

## Распределение реофильного бентоса в горных реках Тувы с субаэральными дельтами

В. В. ЗАЙКА, В. В. МОЛОДЦОВ\*

Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН  
667007, Кызыл, ул. Интернациональная, 117а  
E-mail: odonta@mail.ru

\*Новосибирский государственный университет  
630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2

### АННОТАЦИЯ

Выявлены особенности формирования и существования бентосного населения амфибионтных насекомых малых рек с субаэральными дельтами на примере Центральной Тувы, в основном поденок (Ephemeroptera) и веснянок (Plecoptera).

Выявлено, что жизнь биоты, в первую очередь бентоса, представляет собой сложное сочетание процессов миграции, сноса (дрифта) и редрифта разных возрастов личинок амфибионтных насекомых, у которых наблюдается определенная сезонная приуроченность к разным частям этих рек вдоль их русла, совпадающая с сезонной динамикой обводненности и кормности.

**Ключевые слова:** реофильный бентос, население, амфибионтные насекомые, поденки (Ephemeroptera), веснянки (Plecoptera).

Проблема существования бентоса малых рек широко изучается в разных регионах нашей страны и за рубежом. Особенно это касается работ дальневосточной школы В. Я. Леванидова [1–8]. Однако все исследованные реки протекают в условиях умеренного или муссонного климата. Реки Южной Тувы, стекающие с хр. Восточный Танну-Ола, оказываются в экстремальных условиях аридного климата, который вносит существенные коррективы в функционирование как самих малых рек, так и их биоты. Все малые реки хр. Восточный Танну-Ола имеют субаэральные дельты – водный поток исчезает на подгорной равнине, где уходит в грунт, и проявляется лишь у крупных рек

или озер, к бассейну которых они относятся. Особенно это проявляется у рек южного макросклона хребта.

Именно поэтому интересно выяснить особенности жизни водной биоты горных малых рек в условиях аридного климата, когда такие водотоки существуют в виде изолированных отрезков реки, практически не связанных поверхностно с более крупными водными объектами, что препятствует взаимному обмену и пополнению их видами гидробионтов. Следует отметить, что такая картина характерна для рек не только хр. Танну-Ола, отделяющего Центральную Туву от Южной и являющегося северной границей Убсу-Нурской котловины, в основном расположенной

на монгольской территории, но и Западной Монголии в целом.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Водное население беспозвоночных животных рек Тувы представлено в основном личинками амфибионтных насекомых – почти 100 % из собранных 94 552 экз. Из других беспозвоночных встречены ресничные (в местах разливания родников) и малощетинковые черви (0,06 % от общей численности), а также единичные водные клещи после паводков. Наиболее массовыми из насекомых являются поденки – 84 % от общей численности всех собранных личинок, затем веснянки – 10 и ручейники – 3 %. Двукрылые представлены в основном хирономидами и мошками (встречены еще Tipulidae, Limoniidae, Psychodidae, Dolichopodidae и Vlephariceridae), которые вместе с другими насекомыми и беспозвоночными составляют оставшиеся 3 %. Следует отметить, что в водотоках разного типа это соотношение варьирует [9].

Сборы проводили в р. Дурген, относящейся к бассейну Элегеста – крупного левого притока Енисея в Центрально-Тувинской котловине. Верховье реки находится в глубоком, узком, лесистом ущелье, среднее течение лежит в области предгорий хр. Танну-Ола. При выходе из гор река имеет большой уклон (ее падение на 1 км составляет более 25 м) и проходит в каньоне из порфиристов. Многие горные реки Тувы имеют рН порядка 7,8, а ручьи водосборной части – 8,3–8,4. Общая жесткость воды ручьев почти в 2 раза превышает таковую реки и составляет 3–4. Скоростные характеристики потоков различаются по сезонам: 0,2–0,5 м/с в ручьях и до 1 м/с в реках в межень и 0,5–1 м/с в ручьях и свыше 2 м/с в реках в паводок. Дно покрыто разноразмерными фракциями каменистого субстрата – от валунов в верховьях до мелкой гальки при выходе на подгорную равнину, а в местах замедления потока появляется песок и даже ил.

Пробы брали ежедекадно с момента освобождения рек ото льда (май) 1991 г. и до установления ледового покрова в ноябре 1992 г., а затем посезонно до 2005 г. Пробы брали в верхней части русла (далее ВТ), где река

протекает в ущелье и где в зимний период русло промерзает до дна, в средней части (далее СТ), где начинается зона креналов, и в нижней – терминале (далее ТЕРМ), самой непостоянной зоне, которая в межень высыхает. Количественные гидробиологические пробы бентоса и дрефта брали по общепринятым методикам с незначительными изменениями.

Все личинки определены до вида (кроме первых возрастов, когда определение возможно только до рода, а иногда и до семейства), каждый экземпляр измерен окуляр-микрометром микроскопа МБС-10.

На основании таблиц частот встречаемости размерностей строили равноинтервальные вариационные ряды. Число классов определяли по формуле Стерджеса  $K = 1 + 3,32 \lg(n)$  [10]. Таким образом, для каждого таксона сформированы таблицы частот встречаемости классов в учетах. В большинстве случаев размерные категории гидробионтов давали нам основание говорить о возрастных группах. Эти таблицы использовали как исходные для детального анализа распределения видов.

При выявлении общих закономерностей распределения личинок результаты учетов объединили (усреднили) в укрупненных сводных таблицах, позволяющих существенно снизить их разреженность без заметной потери информативности за счет введения возрастных групп. Такая группировка данных базируется на допущении, что насекомые одного возраста будут иметь схожие размерные характеристики, которые косвенно подтверждаются наличием в учетах четко разделяющихся размерных групп. В данном случае получены группы, которые в строгом смысле не одного биологического возраста, но очень близки к нему. Количество групп у разных таксонов различно. Чтобы можно было сравнивать разные виды по таким группам, они были разделены на 4 условных возраста: младшие возраста, средние 1, средние 2 и старшие (предметаморфозные). Дальнейшая группировка проводилась по сезонности, характеру субстрата и приуроченности к частям стока (верхнее/нижнее течение).

Сводные таблицы, хотя и позволяли рассматривать распределение отдельных таксонов, не давали ответа на вопросы о харак-

тере совокупного влияния факторов на него. Поскольку точки учета охватывали максимально широкий спектр сочетаний условий среды (скорости потока, температуры, типа субстрата, сезонности и т. д.), для дальнейшей обработки применен факторный анализ, выделивший наиболее значимые внешние факторы, обуславливающие различия в распределении видов. В качестве объединяемых признаков использовали значения обилия гидробионтов разных возрастов в учетах. Для ликвидации влияния отдельных всплесков обилия данные предварительно логарифмировали. Для факторного анализа использован метод главных компонент. В большинстве случаев для наших данных интерпретация полученного решения стала возможной после вращения найденных факторов методом нормализованного Бикватримакса и проводилась в ходе анализа факторных нагрузок и графической проекции этого решения на плоскость.

Схожий подход зарекомендовал себя в работах по выявлению пространственно-типологической структуры в факторной зоогеографии [11, 12].

Непосредственный статистический анализ проводили с помощью пакета программ Statistica (© StatSoft Inc.), предварительную обработку данных – в электронных таблицах Excel (© Microsoft).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Особенности распределения поденок и веснянок в водотоке.** Поскольку наибольшую долю в бентосе в обследованных водоемах занимают поденки, рассмотрим особенности распределения в первую очередь именно этих насекомых.

По результатам факторного анализа выделено три основных внешних фактора, обуславливающих характер распределения личинок поденок в русле реки (табл. 1).

На основании анализа факторных нагрузок фактор 1 (в экологическом смысле это совокупность, характеризующаяся следующим набором условий: предпочтение среднего течения реки, определяемое степенью каменистости субстрата, скоростью течения, температурой и т. д.) нами интерпретируется как

Т а б л и ц а 1

### Собственные значения и доля от общей дисперсии общих факторов, обуславливающих характер распределения личинок поденок

Фактор	Собственное значение	Доля общей дисперсии, %
1	42,05	30,03
2	20,61	14,72
3	14,50	10,36

тяготение к местам вылупления личинок и существования младших возрастов. Он предопределяет благоприятные условия их существования и развития в верхнем участке течения, поскольку по результатам учетов именно здесь в зимне-весенний период численность личинок младших возрастов достигает максимума. Так, в конце февраля у видов семейства *Нертэгиениды* численность личинок достигает свыше 2000 экз./м<sup>2</sup>, а у видов рода *Ameletus* семейства *Ameletidae* почти 5000 экз./м<sup>2</sup>. Фактор 2 группирует участки среднего течения в зоне креналов, обеспечивающих, по нашему мнению, рост и созревание личинок при большой трофической активности, поскольку именно здесь наиболее часто встречаются личинки старших возрастов. Третий фактор может быть интерпретирован как тяготение к местам позднего выплода, связанного с осенним паводком.

Следующими по численности после поденок являются веснянки. Для веснянок также выделено три общих фактора (табл. 2). Однако разница в фенологии и образе жизни обуславливает иную их интерпретацию. С фактором 1 у веснянок большинства обнаруженных видов связаны места созревания и откорма летом в среднем течении.

Т а б л и ц а 2

### Собственные значения и доля от общей дисперсии общих факторов, обуславливающих характер распределения личинок веснянок

Фактор	Собственное значение	Доля общей дисперсии, %
1	35,70	33,06
2	12,29	11,38
3	9,24	8,56

Участки, объединяемые фактором 2, расположены на границе раздела среднего течения и терминальной части и относятся к впадающему здесь ручью, характеризующемуся большим скоплением водного мха (*Fontinalis* sp.), и заселены преимущественно личинками *Nemoura arctica* Esb.-Pet., в рацион которых входит растительная пища.

Фактор 3 объединяет участки среднего течения с крупными камнями на дне и интенсивным обводнением, которые оказываются одинаково удобны как для некоторых мелких видов родов *Suwallia* и *Haploperla*, так и для крупных видов рода *Pictetiella*. Именно здесь наблюдается концентрация хирономид и других беспозвоночных – источников корма этих хищных веснянок.

**Формирование населения.** При выплode поденок (с июля по октябрь) численность старших возрастов личинок уменьшается вплоть до полного исчезновения у многих видов. Такая же картина наблюдается для веснянок с той лишь разницей, что их выплод растянут во времени. Первые виды вылетают уже в апреле, а последние отмечены в конце сентября. Уникальным для насекомых вообще является отмеченный выплод в декабре – феврале у веснянки *Capnia rara* Zaprek-Dulk. Взрослые особи обнаружены под слоем снега над незамерзшими участками реки, хотя температура наружного воздуха была  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

В целом население реки в зимний период в зоне ключей, где температура воды не опускается ниже  $+0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  и держится на уровне  $+1 - +2\text{ }^{\circ}\text{C}$ , не замерзая, представлено в основном личинками поденок и отчасти веснянок первых возрастов. К весне увеличивается численность взрослых личинок веснянок, и их выплод начинается до паводка. Во время паводка личинки поденок, которые еще малы, разносятся по всему бассейну реки и попадают в различные понижения и части старых русел, которые в межень теряют связь с основными потоками. Часть из них доживает до метаморфоза, а часть погибает из-за пересыхания таких водоемов.

Интересно, что для рек описываемого типа в летний период при уходе воды из русла характерна смена водных биоценозов наземными, когда околородная биота берегов как бы “наползает” на освободившийся от

воды грунт ложа реки и смыкает наземный биоценотический покров. Продолжительность их существования может доходить до нескольких недель. За счет такой “подпитки” ювенильные биоценозы формируются быстрее. В нашем случае это происходит на скалах, хотя в останцовых горах этого региона прослеживаются сходные тенденции [13].

Затем происходит очередное заполнение русла водой после дождя и возобновление уже биогидроценозов. Такие типы периодически сменяющих друг друга биоценозов могут быть названы флуктуационными.

Уцелевшие в основном потоке гидробионты, личинки насекомых, в середине лета дают пик численности выходящих особей, что приводит к уменьшению количества личинок в реке. К поздней осени начинается вылупление нового поколения личинок, и все повторяется в очередном годичном цикле.

На формирование населения реофилов оказывает влияние и водный поток. В горных реках гидробионтам необходимо противостоять сносу вниз по течению. Особенно это важно для беспозвоночных, у которых не так много способов удерживаться в потоке. Кроме известных морфологических адаптаций (присосок, коготков, уплощенного тела и т. д.) у амфибионтных насекомых отмечены миграции взрослых, крылатых особей в верховья для откладки там яиц. Именно это, по мнению ряда авторов, предохраняет популяцию гидробионтов от полного вымывания из водотока [14]. По нашим наблюдениям, при такой миграции насекомые не обязательно достигают верховий, которые часто отстоят от мест выплода на многие километры. Обнаружено активное перемещение взрослых личинок некоторых амфибионтных насекомых вверх против течения [15]. При этом даже личинки поденок преодолевают учетную площадку  $25 \times 25$  см поисковым перемещением вверх по каменистому субстрату за 60–230 с, а веснянки способны передвигаться по дну среди камней почти с одинаковой скоростью как против, так и по течению. Интересно, что они используют поток в качестве транспортного средства для перемещения на новые места, сплавляясь на небольшие расстояния и опять поднимаясь вверх, осматривая каменистый субстрат, возможно, в поисках добычи. В результате при совмещении двух

встречных направлений движения – смыва (дрифта) вниз и перемещения вверх по течению (так называемый редрифт) – возникают колебательные перемещения бентосных личинок амфибионтных насекомых лишь на отдельных отрезках реки, а не на всем ее протяжении. В период паводка происходит «залповый» сброс смытых гидробионтов из верховой в дельтовые участки, что способствует перераспределению видов и возрастов по многочисленным водоемам как дельты, так и основного потока реки.

Поскольку снос не ограничивается живыми организмами (сносится и масса органического вещества, смытого с наземной части водосбора, основу которого составляет листовая опад, служащий пищей для детритофагов), одновременно с учетом дрифта насекомых проведен его сезонный учет. Так, перед весенним паводком, когда еще сохраняется основной ледовый покров в верховьях (2-я декада апреля), а в районе бифуркации уже обнажаются участки реки и среднедекадная температура воздуха достигает  $-3$ , а воды  $+1$  °С, взятая проба сноса при глубине потока 0,5 м и скорости течения около 1 м/с показала, что в пересчете на сухую массу за 1 ч через створ реки сносится почти 0,5 кг опада. В конце 3-й декады апреля объем воды возрастает и количество сноса достигает 6 кг/ч. Максимум паводок достигает в 1-й и 2-й декадах мая. Среднедекадная температура воздуха поднимается до  $+6 - +15$  °С, воды – до  $+4 - +8$  °С; подъем воды возрастает до 1,5 м, а скорость – до 3 м/с. В этот период снос опада (и вообще растительных остатков) возрастает до 60,5 кг/ч в 1-й декаде и 75,6 кг/ч во 2-й. К лету и до конца сентября снос остается относительно стабильным, если не прекращается вообще при высыхании рек, и составляет 0,5 кг/ч. Этот процесс смыва с гор растительного опада и разнос его по всему бассейну реки коррелирует с расселением и гидробионтов [16]. Следовательно, паводковые воды способствуют не только расселению гидробионтов из мест их созревания и вылупления (верховья рек и ручьев) и “засеву” ими многочисленных пойменных и дельтовых водоемов разного типа, остающихся после спада уровня воды, но и являются средством доставки к этим местам пищи для

комплекса деструкторов, поддерживающих, в свою очередь, существование хищников.

Таким образом, жизнь бентоса малых рек Тувы представляет собой сложное сочетание процессов миграции, сноса (дрифта) и редрифта разных возрастов личинок амфибионтных насекомых, у которых выявлена определенная сезонная приуроченность к разным частям этих рек вдоль их русла, совпадающая с сезонной динамикой обводненности и кормности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Богатов В. В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 240 с.
2. Богатов В. В. Основные итоги изучения структурно-функциональной организации пресноводных экосистем Дальнего Востока России // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 5–11.
3. Леванидова И. М., Леванидов В. Я. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек // Изв. ТИНРО. 1962. Т. 48. С. 178–189.
4. Леванидова И. М., Леванидов В. Я. Суточные миграции донных личинок насекомых в водном потоке на примере реки Хор (бассейн р. Амур) // Аннотации научных работ по исследованию сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1959–1962 гг. Владивосток, 1965. С. 25–27.
5. Леванидова И. М., Леванидов В. Я. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. 1. Миграция личинок поденок в реке Хор // Зоол. журн. 1965. Т. 49, вып. 3. С. 373–385.
6. Леванидов В. Я., Вшивкова Т. С. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток, 1978. С. 37–45.
7. Леванидова И. М., Леванидов В. Я. Дрифт водных насекомых в реке Амур // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979. С. 3–26.
8. Леванидова И. М., Леванидов В. Я. Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере реки Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 22–37.
9. Заика В. В. Особенности существования реофильного бентоса в малых реках Тувы // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири. Томск: Томский гос. ун-т, 2007. С. 119–126.
10. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
11. Равкин Ю. С. Реализация и развитие зоогеографических представлений А.П. Кузьякина в Западной Сибири // Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная география. М.: Наука, 1991. С. 47–58.

12. Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Горно-Алтайск: РИО Горно-Алтайского гос. ун-та, 2006. 169 с.
13. Стебаев И. В., Пивоварова Ж. Ф. Принципы натурального моделирования в Убсунурской котловине Тувы на примере останцовых гор // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пушчино, 1990. С. 212–242.
14. Hubbard M. D. Theoretical and practical problems involved in determination of upstream flight compensation in lotic aquatic insects // Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera / J. Alba-Tercedor, A. Sanchez-Ortega (eds.). Gainesville, Florida: Sandhill Crane Press, 1991. P. 359–365.
15. Заика В. В. Сезонные изменения в пространственно-временной структуре населения беспозвоночных животных водных потоков гор, сопредельных с Алтае-Саянской горной страной // Животный мир Алтае-Саянской горной страны: тез. докл. регион. сиб. науч. конф. 15–17 декабря 1993 г., г. Горно-Алтайск. Горно-Алтайск: ГАГУ, 1993. С. 33–35.
16. Заика В. В. Мониторинг пространственно-временной структуры населения беспозвоночных животных в водных потоках хр. Восточный Танну-Ола // Методика локального, регионального и глобального биосферного мониторинга: тр. III Междунар. симп. “Эксперимент Убсу-Нур”, Кызыл, 26 июля – 3 авг. 1993 г. М.: Интеллект, 1994. С. 82–83.

## Distribution of Rheophil Benthos in the Mountainous Rivers of Tuva with Subaerial Deltas

V. V. ZAIKA, V. V. MOLODTSOV\*

*Tuva Institute of Integrated Development of Natural Resources SB RAS  
667007, Kyzyl, Internatsionalnaya str., 117a  
E-mail: odonta@mail.ru*

*\*Novosibirsk State University  
630090, Novosibirsk, Pirogov str., 2*

Features of the formation and existence of the benthos population of amphibiotic insects, mainly mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera), in small rivers with subaerial deltas were studied in Central Tuva as example.

The life of biota, first of all benthos, was revealed to be a complicated combination of migration, drift and re-drift of the uneven-aged larva of amphibiotic insects, which exhibit definite seasonal confinement to different parts of these rivers along their channels, coinciding with the seasonal dynamics of watering and food capacity.

**Key words:** rheophil benthos, population, amphibiotic insects, mayflies (Ephemeroptera), stoneflies (Plecoptera).