

Дрифт личинок двукрылых насекомых в горном водотоке Алтая

Л. В. ПЕТРОЖИЦКАЯ¹, Л. В. РУДНЕВА²

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

²Институт водных и экологических проблем СО РАН
656099 Барнаул, ул. Папанинцев, 105

АННОТАЦИЯ

Рассмотрен дрифт личинок двукрылых насекомых в сезонном и суточном аспектах в горном водотоке р. Чемал. Проведено сопоставление со структурой населения зообентоса. Приведены сведения по численности и биомассе. Выявлены видовой состав и характер дрифта у хирономид и мошек.

Дрифт, или перемещение организмов речным потоком вниз по течению, относится к категории динамических показателей жизни многих представителей речных биоценозов. Чаще всего дрифт рассматривается в гидробиологических исследованиях при изучении структуры бентосного населения, сезонной и суточной динамики численности, пространственного распределения, а также при оценке продукции биоценозов [1–3]. Среди компонентов биоценозов, как правило, всегда присутствуют личинки двукрылых насекомых, нередко отмечаемые при сборах как отряд *Diptera* без дальнейшего определения до семейства, рода или вида, что обусловлено в большинстве случаев трудностью диагностики личиночного материала. В полной мере это относится к комарам-звонцам (*Chironomidae*) и мошкам (*Simuliidae*) ввиду наличия в этих семействах многочисленных сиблинговых и комплексных видов.

Дрифт – естественная особенность обитателей всех текучих вод. В горных реках со стремительным течением снос зообентоса может достигать колоссальных размеров, существенно влияя на качественный и количественный состав населения изучаемого водотока. Выделя-

ют три основных типа дрифта: катастрофический, постоянный и поведенческий. Катастрофический дрифт, как правило, вызывается отрицательным действием факторов среды, меняющихся в период паводковых и меженных явлений, а также действием антропогенного пресса. Не имеющий выраженных различий в течение суток дрифт рассматривается как постоянный, имеющий выраженные пики в течение суток – как поведенческий [2].

В данной работе мы изучали особенности дрифтующего населения двукрылых насекомых в сезонном и суточном аспектах в горном водотоке Алтая (р. Чемал) с последующим сопоставлением с данными по структуре бентосного населения двукрылых.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили гидробиологические сборы в р. Чемал (приток р. Катунь первого порядка) в течение летнего сезона 1990 г. По классификации Иллиеса и Батошениану [4] р. Чемал типологически представляет собой ритраль. Глубина реки – 0,7–1,5 м, скорость течения – 0,9–1,4 м/с, дно

каменистое, с незначительными песчано-илистыми наносами у берегов, температура воды в июле не превышает 15 °С. Пробы зообентоса отбирали бентометром Леванидова [5] и гидробиологическим сачком с последующим определением площади камней по их проекции на плоскость, после чего проводили качественную и количественную оценку материала. Для изучения дрефта проводили суточные сборы: с часовым интервалом в поток устанавливали сетку с входным диаметром кольца 0,25 м и размером ячеек сетки 320 мкм. Дрефт оценивали количеством особей в 1 м³ поверхностного слоя воды при экспозиции сетки 5 мин. Всего было проведено 11 суточных серий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Бентос. В бассейне р. Катунь наивысшие показатели видового разнообразия, численности и суммарной биомассы зообентоса отмечены в р. Чемал. В донном сообществе р. Чемал зарегистрировано 78 таксономических групп беспозвоночных животных, среди которых преобладали амфибиотические насекомые, составившие 97 % от общего числа видов [6]. Биотический индекс для р. Чемал, рассчитанный по Вудивиссу [7], равен 9, что соответствует чистым водотокам с благоприятными условиями жизни для бентосных организмов. Из амфибионтов наиболее многочисленны двукрылые, представленные сем. Chironomidae, Simuliidae, Blepharoceridae и Deuterophlebiidae (50 % от числа всех зарегистрированных видов). Из двукрылых доминировали хирономиды: всего 35 видов и групп видов [8], основную часть которых составляли представители подсем. Orthoclaadiinae. В составе ортокладиин наибольшим видовым богатством отличались род *Eukiefferiella* Thinemann, представленный пятью группами видов (*E. gr. cyanea*, *E. gr. devonica*, *E. gr. similis*, *E. gr. brehmi*, *E. gr. graeca*), и род *Orthocladius* Brundin, представленный четырьмя группами видов (*O. gr. frigidus*, *O. gr. olivaceus*, *O. gr. reofilus*, *O. gr. saxicola*). Встречались также виды рода *Tventia* (*T. gr. bravica*, *T. discoloripes*) и рода *Cricotopus* Edwards. Подсем. Diamesinae и Chironominae представлены девятью видами, подсем. Taniptodinae – двумя группами видов (*Ablabasi-*

myia gr. *monilis* и *Thinemannimyia* gr. *lentiginosa*). Население хирономид Горного Алтая, в котором преобладает палеарктический комплекс видов, достаточно многообразно. Фаунистический список дополнен 22 новыми для региона видами и формами, главным образом – из подсем. Diamesinae и Orthoclaadiinae [8].

Мошки (сем. Simuliidae) на фоне разнообразия хирономид представлены всего семью таксономическими единицами, из которых 5 определены до вида, отнесенными к 3 родам: род *Gnus* Rubzov – *G. rostratum* (Lundstr.), *G. malyshevi lucidum* Rubz., *G. decimatum* (Dor. et Rubz.), род *Simulium* Latreille – *S. vulgare* Rubz., род *Cnetha* Enderlein – *C. curvans* (Rubz. et Carls.); 2 – ввиду наличия в пробах лишь младших возрастов – до рода: род *Metahacnephia* Crosskey и *Prosimulium* Roubaud. Таким образом, в р. Чемал преобладают палеарктические виды мошек горнотаежного комплекса.

Сем. Deuterophlebiidae представлено родом *Atrichopogon* и видом *Deuteroplebia sajanica*. Двукрылые сем. Blepharoceridae до вида не определены.

В течение всего периода наблюдений в бентосном сообществе по численности доминировали хирономиды. В суммарной численности и биомассе гидробионтов их доля была минимальна ранней весной (1-я декада апреля, 32 % численности и 2 % биомассы), увеличилась летом (до 72 и 59 %) и вновь снизилась поздней осенью (2-я декада октября, 42 и 3 % соответственно). Максимум численности зообентоса в р. Чемал зарегистрирован в июне (29,9 тыс. экз./м²), биомассы – в октябре (69,5 г/м²) [6]. Увеличение роли хирономид в бентосном сообществе летом связано, по-видимому, с ранним вылетом имаго крупных амфибиотических насекомых (веснянок, поденок, ручейников). Развитие хирономид более растянуто во времени и не имеет резких смен генераций в течение репродуктивного сезона, что подтверждается присутствием куколок в бентосных пробах на протяжении всего периода наблюдений. По численности и биомассе среди хирономид доминировали *O. gr. olivaceus*, *E. gr. cyanea*, *E. gr. devonica*, *D. leone*. Мошки составляли небольшую часть численности (0,5–5,5 %) и биомассы (до 5 %) бентосного

сообщества при максимальных значениях этих показателей в 1-й декаде июня.

Дрифт. В дрифте зообентоса р. Чемал отмечено 38 таксонов, среди которых преобладали амфибиотические насекомые, в том числе хирономиды. Всего отмечено 15 видов и групп видов хирономид: наиболее часто встречались представители ортокладиин (*O.gr.olivaceus*, *E.gr.cyaneus*, *E.gr.devonica*), значительно реже – хирономин и таниподин. Из мошек в дрифтовых сборах зарегистрировано 5 видов, среди которых доминировали (в порядке убывания) *G.rostratum*, *G.malyshevi lucidum* и *C.curvans*. В дрифте участвовали и другие представители двукрылых из сем. *Vlepharocoridae* и *Deuterophlebiidae*.

Таксономическая структура дрефтующего населения двукрылых в основном соответствовала таковой бентоса. Это указывает на перманентный характер дрифта, а также на его обусловленность долевым участием всех таксономических групп, а не их миграционной активностью.

Динамика дрифта. Материалы по динамике численности дрефтующих личинок позволили выявить особенности миграции отдельных групп двукрылых насекомых. Так, хирономиды преобладали в дрифте на протяжении всего сезона (рис. 1). Если в первой декаде июня при максимально высоких суммарных суточных показателях дрифта (125 экз./м³) они составляли 28,4 %, то в июле на фоне общего снижения численности дрефтующих гидробионтов (63 экз./м³) их доля возросла до 66,4 %.

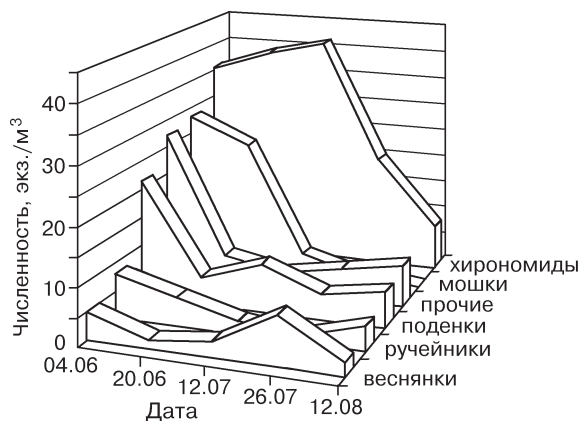


Рис. 1. Сезонная динамика дрифта амфибиотических насекомых р. Чемал.

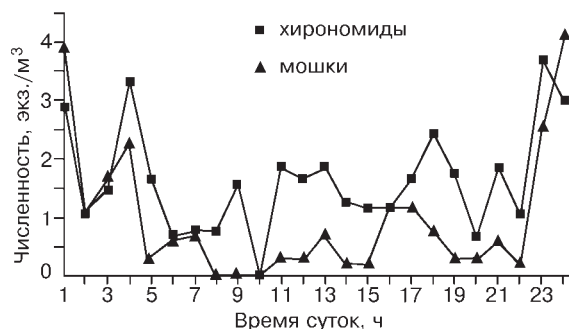


Рис. 2. Суточный ритм дрифта личинок хирономид и мошек р. Чемал.

Однако в июне и первой половине июля в р. Чемал отмечено повышение перемещений хирономид ночью (в 21–24 ч). В дальнейшем различий между дневным и ночным дрефтом у хирономид не наблюдалось (рис. 2).

Личинки мошек наиболее активно мигрировали в июне, составляя 22,5–30 % от суммарного суточного дрифта. Во второй половине лета их численность снизилась до единичных особей, что было связано с окукливанием и отрождением имаго. Дрифтовали преимущественно личинки младших возрастов, изредка встречались особи со сформированными дыхательными нитями. О возрастном составе дрефтующих мошек имеются разноречивые сведения. По мнению большинства исследователей, повышенной миграционной способностью обладают личинки младших возрастов [10–17]. Согласно другим данным, все возрастные группы личинок дрефтуют пропорционально, расселяясь вдоль по профилю водотока [18–20]. Третьи авторы указывают, что мигрируют преимущественно личинки старшего возраста, как более требовательные к микростационным условиям для последующего окукливания [21]. Наши данные подтверждают первую гипотезу.

В начале июня в р. Чемал преобладали личинки *G. rostratum*, составившие 97 % от общего числа дрефтующих мошек; в конце месяца – *G. malyshevi lucidum* (50 %) и *C. curvans* (35 %). В суточном ритме дрифта личинок мошек четко выделены два пика – в 12 ч ночи и 4–5 ч утра. При этом ночной подъем заметно превышал предрассветный (см. рис. 2).

Сравнительный анализ. Биологическая значимость и компенсаторные механизмы

дрифта к настоящему моменту в полной мере не изучены. Большинство специалистов полагает, что дрейф является поведенческой формой адаптации реофильных организмов к освоению жизненных пространств, чем обуславливается значительное видовое сходство донного населения различных участков рек. Параметры дрейфа определяются ландшафтно-биотопическими и гидрологическими характеристиками водотока, а также биологическими особенностями компонентов зообентоса. Расселение является одним из стабилизирующих элементов динамики популяций (снижение конкуренции, более полное использование пространственных, временных и трофических ресурсов). Гипотеза "колониационного цикла" предполагает наличие двух составных моментов в реализации жизненного цикла амфибионтов [25]. Первый момент проявляется в период расселения личинок вдоль по профилю реки, второй – во время направленного полета взрослых насекомых к верховьям водотока, местам откладки яиц и отрождения личинок. "Колониационный цикл", вероятно, в полной мере реализуется не у всех компонентов биоценозов. По всей видимости, снос части популяции вида компенсируется за счет растянутого отрождения личинок.

Сезонный аспект. В начале сезона (июнь–июль) большую долю в дрейфе по сравнению с бентосом занимали мошки, что связано с отрождением и расселением личинок младших возрастов унивольтинных видов. Личинки хирономид в течение всего периода наблюдений были менее представлены в дрейфе по сравнению с бентосом, что объясняется, по-видимому, особенностями их развития в детрите.

Суточный аспект. Относительно равномерное распределение в течение суток свидетельствует, что для хирономид в целом характерен постоянный тип дрейфа [2], однако на Алтае (р. Чемал) в начале сезона появляются элементы поведенческого дрейфа. Для мошек поведенческий тип дрейфа типичен в различных местообитаниях. Эти данные могут показывать, что расселительное поведение у личинок хирономид и мошек запрограммировано генетически и является частью их жизненной стратегии. При этом пусковым механизмом к дрейфу чаще всего выступает освещенность [2, 9].

В литературе имеются сведения о более интенсивной миграции личинок мошек в дневное

время по сравнению с ночным, что выявилось в водотоках Белоруссии (для видов *Shoenbaueria pusilla* Fries., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *Simulium morsitans* Edw. и *S. verecundum* Stone et Jamnb), а также – Украины и Армении [22–24]. Для Северной Швеции и Норвегии характерно преобладание предрассветного подъема дрейфа над ночным [2], что, возможно, объясняется влиянием полярного дня и видовой принадлежностью мигрантов.

В Горных водотоках Алтая личинки мошек могут в значительной степени выедаться некоторыми видами рыб, в частности хариусом, для которых они являются основным кормом в этот период [26]. Дрейф в ночные часы позволяет избегать мошкам пресса хищников.

Расселение личинок хирономид и мошек при помощи течения имеет еще одну сторону, способствующую устойчивому существованию популяций бассейновой системы. Поскольку окрыление и спаривание имаго частично происходят в низовьях рек, куда скатываются личинки из различных притоков, это способствует образованию межпопуляционных гибридов.

Можно провести аналогию дрейфа двукрылых с плоскостным стоком почвенной биоты в катенах [27]. Это позволяет рассматривать данные процессы как составные части более общих процессов пространственной миграции биоты и перемешивания потоков генов из различных популяций или их частей, что, в свою очередь, обусловлено существованием различного рода экологических градиентов, способствующих стоку.

Авторы выражают искреннюю признательность В. А. Бурлаку за заинтересованное обсуждение проблемы.

ЛИТЕРАТУРА

1. J. M. Elliot, *J.Zool.*, 1970, 160, 279–290.
2. F. Waters, *Ann. Rev. Entomol.*, 1972, 17, 253–272.
3. И. М. Леванидова, Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР, 1982.
4. J. Illies, L. Botosaneanu, *Int. Verien. Theor. Angen. Limnol. Stuttgart*, 1963, 12, 1–57.
5. В. Я. Леванидов, *Тр. Биол.-почв. ин-та. ДВНЦ АН СССР*, 1976, 36, 104–122.
6. Л. В. Руднева, Автореф. ... канд. биол. наук, Красноярск, 1995.
7. F. S. Woodiwiss, *Chem. and Ind.*, 1964, 11, 443–447.
8. Е. А. Макаренко, Л. В. Руднева, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, 1994.
9. Н. В. Н. Hynes, *Ann. Rev. Entomol.*, 1970, 15, 25–42.

10. С. Г. Гребельский, Итоги исследования по проблеме борьбы с гнусом, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967.
11. Л. И. Лебедева, Проблемы паразитологии, Киев, Наук. думка, 1975.
12. Т. В. Семушкина, *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 1962, **31**: 1, 15–18.
13. А. Б. Панченко, Проблемы паразитологии, Киев, Наук. думка, 1975.
14. В. Д. Патрушева, Фауна и экология членистоногих Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1972.
15. З. А. Радзивиловская, *Паразитол. сб. ЗИНа, АН СССР*, 12, 167–198.
16. С. П. Расницын, Автореф. ... канд. биол. наук, М., 1971.
17. Л. В. Болдаруева, Паразитические насекомые и клещи Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980.
18. J. Carlsson, *Bull. W.H.O.*, 1967, 37, 139–150.
19. W. K. Reizen, *Can. J. Zool.*, 1977, **55**: 2, 325–337.
20. I. B. Tarshis, W. Neil, *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1970, 63, 607–610.
21. В. Н. Якуба, Тр. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. Зоол., Иркутск, 1960, 22, 118–135.
22. В. М. Каплич, Э. В. Усова, Кровососущие мошки лесной зоны, Минск, Ураджай, 1990.
23. Р. Д. Семушкин, Автореф. ... канд. биол. наук, Киев, 1982.
24. А. Е. Тертерян, Фауна Армянской ССР, Ереван, Изд-во АН Арм. ССР, 1968.
25. K. Muller, *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 1954, 35, 133–148.
26. С. И. Боброва, *Изв. СО АН СССР*, 1971, **2**: 10, 172–173.
27. В. Г. Мордкович, Н. Г. Шатохина, А. А. Титлянова, Степные катены, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.

Drift of Larvae of Dipterous Insects in a Mountainous Watercourse of the Altai

L.V. PETROZHITSKAYA, L.V. RUDNEVA

Drift of larvae of dipterous insects in the mountainous watercourse Chamal is considered in the seasonal and circadian aspects. A comparison with the structure of zoobenthos community is made. Data on the numbers and biomass are presented. The species composition and the character of drift in chironomids and midges is elucidated.