенеречисленные донные личинки насекомых поднимаются с глубины и количество их в поверхностных слоях значительно возрастает, соответственно падая на средних горизонтах. Они концентрируются на поверхности. В отличие от светлого времени суток, наблюдается как бы «обратная» стратификация в вертикальном распределении этих организмов: биомасса их в улове поверхностных се-

ток превышает таковую в улове глубинных. К середине ночи процесс этот нарастает. К утру наблюдается обратная картина: они погружаются с поверхности на глубину, и «обратная» стратификация в их вертикальном распределении заменяется «прямой». В течение всего светлого времени суток масса этих организмов в средних горизонтах всегда превышает таковую в поверхностных слоях. Аналогичную картину показали и суточные серии опытов, проведенных в 1958 г.

Снос речным потоком бентоса известен не только для Амура. Скат донных беспозвоночных в какой-то степени выражен во всех реках и вызывается особенностями обитания донных форм при динамичных речных гидрологических условиях. Первые указания на это мы встречаем у А. Л. Бенninga (1924) и Е. С. Неизвестной-Жадиной (1937) для Волги.

В. И. Жадин останавливался в ряде своих работ (1940, 1941) на вопросах сноса донных организмов. Позднее изучением донного сноса на Волге занимались Г. В. Аристовская (1945) и на Мологе — Ц. И. Иоффе (1949). В 1948—1949 гг. при гидробиологических исследованиях нижнего Дона Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1957) установил участие в биологическом стоке реки донных ракообразных *Pegaeida*, всплывающих в ночное время со дна в толщу воды. Мюллер (K. Müller, 1953, 1953а) указывал, что расчистка лесосплавных речек на севере Швеции, к чему приступили с 1947 г., приводит в отношении донного населения к результатам, сходным с послепадовковыми. В период гидробиологических исследований на Волге, предшествующий затоплению Куйбышевского водохранилища, некоторое внимание сносу бентоса было уделено Х. М. Курбангалиевой (1958). Наконец, сносу донных беспозвоночных в самом Амуре большое внимание уделил в ряде работ и Е. В. Боруцкий (1952, 1958).

Все исследователи, занимавшиеся изучением ската донных организмов, расценивают подъем бентических форм со дна как результат механического вымывания организмов в паводковый период при увеличенных скоростях течения, как механическое перемещение одновременно с размывом донных наносных отложений (Аристовская, 1945; Боруцкий, 1952; Ляхов и Жидков, 1953; Ляхов, 1957; Мордухай-Болтовской, 1957).

Подчеркивая пассивное вымывание из донных отложений личинок насекомых и червей, Ф. Д. Мордухай-Болтовской четко разграничивает два вида биостока активного и пассивного происхождения: миграционный биосток перакарид и половодный снос вторичноводных организмов.

Отсутствие суточных вертикальных миграций у организмов так называемого «половодного сноса» в европейских равнинных реках (за исключением перакарид) и реках Запада подтверждает правильность взглядов вышеперечисленных авторов о пассивном происхождении сноса донных беспозвоночных в них.

Указание на суточные вертикальные миграции организмов пресноводного бентоса, исключая хорошо известный подъем к поверхности куколок насекомых перед вылетом взрослых крылатых форм, в отечественной литературе имеется у Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1957). При гидробиологических исследованиях в 1948—1949 гг. Нижнего Дона этим автором были обнаружены ясно выраженные суточные вертикальные миграции донных беспозвоночных. Все мигрировавшие формы относились исключительно к перакаридам: это были корофиниды, кумовые и мизиды. Указаний на подобные миграции других групп пресноводного бентоса, за исключением Харкера (1953), Манди (1959) и трех выше названных авторов в отношении Simuliidae, мы в литературе до исследований, выполненных советско-китайским ихтиологическим отрядом Комплексной амурской экспедиции 1957—1958 гг., не нашли.

Что же касается ската ряда донных организмов в реках муссонного климата Восточной Азии, хорошо известного для Амура и ряда китайских рек, то очевидно, как это уже отмечалось нами и И. М. и В. Я. Леванидовыми (1962), представление о пассивной природе этого явления как обусловленного в основном простым механическим вымыванием бентоса из донных отложений при повышенных скоростях течения неверно.

Скат этих организмов в бассейне Амура, на наш взгляд, является процессом активной природы. Он обусловлен не только и не столько механическим вымыванием организмов из донных отложений, сколько периодическим активным подъемом бентических форм со дна в толщу воды и сплыванием их в речном потоке вниз по течению. Подтверждением активности ската части амурского бентоса, доказательством активного происхождения этого процесса в первую очередь служат вертикальные суточные миграции ряда донных личинок насекомых в Амуре. Суточные вертикальные миграции в состоянии ската у этих организмов, по-видимому, выработались как приспособление в первую очередь к избежанию выедания хищниками в светлое время суток в поверхностных хорошо освещенных слоях, поскольку доступность донных организмов в скатывающемся состоянии для использования в пищу рыбами, ориентирующимися на жертву с помощью зрения, в этих слоях значительно возрастает. Помимо этого, для ряда форм-зоопланктофагов, возможно, вертикальные миграции имеют значение как приспособление к лучшим условиям откорма, связанным с вертикальными миграциями зоопланктона, ясно выраженными в русле Амура. Не останавливаясь на обзоре литературы по суточным вертикальным миграциям водных организмов, чему посвящена обстоятельная сводка Б. П. Мантейфеля (1960), мы, в согласии с ним, считаем, что зональность в распределении в первую очередь пищи и врагов лежит в основе вертикальных миграций гидробионтов и объясняет наличие этих миграций как сходных по значению адаптаций у водных животных самых различных систематических и экологических групп.

Для речных хищников, ориентирующихся на жертву с помощью органов зрения, погружение жертвы в толще речного потока даже на несколько метров равноценно погружению морского зоопланктона на десятки и сотни метров, учитывая, что в реке, богатой сестоном, с глубиной, в связи с резким нарастанием количества несомых наносов, возможность проникновения света значительно ослабляется и быстро наступают сумерки. В Амуре в районе Ленинского наиболее чистые прозрачные воды собственно амурской струи под левым берегом имели среднюю прозрачность в менее многоводном 1957 г. около 75 см и в более многоводном 1958 г. — около 60 см, а мутные воды сунгарийской струи под правым берегом — всего только 34—35 см. При господстве в русле Амура глубин 10—20 м вертикальные миграции вышеперечисленных донных организмов выводят их, как и зоопланктон, в дневное время из зоны выедания хищниками, ориентирующимися на жертву с помощью органов зрения.

Биологическое значение периодического подъема в толщу воды ряда донных организмов и сноса их вниз по течению заключается, на наш взгляд, в обеспечении выживаемости этих видов при высокой динамичности гидрологических условий существования в реках амурского типа. Если бы бентические организмы, населяющие легко размываемые быстрым течением реки, особенно в период длительного летне-осеннего подъема уровня, преимущественно песчаные речные грунты, не обладали способностью активно подниматься со дна и сноситься, скатываться в толще воды вниз по течению, то они были бы обречены на гибель от перетиранья влекомыми наносами, подвижности размываемых песков и голодания на старом месте после размыва прежнего

биотопа (Неизвестнова-Жадина, 1937; Неизвестнова-Жадина и Ляхов, 1941; Жадин, 1950). Активный подъем в толщу воды и снос избавляет их от этой гибели и позволяет, очевидно, осесть в местах с подходящими условиями обитания. В Амуре, как, по-видимому, и в ряде других рек муссонного климата, явление подъема части бентических организмов со дна в толщу воды и суточные вертикальные миграции их в состоянии ската обусловлены, на наш взгляд, спецификой условий обитания донных форм при резко динамичных речных гидрологических условиях с большими колебаниями уровня, значительным изменением скорости течения, с высокой подверженностью перетиранию влекомыми наносами и подвижными грунтами, с частыми размывами старых и намывами новых донных отложений. Этот активный подъем со дна и скат в толще воды является адаптацией части бентоса Амура к специфике абиотических факторов. Вертикальные суточные миграции этих организмов, подверженность выеданию которых планктофагами, ориентирующимися на добычу с помощью зрения, в скатывающемся состоянии возрастает, ослабляют их истребление хищниками. Эти вертикальные миграции являются адаптацией к биотическим условиям существования бентоса Амура в скатывающемся состоянии.

При особенно большом количестве несомых наносов, сглаживающем разницу в освещенности поверхностных и придонных слоев воды, биологический смысл суточных вертикальных миграций скатывающихся донных организмов исчезает, и в соответствии с этим наблюдается смазывание четкой картины суточной ритмики вертикального распределения планктобентоса в толще потока, обусловленной при разнице освещенности у дна и на поверхности трофическими связями. Кроме повышения мутности и снижения прозрачности воды, смягчающих резкость смены освещенности на протяжении суток в толще речного потока, обилие триптона обуславливает еще как механически травмирующий фактор сдвиг сносимых организмов планктобентоса в наиболее поверхностные слои, где количество триптона обычно меньше.

Подобное же нарушение вертикального распределения планктобентоса в толще воды, являющегося выражением адаптации бентоса к специфике абиотических и биотических условий среды, наблюдается, когда на процесс, обусловленный этой спецификой, накладывается другой, иной по своей природе процесс, связанный с вылетом *imagines* насекомых. Летом 1958 г., когда вылет насекомых был растянут, это было в значительной степени выражено.

Таким образом, биологическое значение ската планктобентоса в Амуре двойственной природы: во-первых, это вылет взрослых форм вторичноводных организмов, во-вторых, — защита от неблагоприятных абиотических и биотических условий среды. Если в европейских реках остается и доминирует только вылет, то в Амуре и, видимо, в ряде других рек муссонного климата, не меньшую роль играет защитное значение биостока.

Эта своеобразная экология ряда организмов бентоса Амура, особый вид адаптации к специфике абиотических (гидрологических) и биотических (условия выедания хищниками) факторов существования, выражающаяся в активном подъеме со дна в толщу воды и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных в скатывающемся состоянии в период сильных и растянутых летне-осенних паводков, нам кажется, является одним из существенных элементов гидробиологической специфики рек амурского типа, стоящих наряду с таким явлением, как выработка у рыб китайского фаунистического комплекса — так называемых пелагофилов — способности проходить эмбриональное и личиночное развитие в сносимом речном потоке состоянии (Крыжановский и др., 1951).

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В., 1945. О значении сноса донных организмов р. Волги, Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, т. VII, вып. 1—2, Казань.
- Беннинг А. Л., 1924. К изучению придонной жизни реки Волги, Монография Волжск. биол. ст., 1, Саратов.
- Боруцкий Е. В., 1952. Сестон бассейна Амура и его роль в питании амурских рыб, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Боруцкий Е. В. и Веригин Б. В., 1958. О летней динамике сестона Амура, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. IV, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Боруцкий Е. В., Ключарева О. А. и Никольский Г. В., 1952. Донные беспозвоночные (зообентос) Амура и их роль в питании амурских рыб, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Жадин В. И., 1940. Фауна рек и водохранилищ, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4, М.—Л.—1941. Проблема реконструкции фауны Волги и Каспия в связи с волжским гидростроительством, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII—I.—1950. Жизнь в реках. Жизнь пресных вод СССР. Под ред. акад. Е. Н. Павловского и проф. В. И. Жадина, т. III, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- И Белу, Чжан Цзун-шэ, Чжан Цзюе-минь, 1959. Современное положение ресурсов водного промысла бассейна реки Хэйлуцзян и их рыбохозяйственное использование после регулирования стока в среднем и верхнем ее течениях (Acta Hydrobiologica Sinica, No. 2 (русское резюме)).
- Иоффе Ц. И., 1949. К методике изучения сноса бентических организмов рекой и его роль в заселении водохранилищ, Изв. Всес. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. х-ва, т. 29.
- Ключарева О. А., 1952. Личинки ручейников (Trichoptera) бассейна Амура и их роль в питании рыб, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.—1962. Скот и суточные вертикальные миграции донных беспозвоночных, р. Амур, Вопр. экол., т. V. Вопр. экол. водных организмов, Матер. IV экол. конф., Изд-во «Высшая школа».
- Константинов А. С., 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Крыжановский С. Г., Смирнов А. И. и Соин С. Г., 1951. Материалы по развитию рыб р. Амура, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. II, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Курбангалieва X. M., 1958. Планктон и бентос водоемов поймы Волги, залитых Куйбышевским водохранилищем в пределах Татарской АССР, Автореф. канд. дис., Моск. ун-т.
- Куренков И. И., 1950. К биологии дальневосточных пресноводных креветок, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Леванидова И. М. и Леванидов В. Я., 1962. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек, Изв. Тихоокеанск. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., т. XLVIII, Пищепромиздат, М.
- Лукин Е. И., 1962. Характерные черты фауны пиявок бассейна Амура. Изв. Тихоокеанск. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., т. 48, Пищепромиздат, М.
- Ляхов С. М., 1957. Донное население р. Волги у Поляны им. Фрунзе, Тр. проблемн. и тематич. совещ., вып. VII. Проблемы гидробиологии внутренних вод, 3, АН СССР, М.—Л.
- Ляхов С. М. и Жидков Л. Ф., 1953. Донная ловушка.— прибор для изучения сноса донных организмов в речном потоке, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 5.
- Львович М. И., 1945. Элементы водного режима рек Земного шара, Тр. н.-и. учреждений. Сер. 4. Гидрология суши, вып. 18. Гос. гидрол. ин-т. Свердловск—Москва, Гидрометеониздат.
- Мантейфель Б. П., 1960. Вертикальные миграции морских организмов, I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. Материал по кормовой базе и питанию рыб. Сборник работ, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 13, Изд-во АН СССР, М.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1957. О суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных в Дону и значение их в биостоеке рек, Тр. проблемн. и тематич. совещ., вып. VII. Проблемы гидробиологии внутренних вод, 3, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Неизвестнова-Жадин Е. С., 1957. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.
- Неизвестнова-Жадин Е. С. и Ляхов С. М., 1941. Динамика донных биоценозов Оки в связи с динамикой гидрологических факторов, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Никольский Г. В., Боруцкий Е. В., Ключарева О. А., 1958. Закономерности формирования фауны водохранилищ бассейна Амура и пути повышения их рыбопродуктивности. Докл. на III пленуме Международной комиссии по рыбохоз. изуч. зал. части Тихого океана, Пхеньян.
- Никольский Г. В., Веригин Б. В., Ключарева О. А., 1959. Некоторые вопросы рыбного хозяйства среднего и верхнего Амура в связи с намечаемым гидро-

- строительством, III сессия Объединенного Советско-Китайского Ученого совета по проблеме реки Амура, Изд-во АН СССР, М.—1960. О рыбном хозяйстве среднего и верхнего Амура в связи с намечаемым гидростроительством, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 3.
- Радзивиловская З. А., 1950. К экологии личинок и куколок мошек (Simuliidae) горных районов южно-уссурийской тайги, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, XII, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Рубцов И. А., 1940. О миграциях у личинок мошек (Simuliidae), Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, VII, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Соколов И. И., 1950. Водяные клещи (Hydrachnellae) по сборам Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг., Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I. Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
- Сокольская Н. Л., 1958. Пресноводные малощетинковые черви бассейна Амура, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. IV, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.—1961. Материалы по фауне пресноводных малощетинковых червей бассейна Амура (по сборам комплексной Советско-Китайской Амурской экспедиции 1957 и 1958 гг.), Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та, т. VIII, М.
- Чень Ци-юй, 1959. Бентос реки Хэйлуцзяна и прогноз после построения гидроузлов, Acta Hydrobiologica Sinica, № 2 (Русск. резюме).
- Чернова О. А., 1952. Поденки (Ephemeroptera) бассейна Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы.
- Якуба В. Н., 1959. О миграциях личинок мошек (Diptera, Simuliidae), Энтомол. обзор., XXXVIII, 2.
- Harker J. E., 1953. The Diurnal Rhythm of Activity of Mayfly Nymphs, J. Exper. Biol. 30, No. 4.
- Murdie J. H., 1959. The Diurnal Activity of the Larger Invertebrates at the Surface of Lac la Ronge Saskatchewan, Can. J. Zool., vol. 37.
- Müller K., 1953. Produktionsbiologische Untersuchungen in nordschwedischen Fließgewässern. Teil I: Der Einfluß der Flößereiregulierungen auf den quantitativen und qualitativen Bestand der Bodenfauna, Ann. Rep., 34, Inst. Fresh-Water Res. Drottningholm.—1953a. Fiskeribiologiska Undersökningar av Nordsvenska Flotteder, Redogörelse för 1952, Sötvattenslaboratoriet/Drottningholm.

ON DOWNSTREAM AND DIURNAL VERTICAL MIGRATIONS OF BENTHIC INVERTEBRATES IN THE AMUR

O. A. KLIUTSCHAREVA

Department of Ichthyology, The State University of Moscow

Summary

Some of benthic insect larvae in the Amur, belonging to the orders Ephemeroptera (*Anagenesia paradoxa* Buld., *Oligoneuriella* sp., *Baëtis* sp., *Polymitracys nigradorsum* Tschern.), Plecoptera, Trichoptera (*Polycentropidae* gen. sp. *Hydropsychinae* gen. sp., *Amphipsyche proluta* Mc L., *Trianaodes* sp.) and, possibly, some *Pelopiinae* and *Aphelochirus*, have the ability to active downstream migration under the effect of extremely dynamics of hydrological regime in the Amur. The biological importance of this ability consists in the ensurance of the existence of the species under specific hydrological conditions. Such an adaptation saves these organisms from death due to grinding with drifted deposits and to the motility of eroded ground. Diurnal vertical migrations of the before discussed organisms are conditioned by the food relations. These migrations prove the activity of downstream migration in this part of Amur benthos. These diurnal vertical migrations seem to have been developed as an adaptation to avoidance of being eaten up in the upper layers of water which are well illuminated, by predators orienting towards their prey by means of the organs of vision. This peculiar ecology of benthic organisms in the Amur is a specific kind of adaptation to the specificity of abiotic (hydrological) and biotic (conditions of being eaten up by predators) environmental conditions expressed in actimigrations during summer-autumnal long-term strong floods. This ecology seems to be one of the essential moments of the hydrobiological specificity of the Amur and the other rivers which look like the Amur.