

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПИТАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
GAMMARUS KOREANUS UENO, 1991 (CRUSTACEA, AMPHIPODA)
В РЕКЕ КЕДРОВАЯ (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ)**

Т.М. Тиунова¹, А.С. Хлебородов², И.М. Тиунов¹

¹Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: tiunova@ibss.dvo.ru

²Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр
(ТИНРО-Центр), тупик Шевченко, 4, г. Владивосток, 690600, Россия

Проведена количественная оценка листового опада на модельном участке р. Кедровая. Показано, что в весенне-летний период листовая опад равномерно распределен на всем обследованном участке. Его распределение не зависит от скорости и глубины потока. В весенне-летний период *Gammarus koreanus* предпочитает заселять перекаат. Распределение животных на участке не зависит от скорости течения, а от глубины потока зависит только в период поднятия уровня воды. Выявлена высокая связь между распределением животных и количеством листового опада. Установлен суточный рацион гаммарид (4,1-8,7 кал/сут) и показано, что этого достаточно для обеспечения всех процессов их жизнедеятельности. Суточное потребление листового опада амфиподами составляло в среднем 1% всего запаса.

**SOME ASPECTS OF FEEDING AND DISTRIBUTION
OF GAMMARUS KOREANUS UENO, 1991 (CRUSTACEA, AMPHIPODA)
OF THE KEDROVAYA RIVER (SOUTHERN PRIMORYE)**

T.M. Tiunova¹, A.S. Khleborodov², I.M. Tiunov¹

¹Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch,
100 let Vladivostoku Avenue, Vladivostok, 690022 Russia, E-mail: tiunova@ibss.dvo.ru

²*Pacific Research Fisheries Center (TINRO-centre), alley Schevchenko, 4,
Vladivostok, 690950, Russia

Leaf litter quantitative estimate is carried out on the model section of the Kedrovaya River. It is shown that in spring-summer period leaf litter is evenly distributed within section studied. Its distribution doesn't depend on the current and depth of the flow. *Gammarus koreanus* during the period of investigation prefers inhabiting a riffle. Animal distribution on section doesn't depend on flow current, and depends on the depth in period of water level increase only. High level of correlation between animal distribution and quantity of leaf litter are exposed. The daily food intake of gammarid is 4.1-8.7 cal per day and it is shown that this value is enough for all function process maintenance. The leaf litter daily intake of amphipod comes to 1% of the leaf litter total amount.

Пресноводные виды рода *Gammarus* широко распространены и часто многочисленны в реках юга Дальнего Востока. Заселяя сравнительно холодные озера и малые реки, гаммариды легко переносят низкие температуры воды и являются одними из массовых обитателей горных и предгорных рек. Так, среднегодовая биомасса *Gammarus koreanus* Уено в р. Кедровая составляла 2,7-4,4 г/м² (Леванидов, 1977; Кочарина и др., 1988), или около 20% биомассы бентоса сообщества реки. В то же время биомасса этого вида в придаточной системе р. Кедровая (кл. Горайский) достигала 13.4 г/м² (Леванидов, 1977), что составляло более 70% биомассы бентоса.

Gammarus koreanus, относясь к немногочисленной в видовом отношении группе макроизмельчителей, является основным потребителем аллохтонной органики в реках предгорного типа (Леванидов, 1981). В то же время количественная сторона переработки листового опада в экосистемах рек юга Дальнего Востока практически не изучена.

Поэтому цель настоящего исследования состояла в изучении распределения гаммарид и листового опада на экспериментальном участке плес–перекат реки и определении количества аллохтонной органики и скорости переработки ее гаммаридами.

Материал и методы

Экспериментальные работы по определению скорости потребления листового опада *G. koreanus* проводилась в июне–августе 1998 г. на гидробиологическом стационаре Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного на территории заповедника "Кедровая Падь".

Животных для экспериментов отлавливали в р. Кедровая в местах их массового скопления. В склянки объемом 0,5-0,8 л помещали по одному взрослому самцу массой около 50 мг. Кормом служили прошлогодние листья липы амурской (*Tilia amurensis* Rupr.), клена маньчжурского (*Acer mandshuricum* Maxim.), ольхи волосистой (*Alnus hirsuta* Turcz. ex Rupr.), ивы (*Salix* sp.) и дуба монгольского (*Quercus mongolica* Tisch. ex Ledeb.). Перед тем как поместить листья в сосуды, их взвешивали, предварительно обсушив фильтровальной бумагой. Количество корма варьировало от 90 до 280 мг. Для поддержания естественных температур склянки помещали в реку. Через 10-15 сут остатки листьев собирали, подсушивали и вновь взвешивали. Всего было проведено 33 эксперимента.

Параллельно с опытами по скорости питания определяли скорость потребления кислорода животными. Скорость потребления кислорода гаммаридами определялась методом замкнутых сосудов в термостатированном аквариуме объемом около 60 л. В качестве респирометров использовали кислородные склянки объемом 25-30 мл. В респирометр помещали от 1 до 50 особей. Для приближения условий респирометра к природным использовали субстрат в виде мелких (диаметром 3-5 мм) камней, собранных в реке и помещенных в респирометры. Перед началом опыта камни тщательно отмывали, кипятили, затем помещали в респирометры. Респирометры калибровали вместе с камнями. Продолжительность опытов составляла 4-5 ч. Содержание кислорода в воде определялось с помощью электрохимического датчика в модификации Л.Б. Кляшторина (Кляшторин, Мусаева, 1977). Снижение содержания кислорода в воде за время опыта составляло не более 30% от исходного.

Исследования по распределению гаммарид проводились на участке плес–перекат р. Кедровая в 1993–1994 гг. Характеристика участка и методика отбора проб подробно приведены в статье Т.М. Тиуновой в настоящем сборнике (с.35).

Результаты исследований

Распределение аллохтонной органики на участке

В период с 24 апреля по 18 июля 1993 г. были прослежены изменения количества аллохтонной органики на 1 м² и всего экспериментального участка реки для весенне-летнего периода (табл. 1). После схода ледового покрова (24 апреля) количество листового опада на плесе и перекате было практически одинаково. Затем началось интенсивное пополнение как плеса, так и переката листовым опадом, который к 9 мая увеличился более чем в три раза на плесе и в два раза на перекате. Повышение воды в начале июня повлекло за собой резкое уменьшение количества листового опада и на плесе, и на перекате. Дальнейшее повышение воды в конце июня вновь привело к резкому увеличению в

Таблица 1

**Количественные показатели аллохтонной органики на обследованном участке р. Кедровая
в весенне-летний период 1993 г.**

Данные	24 апреля		9 мая		24 мая		10 июня		26 июня		18 июля	
	плес	перекат	плес	перекат	плес	перекат	плес	перекат	плес	перекат	плес	перекат
Площадь участка, м ²	366	326	296	282	314	260	388	316	404	362	440	374
Средняя масса листового опада, г/м ²	7,65	8,90	32,4	19,5	10,8	23,5	3,35	13,9	25,0	126,1	26,8	21,2
Общая масса листового опада, кг	2,8	2,9	9,6	5,5	3,4	6,1	1,3	4,4	10,1	45,6	11,8	7,9
Численность животных, экз./м ³	54		166		354		144		809		362	

Примечание. Аллохтонная органика дана в единицах сухой массы.

реке листового опада, который достиг на перекате самого высокого показателя в весенне-летний период – 126,1 г/м². 18 июля отмечен самый высокий уровень воды в реке в исследованный период. При этом количество листового опада на плесе незначительно увеличилось, а вот на перекате резко уменьшилось – с 126,1 до 21,2 г/м².

Распределение листового опада на участке плес–перекат показано на рис. 1. 24 апреля листовой опад относительно равномерно был распределен на всем обследованном участке реки. Подобная картина отмечена 10 июня и 18 июля. 9 мая и 26 июня массовые локальные скопления листового опада приходились на перекат, ближе к сливу, а 24 мая – на плес.

Распределение листового опада на участке плес–перекат не зависело от скорости и глубины потока (рис. 2).

Распределение на участке *Gammarus koreanus*

Распределение гаммарид на участке плес–перекат в течение весенне-летнего периода было весьма неравномерным (рис. 1). Так, 24 апреля гаммарусы довольно равномерно населяли площадь исследованного участка. Лишь на перекате в районе пятой линии на глубине 20 см при скорости течения 0,6 м/с отмечено скопление животных. В этот период в пробах отмечены в основном взрослые особи, численность которых была минимальна (55 экз./м²) (табл. 1). Именно для этого периода отмечено несовпадение локальных скоплений животных и листового опада (рис. 1). К 9 мая численность гаммарид на участке возросла практически втрое и составила в среднем 166 экз./м². Это, по-видимому, связано с интенсивным расселением животных, мигрирующих из ключей. Наиболее крупные локальные скопления животных наблюдалась на перекате на первых пяти линиях на глубинах 15-25 см при скорости течения 0,4-0,6 м/с и в зоне слива на линиях 14-17 (глубина 14-26 см, скорость течения 0,6-0,9 м/с). При этом характерно совпадение крупных скоплений *G. koreanus* с таковыми листового опада (рис. 1, В). 24 мая отмечено дальнейшее увеличение численности животных, которая достигла в среднем для участка 350 экз./м², что вызвано началом отрождения молоди. Гаммарусы в этот период многочисленны как на перекате, так и на плесе (рис. 1, С). Однако их численность резко снижается в зоне слива. Как и в предыдущий период, основные локальные скопления животных и листового опада совпадают. В период исследований 10 июня отмечено снижение численности гаммарид на участке до 140 экз./м². По-видимому, это связано, в первую очередь, с гибелью части перезимовавших и отметавших молодь особей и началом подъема воды в реке, за счет которого площадь участка увеличилась до 704 м² (табл. 1). В то же время, несмотря на продолжение подъема уровня воды в реке, к 26 июня численность *G. koreanus* достигла максимума для всего периода исследования и составила 809 экз./м². Именно на этот период приходится массовое отрождение молоди животных. Так, на одной из линий численность гаммарид достигала 5876 экз./м². Из них только что

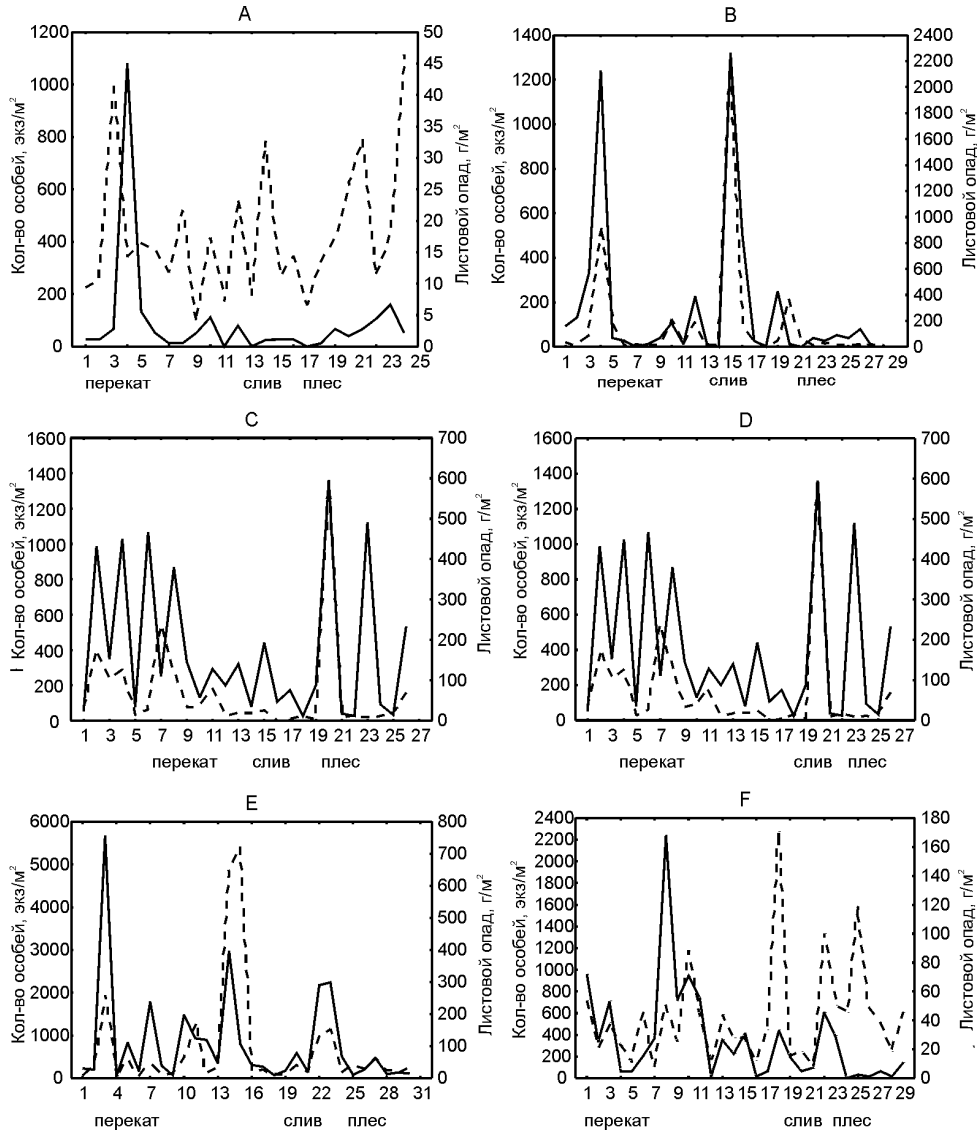


Рис. 1. Распределение *Gammarus koreanus* (—) и листового опада (---) на участке плес–перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г. А – 24 апреля, В – 9 мая, С – 24 мая, D – 10 июня, Е – 26 июня, F – 18 июля

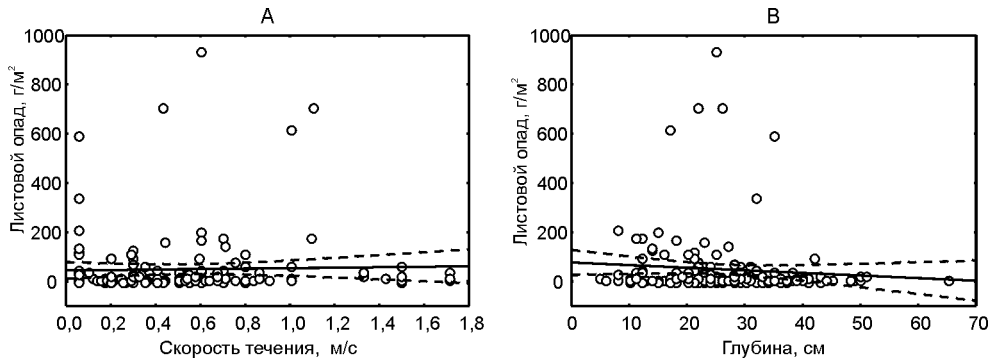


Рис. 2. Зависимость распределения листового опада от скорости (А) и глубины (В) потока на участке плес–перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г.

отродившаяся молодежь составляла 92%. Основные скопления животных наблюдались в зоне переката в районе 6-й линии (глубина 27 см, скорость течения 0,71 м/с). Подобная картина отмечена и 18 июля. В то же время численность животных на участке снижается до 360 экз./м² при увеличении площади дна до 814 м². Именно для этого периода отмечено несовпадение скоплений гаммарид и листового опада. При этом отмечено смещение пиков последних на участок плеса (рис. 1, Е).

Таким образом, отмечено, что в весенне-летний период *G. koreanus* предпочитает заселять перекат, и лишь в определенные периоды относительно равномерно населяет весь участок. В весенне-летний период идет интенсивное отрождение молодежи, за счет чего численность животных увеличивается с 53 экз./м² в апреле до 809 экз./м² в июне.

Распределение *Gammarus koreanus* на участке в зависимости от факторов среды обитания

Скорость течения. На рис. 3 показана зависимость распределения гаммарид на участке от скорости течения. Как видно, во все периоды исследования для животных нет четко выраженной взаимозависимости между распределением и скоростью течения. Коэффициент корреляции был довольно низким и изменялся от -0,26 до 0,25. При этом наиболее предпочитаемые скорости течения гаммаридами, в местах их обитания, лежали в диапазоне 0,1-0,7 м/с (рис. 4).

Глубина потока. При распределении на участке реки для гаммарид отмечена высокая изменчивость по отношению к глубине потока в весенне-летний период (рис. 5). Так, 24 апреля *G. koreanus* проявлял толерантность по отношению к глубине, а уже 9 и 24 мая распределение животных имело слабую положительную зависимость от глубины потока. Именно в эти периоды площадь дна реки была минимальной (табл. 1). В последующие периоды отношение животных к глубине меняется и становится отрицательным. И хотя 10 июня эта зависимость невысока ($r = -0,21$), тенденция к предпочтению гаммаридами участков с небольшими глубинами хорошо просматривается. Для этого периода характерно поднятие уровня воды в реке, вызванного обильными дождями. В последующие периоды (26 июня и 18 июля) отрицательная зависимость распределения животных от глубины потока хорошо выражена. Коэффициент корреляции достигает -0,61. Это было вызвано продолжающимся подъемом уровня воды в реке. При этом площадь дна исследованного участка достигает максимума для весенне-летнего периода исследования и составила 440 м² для плеса и 374 м² для переката, что практически в 1,5 раза выше таковых показателей за 9 мая (табл. 1).

В весенне-летний период амфиподы в местах обитания встречены в широком диапазоне глубин (от 5 до 51 см), но при этом предпочитали заселять участки с глубиной 11-29 см (рис. 4).

Аллохтонная органика. На протяжении периода исследований распределение гаммарид на участке было связано положительной зависимостью с количеством листового опада (рис. 6). Исключение составили результаты за 24 апреля, когда животные проявляли толерантность по отношению к аллохтонной органике. Наиболее высокая связь отмечена 9 мая и 24 июня, когда коэффициент корреляции составил 0,88 и 0,60, соответственно. В последующие периоды (10 июня-18 июля) зависимость несколько ослабевает. При этом коэффициент корреляции снижается с 0,50 до 0,23 (рис. 6). Как уже отмечалось выше, это могло быть ответной реакцией на подъем уровня воды в реке и тех изменений, которые происходили в перераспределении аллохтонной органики (рис. 1).

Скорость переработки листового опада гаммаридами

Результаты экспериментальных данных по скорости переработки листового опада *G. koreanus* представлены в табл. 2. Видно, что скорость потребления листьев исследованных видов деревьев заметно различалась. Так, скорость переработки листьев липы в три раза выше, чем дуба. Клен, ива и ольха занимают промежуточное место. Соответст-

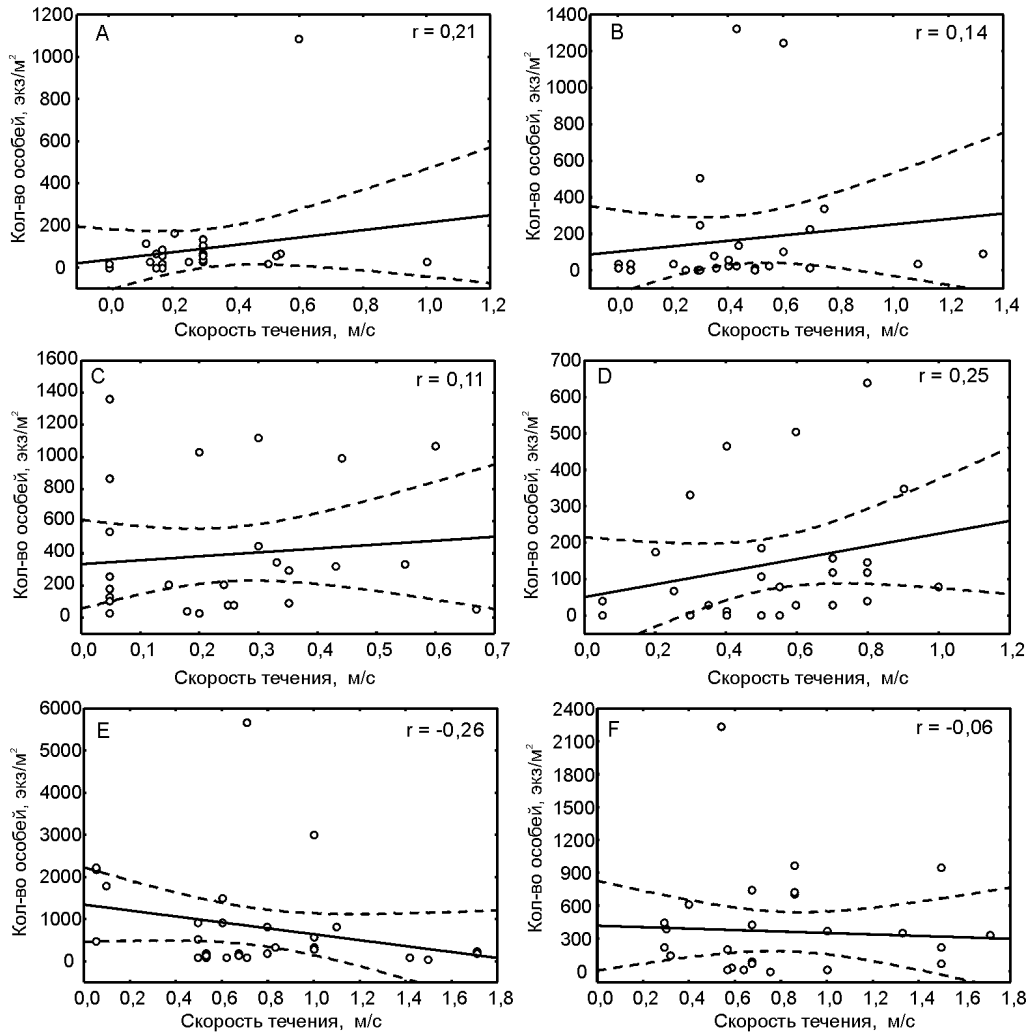


Рис. 3. Зависимость распределения *Gammarus koreanus* от скорости течения на участке плес-перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г. А – 24 апреля, В – 9 мая, С – 24 мая, D – 10 июня, E – 26 июня, F – 18 июля

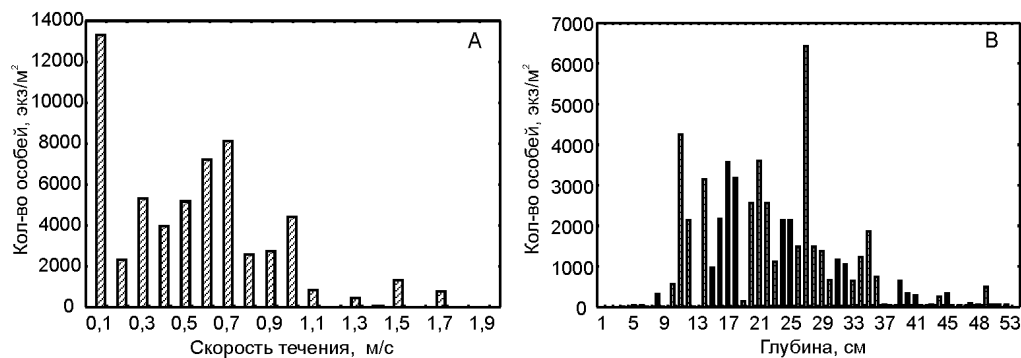


Рис. 4. Скорости течения (А) и глубина (В), заселяемые *Gammarus koreanus* на обследованном участке реки в весенне-летний период 1993 г.

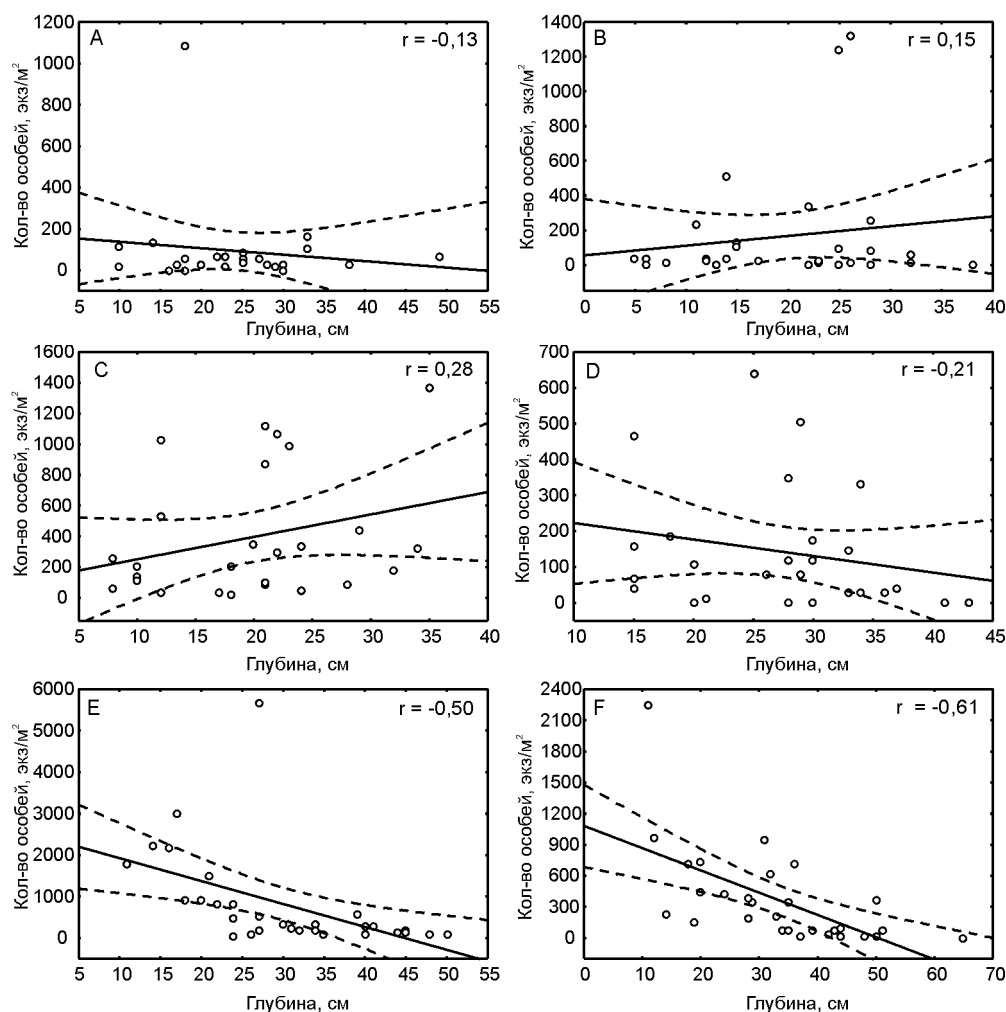


Рис. 5. Зависимость распределения *Gammarus koreanus* от глубины потока на участке плес-перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г. А – 24 апреля, В – 9 мая, С – 24 мая, D – 10 июня, E – 26 июня, F – 18 июля

Таблица 2

Суточный рацион (г, кал/сут) *Gammarus koreanus* с учетом калорийности листового опада (приведено к 12°C)

Вид пищи	Содержание сух. в-ва в листьях, %	Калорийность листьев, кал/мг сух. в-ва	Число измерений	Средняя масса особи, мг	Суточный рацион, кал/сут	% от массы тела животного
Липа	27,4	4,93	8	54,6	8,72	11,9
Клен	27,6	4,67	6	47,6	7,28	11,9
Ива	30,6	4,64	5	53,6	5,67	10,1
Ольха	30,6	4,64	7	49,7	5,94	8,5
Дуб	44,2	4,44	7	53,4	4,10	3,4

венно суточный рацион колебался от 4,1 до 8,72 кал/сут, что от массы тела животных составляло 3,4-11,9%. Это в первую очередь связано с содержанием сухого вещества в листьях, которое у липы и дуба различается, например, более чем в 1,5 раза. Калорийность массы сухого вещества листьев практически не различалась и изменялась в пределах 4,44-4,93 кал/мг сухого вещества.

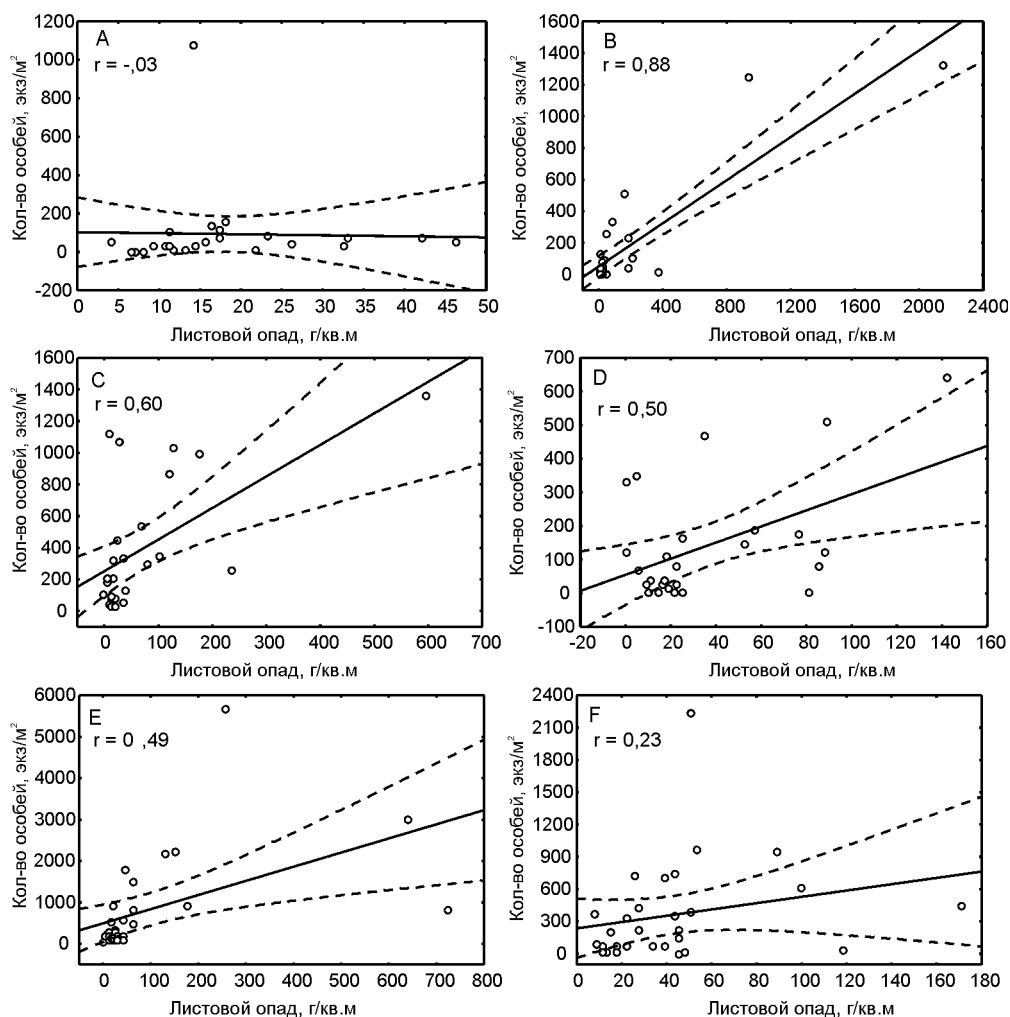


Рис. 6. Зависимость распределения *Gammarus koreanus* от количества листового опада на участке плес-перекат р. Кедровая в весенне-летний период 1993 г. А – 24 апреля, В – 9 мая, С – 24 мая, D – 10 июня, E – 26 июня, F – 18 июля

Зависимость скорости обмена (Q , млО/особь час) от массы тела (W , г) у *G. koreanus* может быть выражена уравнением:

$$Q = (0,141 \pm 0,041) W^{(0,869 \pm 0,056)}$$

Уравнение рассчитано по 25 измерениям. Коэффициент корреляции составил 0,96.

На основании полученного уравнения рассчитаны минимальные пищевые потребности, которые необходимы для удовлетворения энергетического обмена гаммарид. Имея реальные размеры рациона, можно судить об обеспеченности организма энергией, необходимой для жизнедеятельности животного. В табл. 3 приведены величины минимальных пищевых потребностей для *G. koreanus* при кормлении их листьями различных видов деревьев. При этом было использовано равенство, предложенное Л.М. Суценой (1975):

$$r_{\min} = (Q_{24} q 100 / c U^{-1}) 100 / W,$$

где r_{\min} – минимальный суточный рацион, %; Q_{24} – количество кислорода, потребленное животным в процессе дыхания за сутки, млО/ особь/ ч; q – оксикалорийный коэффициент, равный 4,86 кал/мл; c – калорийность потребленной пищи, кал/мг сырого веса; U^{-1} – усвояемость, %; W – сырая масса животного, мг.

При величине ассимиляции 30-60% установленные величины рациона вполне достаточны для обеспечения энергетических затрат животными. Реальный суточный рацион превышает минимальные пищевые потребности, т.е. вполне достаточен для обеспечения всех процессов жизнедеятельности (табл. 3).

Таблица 3

Минимальные пищевые потребности (% массы тела) *Gammarus koreanus*, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции (приведено к 12°C)

Вид пищи (листья)	Величина ассимиляции			Сут. рацион, % от массы тела	Масса тела, мг
	30%	40%	60%		
Липа	5,9	4,4	3,0	11,9	54,6
Клен	6,3	4,7	3,2	11,9	47,6
Ива	5,7	4,2	2,8	10,1	53,6
Ольха	5,7	4,3	2,9	8,5	49,7
Дуб	4,1	3,1	2,1	3,4	53,4

Основываясь на суточном рационе животных, их численности на 1 м², количестве листового опада на м² и данных по площади дна реки, было рассчитано суточное потребление листового опада. Приняв, что 24 апреля и 9 мая популяция представлена взрослыми особями, а в остальные периоды доля их составляет около 50% от общей численности гаммарид, суточное потребление листового опада составило в среднем около 1% запасов аллохтонной органики (табл. 4).

Таблица 4

Параметры для оценки суточного потребления листового опада *Gammarus koreanus*

Параметр	Сроки исследования					
	24 апреля	9 мая	24 мая	10 июня	26 июня	18 июля
Площадь участка, м ²	692	578	574	704	766	814
Численность взрослых особей, экз./м ²	54	166	177	72	404	181
Средняя масса листового опада, г/м ²	8,27	25,95	17,1	8,62	75,6	24,0
Кол-во потребленной пищи в сутки, кал (%)	236 (0,9)	608 (0,87)	644 (1,41)	321 (1,12)	1962 (0,73)	934 (1,02)

Таким образом, полученные величины суточных рационов, состоящих из листьев различных видов деревьев, вполне обеспечивают пищевые потребности *G. koreanus*. Количество листового опада, постоянно находящееся в реке, намного превышает необходимую величину пищевого ресурса популяции гаммарид.

Минерализуя в реке органическое вещество листового опада со скоростью 2,1-6,5 мг/сут, амфиоды в виде фекальной продукции переводят ее в более доступную для других водных животных форму. Величина калорийности фекалий *G. koreanus* высока, она составляет в среднем 3,76 кал/мг сух. в-ва.

Выводы

1. Листовой опад относительно равномерно распределен на участке реки плес-перекат. Его распределение не зависит от скорости и глубины потока.

2. В весенне-летний период *G. koreanus* предпочитает заселять перекат, и лишь в определенные периоды относительно равномерно населяет весь участок. Во второй половине июня идет интенсивное отрождение молоди в реке, достигая максимальной численности животных – 809 экз./м².

3. Распределение *Gammarus koreanus* в реке не зависит от скорости течения. По отношению к глубине потока отмечена высокая изменчивость. В межень *G. koreanus* проявляет толерантность по отношению к глубине, а в период поднятия уровня воды распределение животных имеет отрицательную связь с глубиной потока. Распределение гаммарид на участке с количеством листового опада связано положительной зависимостью.

4. Скорость переработки листьев липы в три раза выше, чем листьев дуба; клен, ива и ольха занимают промежуточное место. Установленный суточный рацион животных (4,1 до 8,72 кал/сут) вполне достаточен для обеспечения всех процессов жизнедеятельности. Ежедневное суточное потребление листового опада гаммаридами составляло в среднем около 1% запасов аллохтонной органики.

Благодарности

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке гранта "Закономерности функционирования речных экосистем в условиях муссонного климата" Дальневосточным отделением РАН.

Литература

- Кляшторин Л.Б., Мусаева Э.И. Применение кислородных электродов для измерения скорости дыхания планктонных животных // Океанология. 1977. Т. 17, вып. 5. С. 901–905.
- Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 86–108.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь". Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 126–159.
- Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–21.
- Суценыя Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.