

*В. Я. Леванидов, И. М. Леванидова*

### **ДРИФТ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ В КРУПНОЙ ПРЕДГОРНОЙ РЕКЕ НА ПРИМЕРЕ РЕКИ ХОР (БАССЕЙН УССУРИ)**

Дрифт донных беспозвоночных животных в ночное время в речной струе за последние два десятилетия привлек к себе внимание многих исследователей. Нами явление дрефта изучалось в бассейне Амура и на Камчатке, результаты многолетних исследований опубликованы лишь частично [Леванидов, Леванидова, 1962; Леванидова, Леванидов, 1965, 1979; Леванидова, Николаева, 1968].

Перед исследователями дрефта стоят две основные задачи:

— выяснение причин, вызывающих дрефт, и биологического смысла (или последствия) этого широко распространенного в природе явления;

— определение масштаба дрефта, т. е. численности беспозвоночных, сплывающих в водной струе на единицу площади сечения реки (или в единице объема), а также той доли, которую составляет дрефт от общего количества бентоса в данный момент.

Исследования дрефта в настоящее время интенсивно проводятся за рубежом, но, насколько нам известно, до последнего времени они касались лишь небольших водотоков типа ручьев. Выбор малых водотоков вполне объясним и оправдан техническими и методическими сложностями, с которыми сопряжены наблюдения над дрефтом в сколько-нибудь крупных реках. В. В. Богатов [1979] изучал дрефт в р. Буряя, ставя ловушки на глубине 25 см на отмели у самого берега, на плёсе реки.

Наши работы в южных районах Дальнего Востока проводились в потамали Амура<sup>1</sup> [Леванидова, Леванидов, 1979] и в нижней части ритрала р. Хор (крупного притока Уссури). Р. Хор представляет собой мощный предгорный поток. Вследствие больших глубин и расхода воды нам не удалось провести такие скрупулезные исследования, как, например, выяснение продолжительности и протяженности индивидуальной миграции, возможные лишь на малых водотоках. Тем не менее наши работы на р. Хор представляют интерес в том плане, что являются первой попыткой изучения дрефта в ритралах крупных предгорных потоков, протекающих в области муссонного климата.

Участок реки, на котором производилось изучение дрефта (протока Большая р. Хор), классифицирован нами в соответствии со схемой Иллиеса [Illies, 1961] как гипоритраль.

<sup>1</sup> Дрифту в р. Амур посвящена также статья О. А. Ключаревой [1963].

Более полные данные о проведенных исследованиях, а также подробное изложение методики имеются в цитированных статьях.

Для учета дрейфа нами использовались конические горизонтальные сетки из газа № 14, которые устанавливались на 5 или 15 мин (в зависимости от количества дрейфующих организмов) в разных горизонтах реки. Донные беспозвоночные ловились во всей толще реки, но наибольшее количество — в верхнем слое, а на горизонтальном разрезе — на стрежне, где глубина в паводок достигала 6—7 м. Сетки устанавливались в реке с интервалами в светлое время суток в 2—3 ч, в темное — в 1 ч (в некоторых сериях в полчаса). Количество организмов, проносящихся в толще воды в единицу времени или содержащихся в единице объема, подсчитывалось с учетом скорости течения, измерявшейся вертушкой Жестовского, и коэффициента уловистости сетки, определявшегося экспериментально. Подсчитывалась также и масса дрейфующих беспозвоночных.

Исследования дрейфа в протоке Большая проводились в течение нескольких сезонов. Ниже приводятся данные наиболее полных наблюдений в 1961 г. В период открытой воды было выполнено 12 кругло-суточных серий (рис. 1). Последняя, октябрьская, серия на рисунке не приводится, так как к октябрю дрейфт в протоке практически прекратился.

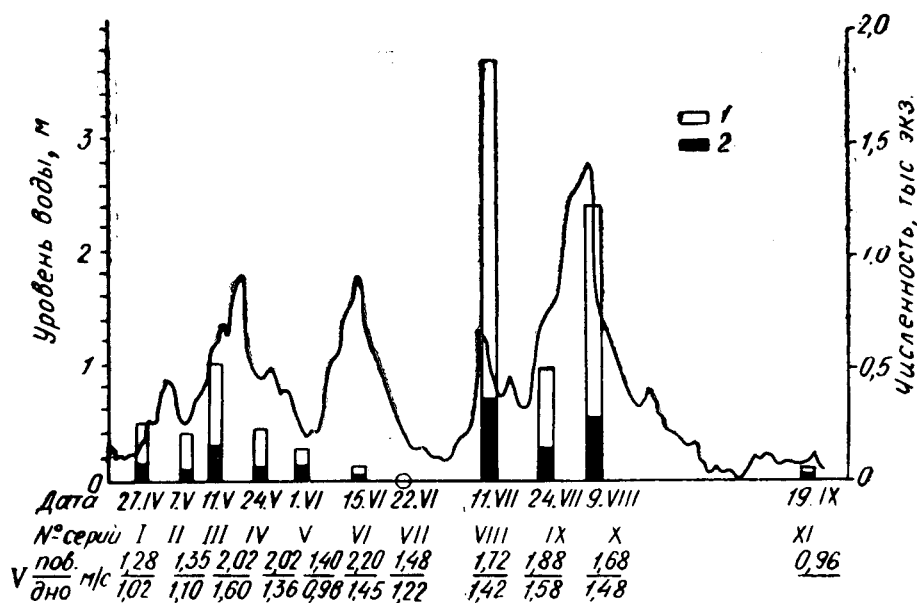


Рис. 1. Сезонная динамика численности личинок подёнок (*Ephemera aurivillii*, *Eph. nigropata*, *Eph. ignita*) в дрейфте (протока Большая, р. Хор), 1 — верхний горизонт, 2 — придонный горизонт

В дрейфте протоки Большая наибольшей численности достигали личинки поденок и веснянок, личинки ручейников встречались в значительно меньшем количестве, как и личинки хирономид. Прочие беспозвоночные (другие двукрылые, стрекозы, вислокрылки, клопы, гаммарусы) были единичны в уловах. Крупные нимфы стрекоз в значительном количестве попадали ночью в большие мальковые ловушки.

## О причинах дрейфа

Многие исследователи явления дрейфа полагают, что причиной его является пассивный смыв беспозвоночных с грунта силой течения. Приуроченность дрейфа к темному времени суток они объясняют повышенной ночной активностью донных животных, покидающих убежища и выползающих на поверхность грунта [Harker, 1953; Waters, 1962; Müller, 1973].

Мы полагаем, что взгляду на дрейф как на полностью пассивный процесс противоречат следующие факты.

Если допустить, что турбулентные силы в реке, подобной Хору, столь велики, что осуществляют за короткое время (полчаса — час) подъем личинок с глубины до 7 м к поверхности<sup>2</sup>, то столь же резкое опускание их на дно среди ночи или с наступлением дня не может быть объяснено гидродинамическими силами, а объясняется только их целенаправленными движениями. Логично предположить, что если бы личинкам не было целесообразно сплывать в толще речной струи, то подхваченные течением, они активно возвращались бы на дно в начале этого процесса, при этом влеклись бы какое-то время в нижнем горизонте. В действительности же численность личинок в придонном слое почти всегда в 4—5 раз ниже, чем у поверхности.

Другое возражение состоит в следующем. Как показал Харкер [Harker, 1953], личинки поденок имеют несколько суточных периодов активности и часть их приходится на светлое время. Однако по нашим данным, дневные периоды активности не влияют на динамику дрейфа.

На наш взгляд, в дрейфе одновременно могут находиться беспозвоночные, попавшие в толщу речной струи по разным причинам. Одну группу составляют зрелые нимфы веснянок и других насекомых с неполным превращением и зрелые куколки ручейников, которые оказываются в толще воды непосредственно после активного оставления ими личиночных убежищ перед линькой в имаго<sup>3</sup>. Другая, действительно пассивная часть дрейфа состоит из организмов, смытых паводком с мелководий, из придаточной системы реки и влекомых течением. В основном это широкожаберные личинки поденок сем. *Siphonuridae*. Эти насекомые приспособлены к обитанию в биотопах с замедленным течением среди зарослей водной растительности и в рипали. Особенно легко смываются в коренное русло при резком подъеме воды ранние стадии таких личинок. Неоднородность возрастного состава мигрантов в течение суток (средние размеры личинок одного и того же вида в дневном дрейфе меньше) также может объясняться пассивным сносом преимущественно молодых особей.

### Суточная динамика дрейфа

Суточная динамика дрейфа рассматривается на примере II серии. Так как в течение 1 сут (7—8 мая) уровень воды в реке был почти неизменен (рис. 2), то динамика дрейфа не отражала влияния паводка. Кривые на рис. 2 показывают следующее. В дневные часы дрейф ничтожен. Увеличение численности личинок наступает резко, начало

<sup>2</sup> Для потамали Амура это еще менее вероятно.

<sup>3</sup> Такие личинки сплывают в верхнем слое воды, пока их не вынесет к берегу, обычно высокому, где происходит метаморфоз. У большинства видов веснянок он происходит ночью, у поденок и ручейников — в разное время суток, чаще днем.

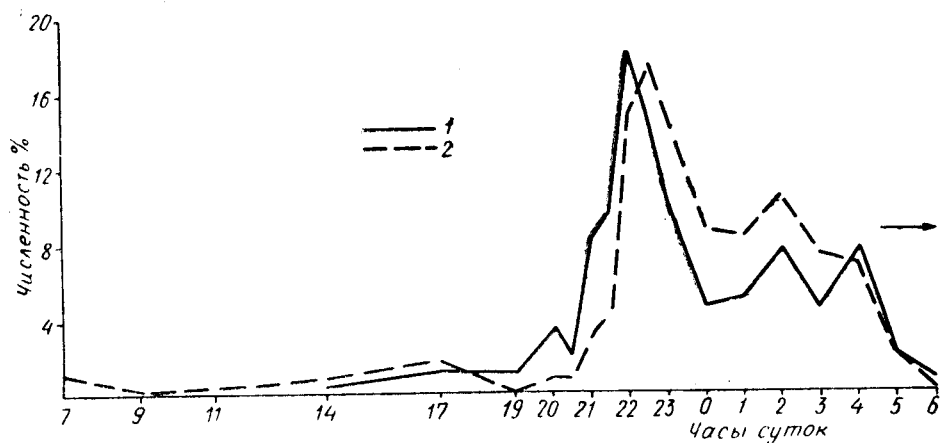


Рис. 2. Суточная динамика численности поденок (1) и веснянок (2) в дрефте р. Хор (верхний горизонт) 7—8 мая (II серия), %. Состояние уровня воды в период отъятия серий на этом и других рисунках показано стрелкой: горизонтальной — на мере; вертикальной (вверх) — на подъеме; вертикальной (вниз) — на падении

интенсивной миграции личинок обоих отрядов приходится на 21 ч<sup>4</sup> и достигает максимума в 22 ч 30 мин, после чего наступает резкое снижение их численности, длящееся до 0 ч. Во второй половине ночи наблюдаются небольшие повторные пики — у обеих групп в 2 ч, а у веснянок еще и в 4 ч.

Такой тип кривых с двумя или тремя пиками численности (причем для более позднего времени пики много ниже) весьма характерен для суммарного дрефта, однако видовые кривые часто имеют отличные от этого типа особенности, иногда значительные (рис. 3, 4). В популяциях выбранных видов отсутствуют зрелые личинки накануне метаморфоза. Поденки принадлежат к трем экологическим группам: *Parameletus minor* — обитатель заливов и других лентических биотопов; 2 других вида характерны для рипали, с помощью цепких коготков они удерживаются среди размытых корней прибрежной наземной растительности, детрита, коряг; *Ephemerella mucronata* — вид, свойственный средним и крупным рекам, тогда как личинки *Eph. aurivillii* чрезвычайно политопны и населяют побережье и мелководье самых разнообразных водотоков. Для каждого вида характерна индивидуальная суточная динамика дрефта (рис. 3).

Оба вида веснянок *Isoperla asiatica* и *I. lunigera* характерны для донных биоценозов нижних отрезков ритрала. У *I. lunigera* четко выражен лишь один почной пик с максимумом в 22—23 ч; у *I. asiatica* имеется два пика, причем на 23 ч приходится меньший, тогда как максимальный — на вторую половину ночи (3 ч).

Можно полагать, что динамика дрефта отдельных видов коррелирует с их суточной жизнедеятельностью. Довольно четко выражена корреляция начала вечернего дрефта с длиной светового дня (табл. 1).

Наиболее позднее начало массового дрейфа поденок совпало с пе-

<sup>4</sup> В работе приводится так называемое «декретное» время, от которого для получения астрономического необходимо отнять 1 ч, поскольку восточная долгота района работ практически равна 135°.

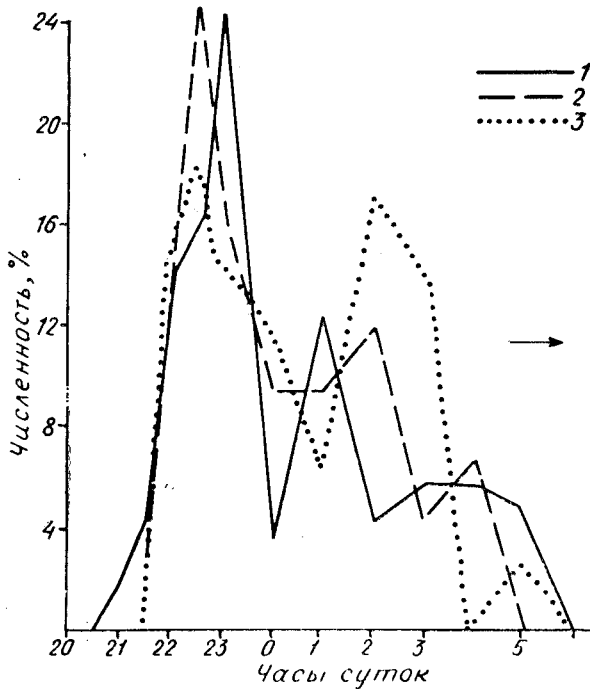


Рис. 3. Суточная динамика численности личинок 3 видов подёнок в дрifte р. Хор (верхний горизонт) 7—8 мая (II серия), %. 1 — *Ephemera mucronata*, 2 — *Eph. aurivillii*, 3 — *Parameletus minor*

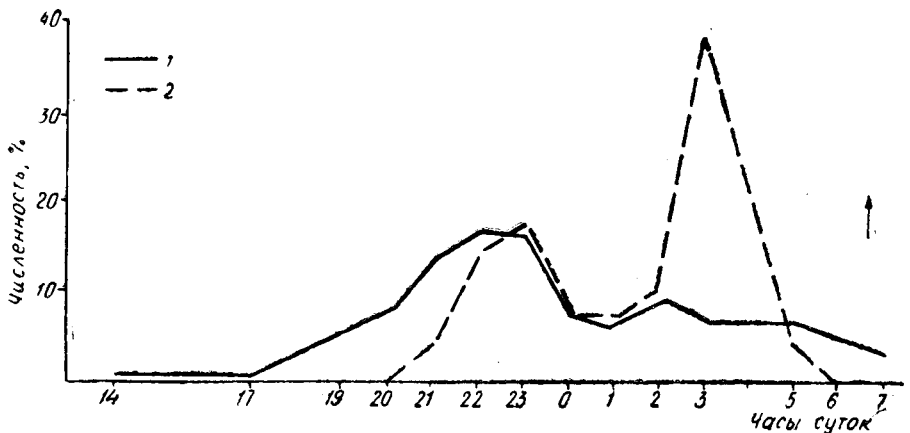


Рис. 4. Суточная динамика численности 2 видов веснянок в дрifte р. Хор (верхний горизонт) 27—28 апреля (I серия), %. 1 — *Isoperla lunigera*, 2 — *I. asiatica*

риодом самого длинного дня. У веснянок эта корреляция тоже выражена, но не столь четко (возможно, из-за меньшего объема собранного материала).

### Сезонная динамика дрифта

Численность дрейфующих организмов изменялась не только в течение суток, но и в сезонном аспекте. Наблюдения показали, что сезонная динамика дрифта коррелирует с возрастным составом личиночных популяций и с колебаниями уровня воды в реке.

Зависимость между началом массового дрейфа подёнок и веснянок и длиной светового дня

№ серии	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Дата	27--28.IV	7--8.V	11--13.V	24--25.V	1--2.VI	15--16.VI	22--23.VI	11--12.VII	24--25.VII	9--10.VIII
Начало массового дрейфа подёнок, часы суток	21	21	21	22	22	22	23	22	22	21
То же, веснянок	19	20	19	22	22	21	23	23	21	—

Корреляция дрейфа с возрастом личинок разобрана детально [Леванидова, Леванидов, 1965]. На основании анализа возрастного состава поденок и численности различных возрастных групп в дрейфе авторы пришли к следующим выводам.

Динамика численности дрейфующих организмов, как правило, находится в прямой зависимости не от общей численности популяции в каждый данный момент, а от ее возрастной структуры, но процентное соотношение возрастных групп личинок в толще воды не отражает такового в бентосе.

Естественно, что вследствие элиминации численность популяций личинок каждого вида после окончания вылупления из яиц убывает вместе с их ростом. Несмотря на это, в дрейфе наблюдается обратная картина: нарастание численности от младших возрастных групп к старшим<sup>5</sup>. Личиночки длиной менее 1,5—2 мм в сборах отсутствовали.

Максимальная миграционная активность у личинок поденок наблюдалась в средних и предпоследней возрастных стадиях; она может вызываться потребностью в смене биотопа или необходимостью рассредоточения при возрастающей с ростом личинок скучности.

Среди ручейников в весеннем дрейфе нередко встречались личинки рода *Arctopsyche*, но только IV и V (последней) стадий.

Поскольку интенсивный рост и развитие большей части насекомых происходит весной и в первую половину лета, интенсивность дрейфа в этот период также более высока.

Влияние динамики уровня воды в реке на масштаб дрейфа. Как отмечалось, резкое увеличение численности донных беспозвоночных в толще воды в периоды прохождения паводковых пиков обусловлено усилением как активных миграций, вызванных изменением условий среды в их биотопах, так и пассивного дрейфа.

Пассивный дрейфт образуется в основном за счет одного или немногих видов придаточной системы реки, представленных в бентосе в момент паводка ранними стадиями личинок. Масштабы пассивного сноса нашли четкое отражение в табл. 2. В данном случае большая его часть образована *Parameletus minor*, личинки которого в среднем имели массу менее 0,5 мг. В середине июня в VI серии, тоже взятой в период высокого уровня (равного по высоте уровню в III серии, см. рис. 1), пассивный дрейфт состоял главным образом из молодых личинок *Siphonurus lacustris*.

Рассмотрим особенности дрейфа в одиннадцати суточных сериях, проведенных нами в 1961 г. на протоке Большая (численность организмов дрейфа выражена в фактических цифрах улова сеткой за 5 мин).

*Серия I, 27—28 апреля (рис. 5).*

Серия взята в период подъема уровня воды. За 1 сут вода прибыла на 19 см, скорость течения сравнительно небольшая, но дрейфт был интенсивным. В ночные часы через 1 м<sup>2</sup> сечения реки в верхнем горизонте проплывало 2,5—3 тыс. личинок поденок за 5 мин. 72% от этого количества составлял 1 вид — *Parameletus minor*, представленный ранними личинками (рис. 5, а). Наличие значительного числа их

<sup>5</sup> Сказанное не относится к пассивно дрейфующим видам, таким как *Siphonurus lacustris*, *Parameletus minor*, у которых в толще воды в большей степени сносятся ранние личинки.

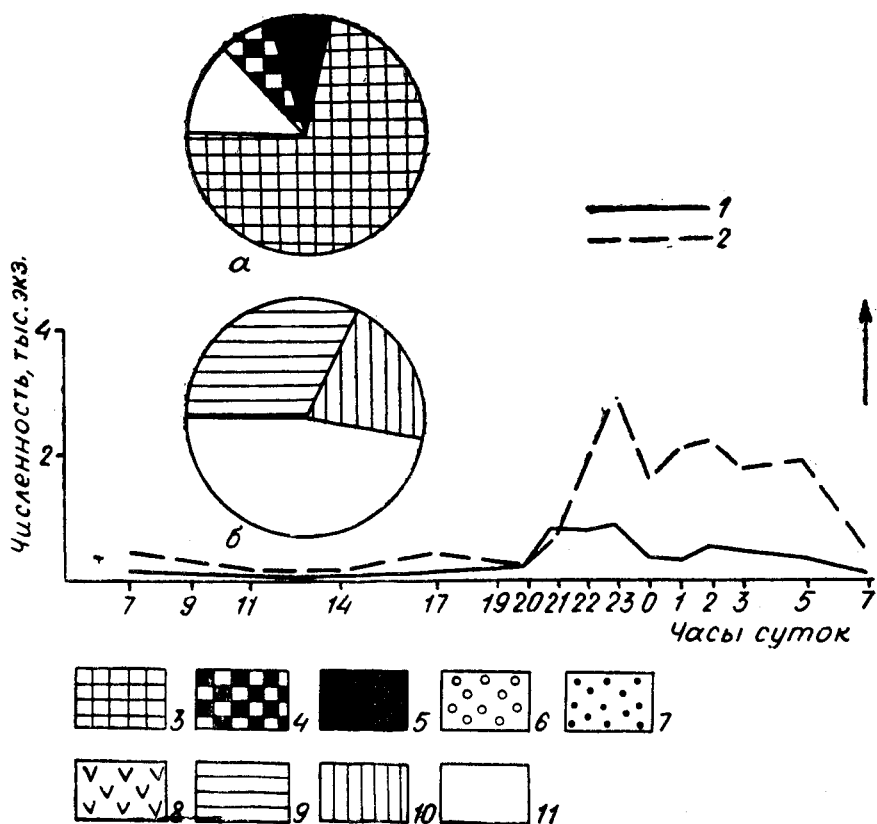


Рис. 5. Суточная динамика численности личинок веснянок и поденок, проплывающих через 1 м<sup>2</sup> сечения реки за 5 мин в верхнем горизонте р. Хор, 27—28 апреля (I серия) и доля отдельных видов в дрефте. а — видовой состав дрефующих веснянок, б — то же поденок. Здесь и в рис. 6—8: 1 — веснянки, 2 — поденки, 3 — *Parameletus minor*, 4 — *Eph. aurivillii*, 5 — *Siphonurus lacustris*, 6 — *Eph. orientalis*, 7 — *Eph. ignitatus*, 8 — *Baetis* sp., 9 — *Isoperla lunigera*, 10 — *Haploperla* spp., 11 — прочие

в верхнем горизонте в дневные часы также свидетельствует о том, что эта часть дрефта в основном обусловлена пассивным выносом лентических личинок из их биотопов. Численность веснянок в этой серии была значительно меньше, чем поденок, и среди них не было столь резкого доминирования какого-либо одного вида (рис. 5, б).

Серия II, 7—8 мая (рис. 6).

Серия бралась на плавном понижении уровня воды, происходившем после небольшого пика; за 1 сут вода упала на 5 см. Интенсивность дрефта была в 1,5 раз меньше, чем в предыдущей серии. *Parameletus minor* составлял 25% от общей численности поденок, 5 других ведущих видов — около 63% (рис. 6, а). Среди дрефующих веснянок преобладал *Isoperla lunigera*, затем — 2 вида *Haploperla*, остальные 14 видов распределялись более или менее равномерно (рис. 6, б).

Серия III, 11—13 мая.

Серия взята на резком подъеме уровня воды, который в начале



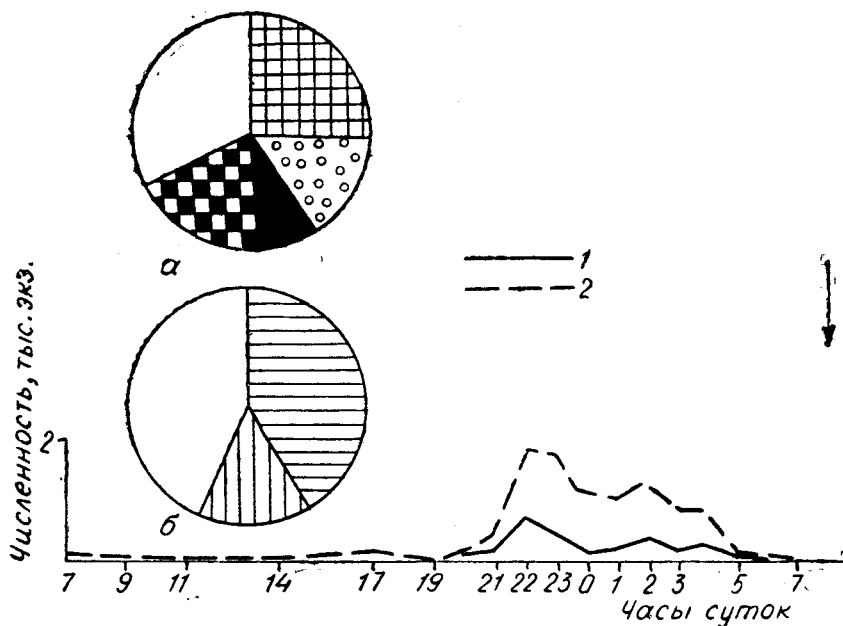


Рис. 6. Суточная динамика численности личинок веснянок и поденок в верхнем горизонте р. Хор 7—8 мая (II серия) и доля отдельных видов в дрефте. а — видовой состав дрефующих поденок, б — то же веснянок

серии был на 55 см выше, чем в предыдущей серии. К вечеру вода стала резко прибывать и в 20 ч сорвала сетку, после чего серия была прервана, а возобновлена в 20 ч следующих суток. За этот период уровень воды поднялся на 21 см, скорость течения в верхнем горизонте превысила 2 м/с. Максимальный 5-минутный улов поденок одной сеткой превысил 11 тыс. экз., а веснянок — 700 экз. (табл. 2).

Основную массу поденок в дрефте составляли молодые личинки сем. *Siphonuridae*, смытые паводковой волной из заливов. Средняя масса этих личинок колебалась от 0,18 до 1,10 мг. Веснянки были представлены в основном взрослыми и зрелыми нимфами (*Diura spp.*, *Skwala brevis*, *Amphinemura spp.*, *Isoperla asiatica*, *Isocapnia orientalis*), но было много и молодых (*Isoperla lunigera*), и совсем мелких личинок.

В результате резкого подъема воды в первую половину ночи пик численности личинок поденок в толще воды сдвинулся по сравнению с предыдущими сериями на более позднее время (0 ч). К 6 ч в верхнем горизонте реки оставалось аномально высокое количество личинок, причем анализ возрастного состава ночного дрейфа показал, что во второй половине ночи сильно возрос процент личинок поденок длиной 2—4 мм (колебался от 60 до 90%). Незначительное по сравнению с верхним горизонтом увеличение численности личинок в нижнем горизонте, по-видимому, объясняется тем, что подхваченные на мелководье и в рипали животные выносятся течением на стрежень реки, в придонном же слое ловятся лишь особи, поднимающиеся в толщу с приглубой части дна, над которой была установлена сетка. Самая высокая за сезон численность организмов в толще реки в этой серии объясняется в основном совпадением во времени резкого подъема уровня и наличия большого количества ранней молодежи поденок лентических видов.

Фактическая численность дрейфующих личинок веснянок и поденок в 5-минутном улове протоки Большая 11—13 мая 1961 г.

	Часы								
	7	9	11	14	17	19	20	21	22
Верхний горизонт	$\frac{5}{13}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{13}{13}$	$\frac{9}{14}$	$\frac{52}{43}$	$\frac{51}{27}$	$\frac{177}{83}$	$\frac{306}{5343}$
Придонный горизонт	$\frac{3}{4}$	$\frac{0}{3}$	0	$\frac{2}{5}$	$\frac{5}{24}$	$\frac{8}{11}$	$\frac{7}{8}$	$\frac{5}{10}$	$\frac{8}{25}$

	Часы						
	22.30	23	0	2	4	5	6
Верхний горизонт	$\frac{348}{6867}$	$\frac{722}{9631}$	$\frac{595}{11618}$	$\frac{117}{3130}$	$\frac{35}{1144}$	$\frac{57}{1481}$	$\frac{67}{1779}$
Придонный горизонт	$\frac{21}{91}$	$\frac{12}{70}$	$\frac{19}{118}$	$\frac{24}{70}$	$\frac{9}{45}$	$\frac{21}{136}$	$\frac{9}{67}$

Примечание. В числителе — численность веснянок, в знаменателе — поденок.

#### IV серия, 24—25 мая.

Подъем уровня воды, начавшийся в III серии, продолжался, вода прибыла еще на 70 см, после чего резко упала. В период взятия IV серии уровень воды слегка колебался вокруг меры, однако скорость течения в верхнем горизонте продолжала оставаться высокой (2,02 м/с), а у дна снизилась до 1,36 м/с.

Среди поденок преобладал 1 вид — *Ephemerella mucronata*, популяция которого была разновозрастной, прочие виды были немногочисленны. Среди веснянок 40% составляли личинки *Naploperla*, представленные последним и предпоследним возрастами, и 36% — молодые личинки *Isoperla lunigera*.

Несмотря на высокую скорость течения в верхнем горизонте и наличие в личиночных популяциях ранних в этой серии стадий, дрейфт очень невелик. Это можно объяснить главным образом тем, что в период наибольшего паводка, который предшествовал данной серии (пик его пришелся на 18—20 мая), произошло кардинальное перераспределение личинок на дне и их потребность в перемене биотопа резко снизилась.

#### V серия, 1—2 июня.

Во время этой серии уровень воды продолжал падать, за ночь он понизился на 10 см, резко уменьшилась и скорость течения. Плотность дрейфта по сравнению с предыдущей серией снизилась: поденок — на 30%, веснянок — на 40%. Среди поденок первое место продолжала занимать *Ephemerella mucronata*, но на второе вышла *Rhithrogena lepnevae*, что, вероятно, связано с интенсивным ростом личинок этого вида в конце мая. У веснянок многочисленными в дрейфте оставались *Naploperla* и *Isoperla lunigera*.

VI серия, 14—15 июня (рис. 7).

Накануне серии имел место пик паводка, по высоте равный предыдущему. Серия бралась при падении уровня воды, начавшемся за 1 сут до ее начала. Скорость течения оставалась высокой — 2,20 м/с в верхнем горизонте (максимальная из измеренных нами в течение всего цик-

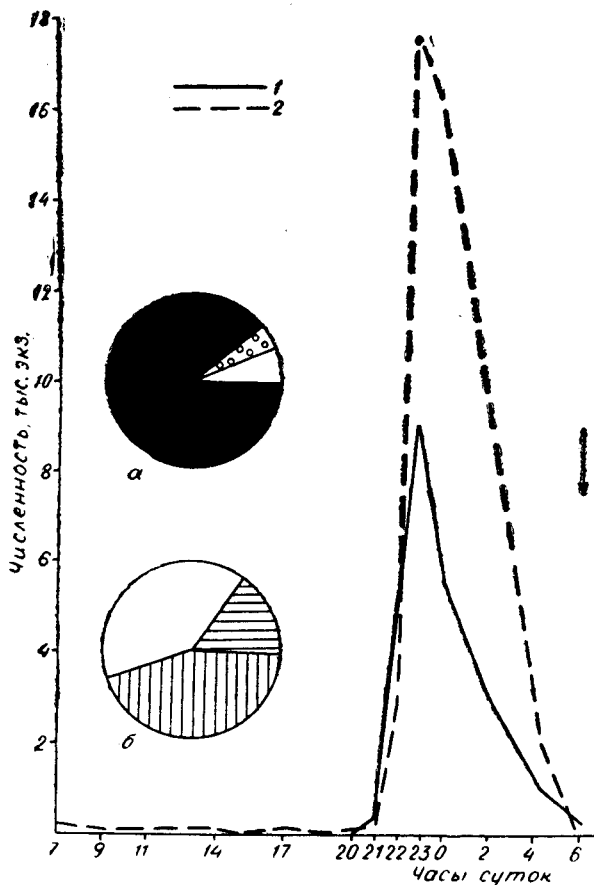


Рис. 7. Суточная динамика численности личинок веснянок и поденок в верхнем горизонте р. Хор 14—15 июня (VI серия) и доля отдельных видов в дрефте. а — видовой состав дрейфующих поденок, б — то же веснянок

ла серий); ночной дрефт был многочисленным. Отличительные особенности этой серии: кривые численности поденок и веснянок в дрефте идентичны по форме; пики численности синхронны, узки и высоки (начало практически в 22 ч, максимум в 23 ч; резкое сокращение личинок веснянок в толще воды в 2 ч, поденок — в 4 ч); дневной дрефт почти полностью отсутствует.

Среди поденок 90% приходилось на личинок *Siphonurus lacustris* (рис. 7, а), популяция этого вида состояла из ранних и средних личинок и молодых нимф, 4% составляли личинки *Ephemera orientalis*, остальные 6% — прочие 19 видов. Веснянки в дрефте (рис. 7, б) характеризуются малым количеством видов, что связано с вылетом имаго многих из них; около половины дрефта составляют личинки *Haploperla*, количество *Isoperla lunigera* сократилось в связи с вылетом части популяции, но появился другой представитель рода — *I. maculata* (личинки и молодые нимфы).

### VII серия, 22—23 июня.

Серия взята во время продолжающегося падения уровня воды, который опустился до величины, имевшей место в I серии, скорость течения резко снизилась, и дрейф был ничтожным: максимальный улов поденок за 5 мин. составлял 22 экз., веснянок — 9 экз.

### VIII серия, 11—12 июля (рис. 8, А).

9—10 июля уровень воды в реке поднялся на 38 см, после чего началось его падение: 10—11 июля уровень упал на 2 см, в день взятия серии — на 14 см, но скорость течения в верхнем горизонте оставалась довольно высокой (1,72 м/с). Среди поденок в дрейфе резко превалировал 1 вид — *Ephemerella ignita* (70%), представленный ранними стадиями личинок (личинки этого вида начинают расти лишь при относительно высоких температурах); очень молодые личинки в заметном количестве встречались также в светлые часы суток (с 6 до 11 ч). Характерно ничтожное количество личинок *Siphonurus lacustris* в дрейфе (3% от общей численности поденок), объясняющееся тем, что значительная часть популяции к этому времени выросла. Остальные 27% дрейфующих поденок распределялись между 22 видами. Численность веснянок в дрейфе была очень низка в связи с вылетом имаго многих массовых видов.

### IX серия, 24—25 июля (рис. 8, Б).

Серия взята на 4-е сутки самого большого за лето паводка, вершина которого пришлось на 3 августа. За предыдущие 3 сут подъема воды уровень ее повысился на 65 см; за сутки, во время которых бралась серия, — на 5 см. Скорость течения в верхнем горизонте составляла 1,88 м/с. Масштаб дрейфа был невелик, что, по-видимому, объясняется происшедшим в предшествующие серии дни перераспределением личинок. В толще воды продолжала превалировать *Ephemerella ignita* (40%), причем молодые личинки встречались и в светлое время суток, что можно объяснить пассивным выносом их из рипали. В более или менее заметных количествах в дрейфе встречались *Ephemerella orientalis*, *Polymitarcys virgo*, *Heptagenia soldatovi* и *Rhithrogena lepnevae*. Кроме них в дрейфе насчитывалось еще 20 видов поденок (рис. 8 Б, а). Среди немногих видов дрейфующих веснянок только 2 вида рода *Diura* были представлены в заметных количествах.

### X серия, 9—10 августа (рис. 8, В).

После максимального пика 3 августа наступило резкое снижение уровня воды. Во время X серии уровень воды за ночь упал на 8 см, скорость течения снизилась до 1,68 м/с. В дневные часы дрейф был ничтожен, в ночные — довольно интенсивен.

*Ephemerella ignita* (рис. 8, В, а) был представлен молодыми, средними и зрелыми личинками. Численность этого вида оставалась на уровне IX серии, несмотря на то что часть популяции вылетела, однако доля этого вида в дрейфе поденок уменьшилась вследствие появления в толще воды значительного количества ранних личинок *Ephemerella aurivillii* (от поколения, которое участвовало в дрейфе в апреле и мае)<sup>6</sup>. Кроме этих 2 видов, в дрейфе были весьма многочисленны

<sup>6</sup> Сезонная динамика численности в дрейфе и возрастная структура этого вида, а также *Eph. ignita* и *Eph. piscinosa* детально рассмотрены ранее [Леванидова, Леванидов, 1965, с. 377—379, рис. 1—3].

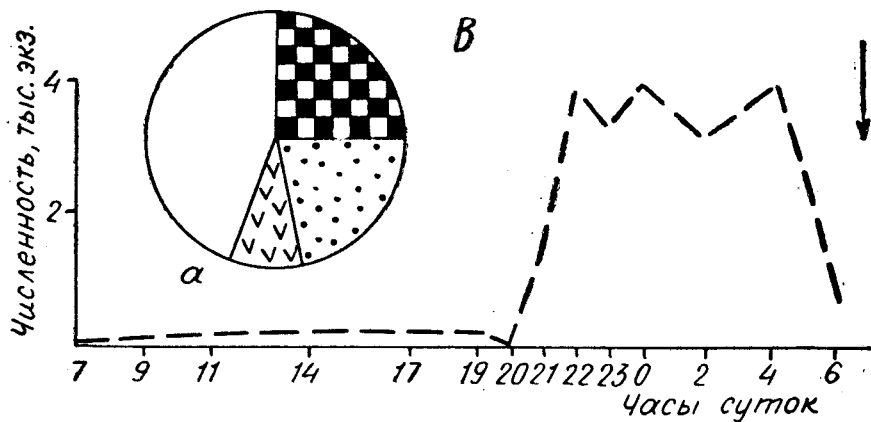
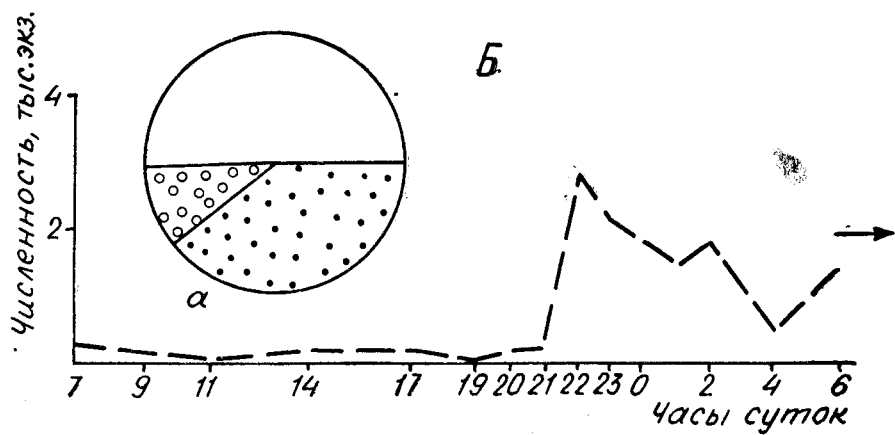
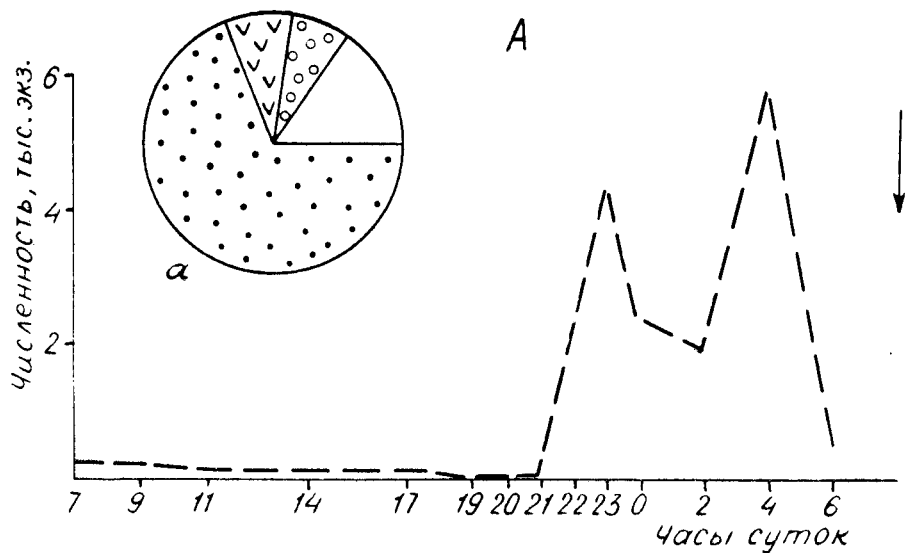


Рис. 8. Суточная динамика численности личинок поденок в верхнем горизонте р. Хор (А — 11—12 июля, VIII серия; Б — 24—25 июля, IX серия; В — 9—10 августа, X серия) и доля отдельных видов в дрефте (а)

личинки рода *Baëtis*, не определенные до вида. Число видов поденок в дрифте было велико, но некоторые виды встречались единично. Дрифт веснянок был очень слабым.

XI серия, 19—20 сентября.

Между X и XI сериями уровень воды в реке продолжал снижаться, временами снижение прерывалось небольшими подъемами; к началу серии уровень воды стоял несколько ниже, чем в I серии. XI серия взята на небольшом подъеме уровня воды, скорость течения в верхнем горизонте была минимальной за весь сезон наблюдений (0,96 м/с).

Дрифт был самым малым за период наблюдений: поденок отмечено всего 7 видов, из которых лишь *Rhithrogena lepnevae* и *Baëtis sp.* были в заметном количестве. Характерно, что в этой серии собрано всего лишь 3 экз. *Ephemerella aurivillii*, личинки которой были уже обильны в бентосе и довольно многочисленны в дрифте 9 августа.

На основании приведенных данных можно заключить следующее.

Дрифт наиболее интенсивен весной и к осени постепенно затухает.

Дрифт личинок веснянок резко снижается уже к середине июля, когда у поденок он еще значителен.

Доля веснянок в пассивной части дрифта во много раз меньше, чем доля поденок.

Интенсивность дрифта зависит от колебаний уровня воды, но корреляция эта сложная. Так, II, VI, VIII и X серии брались в периоды снижения уровня воды, однако масштаб дрифта совершенно различен. II серия бралась на снижении уровня воды после сравнительно небольшого его подъема, численность личинок в толще невелика; VI серия — на снижении уровня воды после довольно значительного его подъема, и высокий пик плотности дрифта отразил вызванную им пертурбацию в бентосе; X серия — на снижении после самого высокого паводка, однако численность поденок более чем в 3 раза меньше, чем в VI серии. Последнее можно объяснить сочетанием ряда причин: сравнительно малым размахом пассивного дрифта, затуханием к концу лета активных миграций, а также тем, что X серия отделена от максимального пика 4 сут, в течение которых успело произойти основное перераспределение личинок по дну реки.

Серии VI и VIII взяты на 2-е сутки после начала падения уровня. Численность поденок в верхнем горизонте в VI серии в 3 раза выше, чем в VII, что можно объяснить следующим. Первый пик был на 62 см выше второго. Почти за месячный промежуток резко изменился возрастной состав популяции *Siphonurus lacustris* и, следовательно, снизился пассивный дрифт.

Во время подъема уровня воды взяты серии I, III, IX и XI. I серия бралась на небольшом подъеме уровня, масштаб дрифта средний, III серия — на среднем по величине подъеме, IX — на самом крупном, причем уровень воды в день взятия этой серии был на 18 см выше, чем в III; тем не менее дрифт в III серии был во много раз больше, чем в IX (табл. 2, рис. 8, Б). Причины такой разницы, по нашему мнению, заключаются в следующем: к августу в бентосе уменьшается численность личиночных популяций поденок и веснянок; почти отсутствуют молодые личинки лентических видов, населяющих заливаемые паводком мелководья; личиночные популяции почти не испытывают потребности в перемещениях.

## Выводы

Дрифт донных беспозвоночных в толще речной струи имеет большое значение для экосистем водотоков.

Условно дрейф можно разделить на активный и пассивный. К активному дрейфу мы относим организмы, способные активно уходить из толщи воды среди ночи и с восходом солнца. Их миграции, по-видимому, имеют более локальный характер, чем у пассивно влекомых личинок. Пассивный дрейф составляют беспозвоночные ранних стадий, оторванные от субстрата течением и имеющие более ограниченные способности противостоять ему.

Ночные передвижения в верхнем горизонте реки облегчают горизонтальные миграции донных беспозвоночных по дну, становящиеся необходимыми или полезными в особенности в весенне-летний период бурного индивидуального роста и развития организмов и во время резких паводков, нарушающих условия среды в микробиотопах.

Можно полагать, что передвижения в толще речной струи способствуют рассредоточению беспозвоночных из плотных скоплений; смене биотопа (станции) в связи с ростом и развитием организмов<sup>7</sup>; заселению в период подъема уровня ранее осушенных участков; «откочевке» беспозвоночных из осушаемых участков при снижении уровня воды; расширению ареалов видов<sup>8</sup>.

Дрифт, обусловленный резкими паводками, усиливает элиминацию подверженных ему беспозвоночных, особенно тех, которые составляют пассивную его часть.

Наконец, дрейфующие в толще воды донные беспозвоночные становятся легкой добычей рыб и часто встречаются в питании тех из них, которые кормятся в пелагиали.

Как показали исследования многих авторов, дрейф — явление, наблюдаемое на всех широтах. Однако в области муссонного климата, свойственного Дальнему Востоку, дрейф выражен значительно сильнее вследствие обилия и неравномерности выпадения осадков в весенне-летний период, вызывающих сильные, иногда катастрофические паводки на реках.

## ЛИТЕРАТУРА

**Богатов В. В.** Методы определения дистанции дрейфа донных беспозвоночных (на примере р. Бурей). — Экология, 1979, вып. 4, с. 82—88.

**Ключарева О. А.** О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура. — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 11, с. 1601—1612.

**Леванидов В. Я., Леванидова И. М.** К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек. — Изв. ТИНРО, 1962, т. 48, с. 178—189.

**Леванидова И. М., Леванидов В. Я.** Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. I. Миграции личинок поденок в реке Хор. — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 3, с. 373—385.

<sup>7</sup> Характерные примеры: хищные личинки ручейников рода *Arctopsyche* строят ловчие сети на быстром течении, однако перед окукливанием мигрируют в более спокойные участки реки и в этот период часто ловятся сеткой в верхнем горизонте; у подёнки *Ison latericius* Sinitshenkova, наоборот, личинки ранних стадий обитают по всему руслу горных речек, взрослые же нимфы — только на быстрых, мелких перекатах.

<sup>8</sup> Это имеет место и у личинок насекомых, несмотря на широко известное явление компенсационного полета имаго, и особенно выражено в крупных речных потоках, где отсутствует резкая смена условий среды, характерная для коротких горных водотоков при впадении их в крупные.

**Леванидова И. М., Леванидов В. Я.** Дрифт водных насекомых в реке Амур. — В кн.: Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979, с. 3—26.

**Леванидова И. М., Николаева Е. Т.** Бентосток в реках Камчатки. — Изв. ТИНРО, 1968, т. 68, с. 291—299.

**Harker J. E.** The diurnal rhythm of activity of mayfly nymphs. — J. Exp. Biol., 1953, v. 30, p. 525—533.

**Illies J.** Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer. — Int. Revue ges. Hydrobiol., 1961, Bd 46, n. 2, p. 205—213.

**Müller K.** Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer. — Aquilo Ser. Zool., 1973, v. 14, p. 1—18.

**Waters T. F.** Diurnal Periodicity in the Drift of stream invertebrates. — Ecology, 1962, v. 43, n. 2, p. 316—320.



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
Биолого-почвенный институт

**БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ  
В ЭКОСИСТЕМАХ  
ЛОСОСЕВЫХ РЕК  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

ВЛАДИВОСТОК 1981

УДК 592.0+591.55(571.651)

**Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока.** Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. 127 с.

В сборнике изложены современные представления об экосистемах горных и предгорных рек, в которых воспроизводятся лососи. Показано состояние изученности экосистем лососевых рек Дальнего Востока и значение их для «главного» биоконпонента — тихоокеанских лососей.

Рассмотрены таксономия и распространение на Дальнем Востоке хириноид психрофильных подсемейств — важнейшего пищевого объекта молоди лососей. Приведены первые данные о продукции популяций пресноводных беспозвоночных в экосистемах лососевых рек, сведения о биомассе донных биоценозов, систематике, экологии и распространении водных беспозвоночных. Описаны новые для науки виды амфиботических насекомых.

Сборник представляет интерес для гидробиологов, ихтиологов, гидроэнтомологов, зоогеографов.

Издано по решению Редакционно-издательского совета  
Дальневосточного научного центра АН СССР

Редколлегия: д. б. н., профессор В. Я. Леванидов (ответственный редактор), к. б. н. И. М. Леванидова, Е. А. Макаrenchко

Б  $\frac{21009-457}{055(02)6-81}$  без объявления

© ДВНЦ АН СССР, 1981 г.