

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 577.472(28); 591.53

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АМФИБИОТИЧЕСКИХ НАСЕКОМЫХ
РАЗЛИЧНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП В ГОРНЫХ И СТЕПНЫХ РЕКАХ
ЗАПАДНОЙ ТУВЫ

© 2010 г. Л. В. Петрожицкая*, В. И. Родькина*, В. В. Заика**

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

**Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН,
667007 Республика Тыва, Кызыл, ул. Интернациональная, 117а,
e-mail: sek2@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 25.06.2008 г

Исследовано распределение амфибиотических насекомых (поденок, веснянок, ручейников и мошек) на преимагинальных фазах в водотоках горно-степных ландшафтов Западной Тувы, расположенных на высотах 500–2200 м над уровнем моря. Выявлен таксономический состав, прослежено пространственное распределение, выделены высокогорный, среднегорный и низкогорно-равнинный типы сообществ амфибионтов. Проведен анализ трофической структуры сообществ в экологических профилях от верховий до низовий рек.

Ключевые слова: амфибиотические насекомые, таксономическая и трофическая структуры, пространственное распределение, горные и степные реки Западной Тувы.

ВВЕДЕНИЕ

Тува расположена на северной границе Центральной Азии, где представлены как тундровые и горно-таежные, так и степные аридные биоценозы, позволяющие провести сравнение по разнообразию и структуре таксоценов в градиенте факторов среды. Амфибиотические насекомые широко распространены благодаря различным адаптациям на преимагинальных фазах развития, в проточных водоемах они составляют >50% населения, иногда достигая 99% по биомассе и плотности [6, 7]. В гидроценозах они рассматриваются как макрозообентос, в состав которого входят поденки, ручейники, веснянки и двукрылые насекомые, из которых авторами изучены мошки (Diptera, Simuliidae) как типичные обитатели проточных водоемов. Амфибионты находят возможности для существования в водотоках на различных субстратах — перифитоне, каменистых и мягких грунтах. Население поверхностей камней представлено преимущественно смешанными перифито-бентосными сообществами [19]. Поденки и веснянки имеют сглаженную уплощенно-вытянутую форму тела, активно перемещаются по поверхности субстрата в поисках пищи и убежищ для их существования. Ручейники и мошки менее подвижны и снабжены приспособлениями для фиксации на поверхности субстрата. Кроме фиксирующих приспособлений, для разных групп насекомых характерны и различные типы питания,

что отражает многообразие компонентов гидроценозов.

Фаунистический состав гидробионтов речных и озерных систем изучен на большей части территории Тувы и отдельных районов Монголии [1, 3–5, 11, 12, 14, 16]. Однако западные районы Тувы оставались малоизученными. Бассейн р. Хемчик граничит с Юго-Восточным Алтаем, Западным Саяном и бессточной Котловиной больших озер, относящейся к Центральной Азии, что позволяет сравнить фауны сопредельных территорий и выявить особенности распространения таксонов в горах Южной Сибири.

Цель работы — изучение таксономического состава и пространственного распределения амфибиотических насекомых в водотоках бассейна р. Хемчик с последующим анализом трофической структуры сообществ макрозообентоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в первой половине лета 2004 г. в бассейне р. Хемчик и в верхней зоне Саяно-Шушенского водохранилища, относящихся к бассейну р. Улуг-Хем (Верхний Енисей). Всего исследовано 15 водотоков (рис. 1). Пробы отбирали на ландшафтно-экологических профилях от верховий до низовий рек. В каждой точке обследован участок реки в 10 м и взято ≥5 проб, данные по которым усреднены. Амфибиотические насекомые на преи-

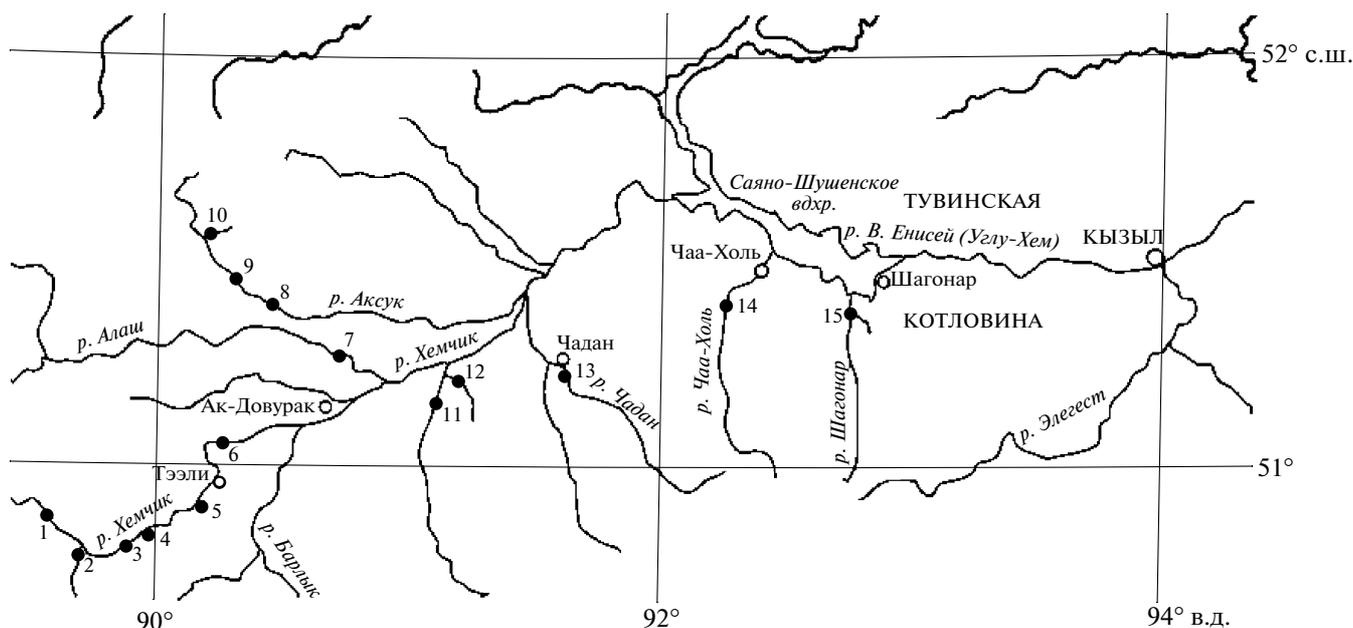


Рис. 1. Места отбора проб: 1 – р. Хемчик выше впадения р. Чинге-Хем, 2 – р. Чинге-Хем, 3 – р. Хемчик выше пос. Бай-Тал, 4 – протока р. Хемчик у пос. Бай-Тал, 5 – мелиоративный канал выше пос. Тээли, 6 – р. Хемчик между пос. Тээли и Ак-Довурак, 7 – р. Алаш, 8 – р. Аксук (среднее течение), 9 – верховье р. Аксук, 10 – безымянная речка, приток р. Аксук, 11 – р. Чыргакаы, 12 – р. Шеми, 13 – р. Чадан, 14 – р. Чаа-Холь, 15 – слияние рек Торгалык и Шагонар.

магинальных фазах развития собраны ручным способом и с помощью гидробиологического сачка.

Насекомых определяли до вида в соответствии с современной системой [2, 4, 5, 17, 22]. Сообщества амфибионтов рассматривали по приуроченности к зональным гидрологическим подразделениям продольного профиля рек согласно классификации Иллиеса и Ботошаняну [28]. При анализе распределения сообществ использовали показатели абиотических и биотических факторов: абсолютную высоту местности над уровнем моря, температуру воды, скорость течения, гранулометрический состав грунта, удельную электропроводность воды, наличие образцовой субстрата. Регистрацию показателей температуры, рН и общей минерализации воды, оцененной через интегрированный показатель удельной электропроводности [25], проводили с помощью портативного анализатора Анион 7051 фирмы “Инфраспак-Аналит” (г. Новосибирск). Для корректного сопоставления результатов и получения истинных значений измеряемых параметров применяли режим автоматической температурной компенсации с пересчетом к 25°C. При оценке состава грунта использовали следующие размерные характеристики: >50 см – валуны, 20–50 см – камни, 5–20 см – крупный гравий, 0,2–5 см – мелкий гравий, <0,2 см – песок, ил и глина.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В бассейне р. Хемчик выявлено 25 видов поденок (Ephemeroptera), 6 – веснянок (Plecoptera), 11 –

ручейников (Trichoptera), 24 – мошек (Diptera, Simuliidae), всего 66 видов амфибионтов.

Исследуемые группы насекомых преимагинальных фаз обнаружены во всех обследованных водотоках, расположенных в различных высотных-растительных поясах. Ландшафтно-биотопические характеристики водотоков приведены в табл. 1. Водотоки бассейна р. Хемчик относятся к ритралу с явным выделением эпи- и метаритрала, в то время как водотоки, характеризующиеся как гипоритраль, прослеживаются в нижней части профиля, на выположенных низкогорных участках и хорошо прогреваемых элементах рельефа, но их границы не могут быть выделены достаточно четко [13].

Таксономический состав, относительное обилие и распределение исследованных групп амфибиотических насекомых по экологическим профилям даны в табл. 2. Поденки представлены наиболее полно в таежной эфиритрале верховий р. Хемчик и степной метаритрале с элементами гипоритрале верхнего течения р. Улуг-Хем, что составляет соответственно 48 и 36% общего числа выявленных видов. Таежные и степные таксоцены поденок различаются по суммарному числу видов – 17 и 14 соответственно. Различия проявляются также на уровне фоновых видов. Так, в горно-таежных водотоках в ранге многочисленных отмечены *Epeorus maculatus*, *Rhithrogena cava*, *Baetis pseudotermicus* и *Ephemerella lepnevae*. По мере перехода рек в низкогорные степные участки наблюдается значительное изменение биотопических условий, что приводит к перестройкам в структуре таксоценов. Исчезают

Таблица 1. Ландшафтно-биотопические характеристики водотоков Западной Тувы

Район исследования	Растительный пояс	Абсолютная высота над уровнем моря, м	Температура воды, °С	Удельная электропроводность воды, мкСм/см	Гидробиологическая зона
Верховье р. Хемчик	Тундра	>1900	7–9	10–20	Эпиритраль
	Тайга	1300–1900	8–10	30–120	»
	»	900–1300	10–12	50–70	Метаритраль
	Горная степь	900–1200	10–14	50–100	»
Среднее течение р. Хемчик	Степь	500–900	11–14	300–350	»
Верховье р. Улуг-Хем	»	500–600	13–18	200–400	Метаритраль, гипоритраль

Epeorus maculatus и *Ephemerella lepnevae*, широко представленные на каменистых грунтах верхних участков профиля, появляются *Epeorus pellucidus* и *Ephemerella nuda*. Несмотря на различия в таксономическом составе поденок рассматриваемых биотопов, отмечены виды, встречающиеся как в таежных, так и степных участках профиля, суммарно в 4–5 биотопах. К их числу относятся *Rhithrogena cava* и *Baetis pseudotermicus*.

Сравнение таксономического состава поденок бассейна р. Хемчик с таковым сопредельных территорий показало, что наибольшее фаунистическое сходство проявляется с Тувинской котловиной (60%) и Монголией (52%), наименьшее – с Тоджинской котловиной (35%).

Веснянки немногочисленны, встречаются эпизодически, что объясняется ранним вылетом имаго и отсутствием на период сборов личинок большинства видов. Видовой состав веснянок горно-таежных и степных водотоков существенно различается. В верховьях рек чаще встречается *Triznaka longidentata*.

Разнообразие ручейников в бассейне р. Хемчик невелико. В таежной эпиритрали и горно-степной метаритрали отмечены 3 вида. В верховье р. Улуг-Хем их число увеличивается до 8. Виды *Brachicentrus americanus* и *Apatania crymophila* относятся к фоновым, зарегистрированы в 4–5 биотопах, различающихся по многим биотопическим показателям. Равнинно-степные таксоцены ручейников характеризуются тем, что в ранге обычных видов отмечены *Rhyacophila sibirica*, *Glossoma intermedium* и *Halesus tessellatus*. Сходство видового состава ручейников бассейна р. Хемчик с таковым окружающих территорий выражено менее, чем у поденок: с Монголией – 38, с Тувинской котловиной – 33, с Тоджинской – 17%.

Мошки по числу таксонов сопоставимы с поденками. Основу фауны составляют виды из родов *Cnetha*, *Gnus* и *Simulium*, на их долю приходится 46% видов, известных для Западной Тувы. В распределении по ландшафтно-экологическому профилю от-

мечается постепенное увеличение числа видов мошек от тундровых и таежных к степным водотокам (от 4 до 13 видов соответственно). При этом прослеживаются различия по составу и структуре таксоценов мошек отдельно взятых биотопов профиля. Одновременно отмечаются виды, обитающие в нескольких типах биотопов. Так, тундровые и таежные водотоки верхнего бассейна р. Хемчик в целом различны по составу мошек, сходство проявляется в присутствии *Helodon alpestris*, абсолютно доминирующего на высокогорных участках. Водотоки среднегорной части верхнего течения р. Хемчик, относящиеся к таежной и горно-степной метаритрали, объединяют присутствующие там виды рода *Gnus* (*G. corbis*, *G. decimatum* и *G. albipes*), различия выражены в структуре таксоценов. В таежной части доминируют мошки *Gnus albipes*, в горно-степной – *Archesimulium vulgare*. В то же время вся склоново-транзитная часть профиля представляет континуум для обитания мошек *Helodon alpestris*, *Gnus corbis*, *G. decimatum*, *Metacnephia crassifistula* и *Archesimulium vulgare*. Среднее течение р. Хемчик имеет выраженный степной облик, в водотоках проявляются аккумулятивные процессы, что приводит к появлению видов, адаптированных к данным условиям, и наблюдается смена доминантов – *Simulium reptans* и *S. promorsitans*. Верхнее течение р. Улуг-Хем, рассматриваемое как верхняя зона Саяно-Шушенского водохранилища, характеризуется полной перестройкой в структуре сообществ мошек, в ранге доминантов отмечены *Cnetha pugetensis* и *Tetisimulium alajense*.

Сравнение таксономического состава мошек бассейна р. Хемчик и сопредельных территорий свидетельствует о значительной степени их сходства: 75% – с фауной мошек Убсунурской котловины (территория Тувы), 64 – Тувинской котловины, 54 – Юго-Восточного Алтая (бассейны рек Чуя и Башкаус), 44% – Западного Саяна (бассейн р. Абакан). Несколько ниже сходство с фауной Тоджинской котловины и Монголии (32 и 38% соответственно).

Таблица 2. Таксономический состав и трофическая характеристика амфибионтов в водотоках Западной Тувы

Вид	Р. Хемчик					Р. Улуг-Хем	Трофическая характеристика
	верховье				среднее течение	верховье	
	I	II	III	IV	V	VI	
Поденки (Ephemeroptera)							
<i>Epeorus aesculatus</i> Iman. (?)	—	—	1	—	—	—	Подбиратели
<i>E. maculatus</i> Tsh. (?)	1	3	—	—	—	—	Соскребаатели
<i>E. (Belovius) pellucidus</i> Brod.	—	—	—	—	1	1	Подбиратели
<i>E. sp.</i>	—	1	—	—	—	—	»
<i>Rhithrogena (Cinygmula) cava</i> Ulmur	—	3	1	1	1	2	Соскребаатели
<i>R. (C.) grandifolia</i> Tsh. (?)	1	—	—	—	1	1	Подбиратели
<i>R. (C.) hirasana</i> Iman. (?)	—	—	1	—	—	1	»
<i>R. (C.) kurensis</i> (Bajk.)	—	—	—	—	1	—	»
<i>R. (C.) putoranica</i> Kluge	—	1	—	—	—	—	»
<i>R. sibirica</i> Brod.	—	1	—	—	—	—	»
<i>Amaletus inopinatus</i> Eatn.	—	1	—	1	1	—	»
<i>Baetis (Acentrella) bicaudatus</i> Dod.	—	1	—	—	—	—	»
<i>B. (A.) gr. lapponicus</i>	1	—	1	—	—	—	»
<i>B. (A.) sibiricus</i> Kazl.	—	1	—	—	—	—	»
<i>B. (A.) sp.</i>	—	—	—	1	—	1	»
<i>B. fuscatus</i> L.	—	—	—	—	1	—	»
<i>B. oreophilus</i> Kluge	—	2	—	—	—	—	Подбиратели
<i>B. pseudothermicus</i> Kluge	—	3	1	—	2	2	»
<i>Ephemerella (Ephemerella) aurivillii</i> Beng.	1	—	1	—	—	1	»
<i>E. (Ephemerella) kozhovi</i> Bajak	—	1	—	—	1	—	»
<i>E. (E.) mucronata</i> Bgtn. (?)	1	—	—	—	—	—	»
<i>E. (Torlea) nuda</i> Tsh.	—	—	—	—	—	3	»
<i>E. (T.) ignata</i> Poda	—	—	—	1	—	—	»
<i>E. (D.) lepnevae</i> Tsh.	—	3	—	—	—	—	»
<i>E. (Drunella) triacantha</i> Tsh.	—	—	1	1	—	1	Хищники
Веснянки (Plecoptera)							
<i>Arcynopteryx altaica</i> Zap.-Dulk.	1	—	1	—	—	—	»
<i>Diura sp.</i>	—	1	—	—	—	—	»
<i>Triznaka longidentata</i> Rauser	—	1	—	—	—	—	»
<i>Amphinemura borealis</i> Mart.	—	—	—	—	1	—	Измельчители
<i>Pictetiella asiatica</i> Zw. et Lev.	—	—	—	—	1	1	Хищники
<i>P. (?) sp.</i>	—	1	—	—	1	—	»
Ручейники (Trichoptera)							
<i>Rhyacophila egijnica</i> Schm.	—	—	—	—	—	1	»
<i>R. sibirica</i> Mcl.	—	—	—	—	2	2	»
<i>Brachicentrus americanus</i> Banks	—	2	1	2	1	1	Фильтраторы
<i>Apatania cryptophila</i> Mcl.	—	1	1	2	1	1	Соскребаатели
<i>Asynarchus lapponicus</i> Zett.	—	—	—	—	—	1	Фильтраторы
<i>Ecclisomyia digitata</i> Mart.	1	—	—	—	—	—	»
<i>Glossoma altaica</i> Mart.	—	—	—	—	—	1	»

Таблица 2. Окончание

Вид	Р. Хемчик					Р. Улуг-Хем	Трофическая характеристика
	верховье				среднее течение	верховье	
	I	II	III	IV	V	VI	
<i>G. intermedium</i> Klap.	—	—	—	—	—	2	Соскребатели
<i>Goera</i> sp.	—	—	—	1	—	—	»
<i>Halesus tessellatus</i> Ramb	—	—	—	—	—	2	»
<i>Mystrophora</i> sp.	—	1	—	—	—	—	»
Мошки (Diptera)							
<i>Prosimulium hirtipes</i> (Fries)	1	—	—	—	—	—	Фильтраторы
<i>P. pecticrassum</i> Rubz.	1	1	1	—	—	—	»
<i>Helodon alpestris</i> (Dor., Rubz. et Vlas.)	3	2	1	—	—	—	»
<i>Metacnephia crassifistula</i> (Rubz.)	1	1	1	—	—	—	»
<i>M. edwardsiana</i> (Rubz.)	1	—	1	—	—	—	»
<i>M. kirjanovae</i> (Rubz.)	1	1	—	—	—	2	»
<i>Cnetha bicornis</i> (Dor., Rubz. et Vlas.)	—	—	—	1	1	2	»
<i>C. cornifera</i> Yank.	—	1	—	1	—	—	»
<i>C. curvans</i> (Rubz. et Carls.)	—	—	—	—	1	—	»
<i>C. pugetensis</i> (Dyar et Shan.)	—	—	—	—	—	3	»
<i>C. verna</i> (Macq.)	—	—	—	1	1	1	»
<i>Gnus acrotrichum</i> (Rubz.)	—	—	—	—	2	1	»
<i>G. albipes</i> Rubz.	—	—	3	2	2	2	»
<i>G. corbis</i> (Twinn)	1	3	2	2	2	—	»
<i>G. decimatum</i> (Dor., Rubz. et Vlas.)	—	2	1	1	2	1	»
<i>G. saccatum</i> Rubz.	—	—	—	—	1	—	»
<i>Tetisimulium alajense</i> (Rubz.)	—	—	—	2	2	3	»
<i>T. latimentum</i> (Rubz.)	—	—	—	2	1	1	»
<i>Odagmia ornata</i> (Mg.)	—	—	—	—	1	2	»
<i>Archesimulium vulgare</i> (Dor., Rubz. et Vlas.)	1	1	2	3	1	2	»
<i>Simulium aemulum</i> Rubz.	—	—	—	—	—	1	»
<i>S. flavidum</i> (Rubz.)	—	—	1	1	2	—	»
<i>S. reptans</i> (L.)	—	—	—	—	3	—	»
<i>S. promorsitans</i> Rubz.	—	—	—	2	3	—	»

Примечание. I – тундра, эфиритраль, II – тайга, эфиритраль, III – тайга, метаритраль, IV – горная степь, метаритраль, V – степь, метаритраль, VI – степь, метаритраль-гипоритраль; 1 – единичные (<1.3% в структуре доминирования), 2 – обычные (1.3–12.4%), 3 – многочисленные (>12.5%); “?” – идентификация проведена по личинкам младших возрастов, что не позволило с уверенностью утверждать принадлежность к данному виду.

Существование проточного водоема обуславливает наличие биотопических отношений между разными группами и видами организмов, соответственно устанавливаются определенные трофические связи, характеризующие функциональную составляющую гидроценоза [8, 23]. При исследовании реофильного комплекса амфибиотических насекомых в бассейне р. Хемчик проведен первичный анализ трофической структуры в целом с учетом об-

щих сведений по трофике отдельных видов амфибионтов.

Трофическая специализация во многом предопределяет морфологические адаптации и место, занимаемое видом в экосистеме – его экоморфу или жизненную форму. Типы жизненных форм зависят в рассматриваемом случае от скорости течения и наличия каменистого грунта [18].

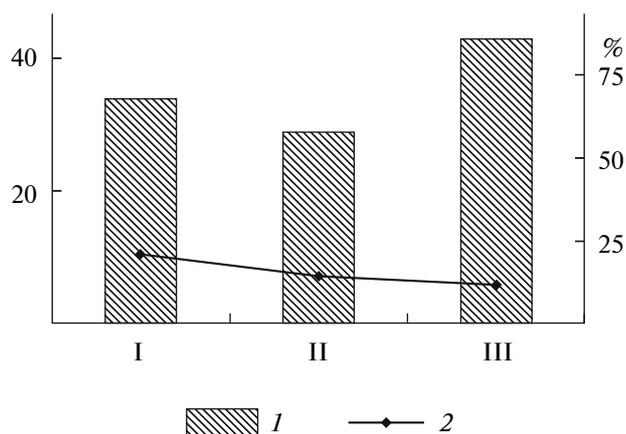


Рис. 2. Распределение амфибиотических насекомых по ландшафтно-экологическим профилям в водотоках Западной Тувы: I – высокогорный тип сообществ, II – среднегорный, III – низкогорно-равнинный; 1 – число видов, 2 – доля хищных видов, %.

В исследованных водотоках личинки поденок составляют значительную часть реофильного населения – 84% общей численности амфибионтов. Хищные поденки представлены одним видом – *Ephemerella (Drunella) triacantha* Tsh. Основную массу составляют личинки поденок альгофагов-соскребателей (*Epeorus maculatus* и *Rhithrogena cava*), которые потребляют исключительно диатомовые водоросли, преобладающие в перифитоне горных и предгорных водотоков [10]. Весомо присутствие видов со смешанным типом питания (*Baetis pseudotermicus*, *B. oreophilus*, *B. sibiricus* и *Ephemerella nuda*), в их рационе входят детрит и водоросли из числа диатомовых и нитчатых.

Нимфы веснянок составляют 10% общей численности. Их хищный и скрытый образ жизни предопределил морфологические типы, которые Н.Ф. Синиченкова [18] подразделила на 10 жизненных форм. Из них в водотоках Тувы встречены только хищные литофильные криптобионты (5 видов) и фитосапро-фитофильный криптобионт (1 вид).

Личинки ручейников немногочисленны, на их долю приходится 3% реофильного бентоса. Они считаются высоко экологически дифференцированными амфибионтами, использующими для питания широкую трофическую базу [9]. В водотоках бассейна р. Хемчик представлены как хищные виды (*Brachicentrus americanus* и *Rhyacophila sibirica*), так и растительноядные со специализированными видами альгофагами, соскребателями диатомовых водорослей с каменистых субстратов (*Halesus tessellatus* и *Glossoma intermedium*). Все перечисленные виды в структуре доминирования относятся к категории обычных видов. Использование в характеристике реофильных ручейников классификации жизненных форм веснянок [18] позволяет отнести их к литофильным криптобионтам.

В бассейне р. Хемчик личинки мошек могут составлять до 30% общей численности в верхних таежных частях профиля, по мере приближения к степным ландшафтам их доля снижается до $\leq 10\%$. Личинки мошек относятся преимущественно к пассивным фильтраторам с выраженными адаптациями ротового аппарата к улавливанию пищевых объектов в потоке воды. Из числа исключений следует выделить специализированных соскребателей из рода *Gymnopaïs*, не выявленных авторами в бассейне р. Хемчик, однако их присутствие отмечено ранее в р. Алаш (левый приток р. Хемчик) [16]. В водотоках таежного пояса в значительном количестве обнаружены личинки мошек из родов *Helodon* и *Prosimulium*, у которых зарегистрировано смешанное питание – в рационе присутствовали детрит, водоросли, личинки мошек младших возрастов и личинки хирономид. В кишечниках личинок мошек *P. pecticrassum* авторами зафиксировано ≤ 8 полуразрушенных головных капсул личинок хирономид и ≤ 3 личинок мошек. В этих же биотопах развиваются личинки мошек *Metacnephia kiryanovi*, *Gnus corbis*, *G. albipes* и *Archesimulium vulgare*, относящихся к типичным фильтраторам с пищевым рационом из детрита и водорослей. По мере снижения высоты местности и увеличения размеров водотоков на подгорных равнинах развиваются мошки только из числа фильтраторов.

Трофическая структура сообществ амфибионтов горных и степных рек Западной Тувы следующая. В количественном отношении многочисленна группа коллекторов-подбирателей (22 вида), на их долю приходится 33% всего состава амфибионтов. Основа этой трофической группы – поденки. Коллекторы-фильтраторы представлены преимущественно мошками (24 вида), немного ручейников (4 вида). В трофической структуре на них приходится 42%. Группа хищников включает 5 видов веснянок, 2 вида ручейников и 1 вид поденок (в сумме 12%). Соскребатели менее представлены: 2 вида поденок и 5 – ручейников (всего 11%). Группа измельчителей самая малочисленная – 1 вид веснянок (2%).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На территории Тувы прослеживаются высотнорастительные пояса от тундровых до опустыненностепных на относительно малых пространствах, что дает возможность провести исследования в течение короткого временного интервала и тем самым нивелировать фактор времени. Для бассейна р. Хемчик получены сведения по распределению и структуре сообществ амфибиотических насекомых по ландшафтно-экологическим профилям, выделено три типа сообществ: высокогорный, среднегорный и низкогорно-равнинный (рис. 2). Указанные типы отмечены для каждой из рассмотренных групп амфибионтов. Высокогорные участки рек не отлича-

ются высоким разнообразием. Сообщества состоят из ограниченного числа видов, отдельные виды могут быть отнесены к числу эвдоминантов, как это наблюдается среди мошек. Наиболее отчетливо различия проявляются в структуре сообществ амфибионтов среднегорно-таежных и низкогорно-степных водотоков, что обусловлено изменением параметров абиотических и биотических характеристик. Так, в верхнем и среднем течении рек выражены эрозионные процессы, в нижнем — аккумулятивные. Водотоки таежной эфиритрали характеризуются каменистым грунтом, каскадным течением, низкими температурой и электропроводностью воды, что связано с близостью к истокам рек и отсутствием источников биогенных загрязнений. Среди поденок и мошек в верхнем течении рек отчетливо выделяются доминанты и субдоминанты (таежная эфиритраль) из числа стенотопных оксифильных реофилов. В среднем течении рек (метаритраль) сообщества последовательно перестраиваются согласно градиенту основных факторов среды. При некотором снижении общего числа видов усложняется структура сообществ, возрастает число сопутствующих видов при сокращении доли доминантов, отмечается полидоминантность в структуре. Нижние участки рек расположены на подгорных степных равнинах, где вследствие снижения уклона местности наблюдается уменьшение скорости течения, повышается температура воды, усиливаются аккумулятивные процессы, способствующие накоплению осадочных материалов и солей, вымываемых из грунтов и продуктов хозяйственной деятельности человека. На этих участках профиля наблюдается полная перестройка сообществ амфибиотических насекомых, хорошо прослеживаемая у поденок, ручейников и мошек.

Пространственное распределение и таксономический состав амфибионтов тесно связаны с физико-географическими условиями изучаемой территории. Так, высокая степень сходства (>50%) таксономического состава амфибиотических насекомых бассейна р. Хемчик с таковым сопредельных территорий объясняется преобладающими горно-степными ландшафтами южных, центральных и западных районов Тувы. Аридные условия этих территорий определяют биотопические характеристики водотоков и структуру сообществ насекомых. Тундровые и горно-таежные ландшафты Западного Саяна и Тоджинской котловины характеризуются большим количеством осадков в летнее время, биотопическими характеристиками водотоков и таксономическим составом, значительно отличающимися от хемчикских. Своеобразие биотопических условий водотоков Западной Тувы находит отражение в таксономическом составе и структуре сообществ каждой отдельно взятой группы амфибиотических насекомых, в различной степени адаптированных к освоению жизненного пространства.

Вопросы трофики представляют один из разделов экологии преимагинальных фаз амфибиотических насекомых, связанный с морфологическими и поведенческими особенностями рассматриваемых таксонов. Питание личинок амфибионтов авторами рассмотрено по классификации Кумминса [26]. Сведения по трофике амфибионтов поверхностных вод России касаются преимущественно поденок, ручейников, веснянок и стрекоз, мошки за редким исключением упоминаются только присутствующими в пробах [2, 6, 8, 9, 20, 21].

Ведущее звено в трофической структуре сообществ амфибиотических насекомых в водотоках Западной Тувы — собиратели из числа фильтраторов и подбиравателей (74% общего видового состава). Роль фильтраторов оказалась значительно выше, чем описываемая в литературных источниках [6]. Возможно, это связано с тем, что ранее при анализе трофической структуры таксономический состав мошек не учитывался. Доля хищников, соскребателей и измельчителей в общей трофической структуре равна 26%, причем представлены они, как правило, в верхних частях профилей.

Основным пищевым ресурсом в горных и предгорных водотоках служат детрит и водоросли (преимущественно диатомовые), входящие в рацион большинства амфибионтов [10, 23, 27]. Роль простейших и бактерий менее значима. Среди мошек и ручейников имеются виды и роды со смешанным типом питания и хищничеством [24, 25].

У мошек смешанный тип питания характерен для представителей нескольких родов из подсемейства *Prosimuliinae*. Так, в бассейне р. Хемчик в водотоках горной тундры и на верхней границе таежного пояса развиваются мошки из родов *Helodon* и *Prosimulium*, способные к пассивному улавливанию более крупных пищевых объектов по сравнению с водорослями и детритом, например личинок хирономид и личинок мошек младших возрастов. Личинки мошек из указанных родов имеют достаточно крупные размеры (длиной до 10–13 мм), не исключено, что они могут прибегать и к активному хищничеству, включая каннибализм [28, 29]. Потребление более калорийной животной пищи дает возможность мошкам в кратчайшие сроки (за два летних месяца — с середины июня до середины августа) при низкой температуре воды ($\leq 10^{\circ}\text{C}$) завершить преимагинальное развитие. Переход личинок к смешанному типу питания позволяет имаго указанных видов насекомых не переходить к дополнительному питанию кровью для созревания и откладки яиц. В среднегорно-таежных водотоках в большом количестве развиваются мошки из родов *Metacnephia*, *Gnus* и *Archisimulium*, встречаются личинки видов из родов *Helodon* и *Prosimulium*. Фильтрующий аппарат (премандибулы) личинок *Metacnephia kiryanovae* более тонкой структуры, количество лучей больше, чем у *Helodon alpestris* и

Prosimulium pecticrassum, соответственно в 2 и 3 раза [15, 16, 22]. Содержимое кишечника личинки *Metacnephia kiryanovae* более тонкое по структуре и мягкое по консистенции и не содержит хитиновых остатков насекомых, имаго не относится к числу кровососов. У личинок *Gnus corbis* и *Archesimulium vulgare* число лучей премандибул в 1.5–2 раза меньше, чем у *Metacnephia kiryanovae*, но больше чем у *Helodon alpestris* и *Prosimulium pecticrassum*. Имаго *Gnus corbis* и *Archesimulium vulgare* относятся к кровососам и нередко нападают на человека в поисках крови.

Проведенное сопоставление фильтрующих элементов ротового аппарата личинок и полученное распределение видов по экологическим профилям позволяет отметить, что трофическая специализация личинок мошек продиктована занимаемой экологической нишей и наличием пищевого ресурса определенной размерной категории. Эта закономерность установлена для многих водных организмов [27]. Что касается мошек, то личинки из рода *Gymnopais*, обитающие в верхних зонах водосбора, специализируются в соскребании доступного перифитона с поверхности камней, личинки из родов *Helodon* и *Prosimulium* переходят в число детрито-зоофагов, личинки из родов *Metacnephia*, *Gnus*, *Archesimulium*, *Tetisimulium*, *Odagmia* и *Simulium* характеризуются как фитодетритофаги. Таким образом, по типу добывания пищи среди личинок мошек отмечены соскребатели и фильтраторы; по пищевому рациону выделяются фитофаги, фитодетритофаги и детритозоофаги. По ландшафтно-экологическим профилям наблюдается перераспределение как таксономического состава, так и трофической структуры таксоценов мошек. В тундровых биотопах обитают соскребатели и присутствуют детритозоофаги, в таежных водотоках широко представлены детритозоофаги и фитодетритофаги, в низкогорных и подгорно-равнинных частях бассейна рек — типичные фитодетритофаги.

В целом для амфибиотических насекомых Западной Тувы отмечается последовательное изменение трофической структуры сообществ от водосборной зоны до низовий рек, что продиктовано общими тенденциями в экологии реофилов. В основной спектр утилизации органического вещества входят водоросли и детрит, что с точки зрения функциональной значимости амфибионтов свидетельствует об участии личинок в биологической очистке проточной воды. Пищевые связи хищников подробно не рассматриваются в работе, однако важно отметить соотношение хищных и нехищных амфибионтов в бассейне р. Хемчик (рис. 2). В целом по бассейну хищники составляют 17%. В верховье на каменисто-валунных грунтах тундровых и таежных водотоков при низкой температуре воды представлены соскребатели, подбиратели и хищники. Доля хищников максимальна (21%). В низовье при выраженных осадочных процессах и повышенной

температуре воды многочисленны фитодетритофаги, доля зоофагов в сообществах снижается до 12%.

Выводы. В водотоках западных районов Тувы сообщества амфибиотических насекомых, включающих мошек, поденок, ручейников и веснянок, характеризуются неоднородностью в продольном профиле рек. Отчетливо различаются высокогорный, среднегорный и низкогорно-равнинный типы сообществ. Наблюдается перераспределение в структуре доминирования, обусловленное градиентом биотопических характеристик в высотно-поясном режиме. Изменяются и трофические характеристики сообществ. Прослеживается постепенная смена способов добывания пищи от соскребания и хищничества в верхних водосборных зонах преимущественно к собиранию в нижних участках течения, обусловленная изменением кормовой базы в водотоке. Личинки амфибиотических насекомых питаются водорослями, детритом и мелкими насекомыми с избирательностью в выборе кормовых объектов по размерной категории.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 06-04-48083, частично № 08-04-00698).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Галгош Й.* Мошки (Diptera: Simuliidae) Монгольской народной республики: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 46 с.
2. *Жильцова Л.А.* Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognatha. СПб.: Наука, 2003. 538 с.
3. *Заика В.В.* Фауна беспозвоночных животных поверхностных вод Алтае-Саянского горного региона // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск: Горно-Алтай. гос. ун-т, 1993. С. 33–35.
4. *Заика В.В.* Атлас-определитель водных беспозвоночных Тувы и Западной Монголии. Ч. 1: Поденки — Insecta, Ectognatha, Ephemeroptera. Кызыл: Тувин. ин-т комплек. освоения природ. ресурсов СО РАН, 2000. 60 с.
5. *Заика В.В.* Атлас-определитель водных беспозвоночных Тувы и Западной Монголии. Ч. 2: Веснянки — Insecta, Ectognatha, Plecoptera. Кызыл: Тувин. ин-т комплек. освоения природ. ресурсов СО РАН, 2000. 60 с.
6. *Кочарина С.Л., Хаменкова Е.В.* Структура сообществ донных беспозвоночных некоторых водотоков бассейна р. Тауй (Магаданская область) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 91–106.
7. *Леванидова И.М.* Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1982. 215 с.
8. *Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А. и др.* Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 74–111.

9. Лепнева С.Г. Ручейники. Фауна СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 1. 562 с.
10. Паньков Н.Н. Значение водорослевых обрастаний в питании беспозвоночных р. Сылва (Пермское Прикамье) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Матер. Международ. конф. Борок, 2003. С. 97–98.
11. Петрожицкая Л.В. Сравнительный анализ видового состава и активности кровососания мошек Тоджинской котловины Тувы // Кровососущие двукрылые и их контроль. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1987. С. 107–110.
12. Петрожицкая Л.В. Структура сообществ мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках Убсунурского заповедника // Глобальный мониторинг и Убсунурская котловина: Тр. IV Международ. симп. М.: Интеллект, 1996. С. 75–76.
13. Петрожицкая Л.В., Родькина В.И. Таксономический состав и ландшафтно-биотопическое распределение мошек (Diptera, Simuliidae) в бассейне реки Хемчик (Западная Тува) // Паразитология. 2007. Т. 41. № 4. С. 241–252.
14. Петрожицкая Л.В., Родькина В.И., Заика В.В. Видовое разнообразие и структура сообществ мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках центральных и южных районов Тувы // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Матер. VII Международ. конф. Кызыл: Тувин. ин-т комплекс. освоения природ. ресурсов СО РАН, 2005. Т. 1. С. 231–235.
15. Рубцов И.А. Мошки. Фауна СССР. М.; Л.: Наука, 1956. 860 с.
16. Рубцов И.А., Виолович Н.А. Мошки Тувы. Новосибирск: Наука, 1965. 64 с.
17. Рубцов И.А., Янковский А.В. Определитель родов мошек Палеарктики. Л.: Наука, 1984. 176 с.
18. Синиченко Н.Ф. Историческое развитие веснянок. М.: Наука, 1987. Т. 221. 137 с.
19. Скальская И.А., Баканов А.И., Жгарева Н.Н. Сравнение трофической структуры зооперифитона и зообентоса // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Матер. Международ. конф. Борок, 2003. С. 114–115.
20. Харитонов А.Ю. Опыт оценки влияния трофических взаимодействий на распределение стрекоз // Проблемы экологии горных регионов. Душанбе: АН Тадж. ССР, 1989. С. 53–57.
21. Чебанова В.В., Улатов А.В., Леман В.Н., Голобкова В.Н. Видовой состав и структура макрозообентоса водотоков в районе Мутновского месторождения парагидротерм (вулкан Мутновский, юго-восточная Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 81–90.
22. Янковский А.В. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР). СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2002. 570 с.
23. Andersen N.H., Sedell J.R. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems // Ann. Rev. Entomol. 1979. V. 24. P. 351–377.
24. Burton G.J. Cannibalism among *Simulium damnosum* (Simuliidae) larvae // Mosquito News. 1971. V. 31. № 4. P. 602–603.
25. Ciborovskii J.H., Adler P.H. Ecological segregation of larval caddisflies (Diptera: Simuliidae) in northern Saskatchewan, Canada // Can. J. Zool. 1990. V. 68. P. 2113–2122.
26. Cummins K.W. Trophic relations of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. 1973. V. 18. P. 183–206.
27. Hynes H.B.N. The ecology of stream insects // Ann. Rev. Entomol. 1970. V. 15. P. 25–42.
28. Illies J., Botosaneanu L. Problems et methods de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique // Mit. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. Stuttgart, 1963. № 12. 57 S.
29. Serra-Tossio B. La prise de nourriture chez la larve de *Prosimulium inflatum* Davies, 1957 (Diptera, Simuliidae) // Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. 1967. V. 57–58. P. 97–103.

Distribution of Amphibiotic Insects of Different Trophic Groups in Mountainous and Steppeous Rivers of West Tuva

L. V. Petrozhitskaya*, V. I. Rodkina*, V. V. Zaika**

* *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
630091 Novosibirsk, ul. Frunze, 11, Russia*

** *Tuva Institute for Exploration of Natural Resources, Siberian Branch,
Russian Academy of Sciences, 667007 Kyzyl, ul. International'naya, 117a, Russia*

Distribution of preimaginal stages of amphibiotic insects (may flies, stone flies, caddisflies, black flies) in running waters of mountain-steppe landscapes of West Tuva was investigated. The basin of the Hemchik River is situated about 500–2200 meters above sea level. The taxonomic composition, spatial distribution were determined, the types of communities were detailed as high-mountain, middle-mountain and low-mountain-plain. Along the ecological profiles from upper to low reaches of rivers the trophic structure of amphibiotic communities was analyzed.

Key words: amphibiotic insects, trophic structure, spatial distribution, mountain and steppe landscape.