

Пространственно-типологическая характеристика сообществ мошек (Diptera, Simuliidae) Восточной Тувы

Spatial and typological characteristics of black fly communities (Diptera, Simuliidae) in Eastern Tuva

Л.В. Петрожицкая
L.V. Petrozhitskaya

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: lusia@eco.nsc.ru.
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: мошки, Simuliidae, Тува, фауна, структура сообществ, пространственное распределение, кровососы.

Key words: black flies, Simuliidae, Tuva Region, fauna, community structure, spatial distribution, blood-suckers.

Резюме. Для бассейнов Большого и Малого Енисея, формирующих водосборную зону Верхнего Енисея на территории Восточной Тувы, приведены новые сведения по составу, пространственному распределению и структуре сообществ мошек. В Восточной Туве выявлены мошки 31 вида из 5 родов, таксономическую основу фауны составляют *Simulium* (*Simulium*) и *Prosimulium*, в сумме включающие 55 % общего состава. В регионе широко представлены таёжные ландшафты, водотоки по биотопическим характеристикам классифицированы как ритраль. Сообщества мошек метаритрали на предгорно-равнинной и низкогорной части дренажно-стоковой системы (от 800 до 1000 м н.у.м.) включают 14 видов, из них широко представлена видовая группа *Simulium* (*Simulium*) *malyschevi*. На среднегорной части профиля (1000–1500 м) в эпитритрали преобладают виды рода *Prosimulium*, сопутствуют — *Helodon*, *Metacnephia* и *Gymnopais*. В лесостепных водотоках Восточно-Тувинского нагорья отмечены сообщества мошек обеднённого состава из *Simulium* (*Simulium*).

Комплекс кровососущих мошек таёжной Тоджинской межгорной котловины (бассейн Большого Енисея) включает от 36 до 50 % общего видового состава, что значительно превышает показатели по остепнённым центральным и западным территориям Тувы. Активность нападения кровососов варьирует в зависимости от биотопических условий местности и доступности потенциальных прокормителей. В комплексе кровососов доминируют *Simulium* (*Wilhelmia*) *equinum* (Linnaeus), *S.* (*Simulium*) *cholodkovskii* Rubtsov, *S.* (*S.*) *malyschevi* (Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko), *S.* (*S.*) *jacuticum* Rubtsov.

Abstract. New data on the species composition, spatial distribution and community structure of black flies are given for the Bolshoy and Malyy Enisei river basins with form the catchment area of the Verkhniy Enisei in the Tuva Region. The fauna includes 31 species of 5 genera, of which the species of *Simulium* (*Simulium*) and *Prosimulium* are the most representative (55 % of the total composition). Three types of community have been detected. Two of them are characterized as communities of taiga landscapes, situated

on different levels of the basin system: metarhithral in the plains, foothill and low mountains (800–1000 m a.s.l.) and epyrhithral in the midlands (1000–1500 m). The communities in the metarhithral include 14 species, among which *malyschevi* species group of *Simulium* (*Simulium*) is the richest. *Prosimulium* species are predominating in the epyrhithral biotopes, species of genera *Helodon*, *Metacnephia* and *Gymnopais* are just accompanying. The black fly communities in forest-steppe landscapes of the East Tuva Plateau are represented by compositions of several species of the genus *Simulium* (*Simulium*). The blood-sucking black flies complex in taiga zone of Todzha mountain hollow (basin of Enisei river) comprises 36–50 % of total species composition, more than in steppe central and western areas of the Tuva Region. Biting activity depends on biotope conditions and naturally the presence of a potential blood source. Dominants are *Simulium* (*Wilhelmia*) *equinum* (L.), *S.* (*Simulium*) *cholodkovskii* Rubtsov, *S.* (*S.*) *malyschevi* (Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko), and *S.* (*S.*) *jacuticum* Rubtsov.

Введение

Многообразие природных ландшафтов Тувы с различной степенью обводнения территории обеспечивает широкий спектр биотопов для развития амфибиотических насекомых, к речному комплексу которых относятся мошки. История изучения мошек Тувы начинается с исследований опустыненных южных и степных центральных районов, когда впервые было отмечено присутствие в фауне Южной Сибири среднеазиатских видов [Рубцов, Виолович, 1965]. Последующие исследования в северо-восточных и центральных районах выявили отчётливые различия в видовом составе мошек засушливых и увлажнённых котловин Тувы [Петрожицкая, 1987; Петрожицкая и др., 2005]. В дальнейшем исследования были направлены на изучение сообществ мошек и пространственного распределения с учётом орографических, ландшафтных и

биотопических характеристик. Так, в бассейне р. Хемчик (Западная Тува) исследованы мошки на различных высотных поясах, выявлена неоднородность населения и прослежено изменение структуры сообществ мошек и трофэкологического состава комплекса амфибиотических насекомых в продольных профилях рек в зависимости от факторов среды [Петрожицкая, Родькина, 2007а; Петрожицкая и др., 2010].

Цель данного исследования — изучить структурные показатели и пространственно-типологическое распределение сообществ мошек Восточной Тувы. Для этого необходимо уточнить таксономический состав мошек в бассейнах рек Большого и Малого Енисея, выявить структуру сообществ в различных типах водотоков и на разных уровнях сточковой системы, оценить влияние факторов среды на структуру, провести сравнение с данными по сопредельным территориям.

Полученные новые сведения в определённой степени служат интегрированным показателем состояния речных ценозов таёжных ландшафтов Тувы, не испытывающих в настоящее время больших антропогенных нагрузок. Учитывая морфофункциональные особенности личинок мошек, они могут быть использованы в качестве биоиндикаторов загрязнений в мониторинге проточных вод, что становится актуальным в связи со строительством свинцово-цинкового горно-обогатительного комбината на юге Тоджинской котловины северо-востока Тувы.

Район исследования

Гидрографическая сеть Тувы состоит из двух крупных бассейновых систем — Верхнего Енисея и бессточного оз. Убсу-Нур, с водоразделом, проходящим по хребтам Западного и Восточного Танну-Ола. Водосборная зона Верхнего Енисея в пределах Тувы включает крупные притоки — Большой Енисей, Малый Енисей и Хемчик.

Общие характеристики бассейнов Большого и Малого Енисея приведены в табл. 1 [Средняя Сибирь, 1964]. По гидрографическим показателям реки относятся к категории малых рек с преобладанием дождевого питания в летние месяцы, когда формируется 55 % годового стока за счёт высоких паводков. Основное различие бассейнов заключается в том, что влажные воздушные массы беспрепятственно проникают с запада на северо-восток Тувы в Тоджинскую котловину, конденсируются на юго-западных склонах Восточного Саяна и обеспечивают высокий годовой сток рек бассейна Большого Енисея. Бассейн Малого Енисея расположен на Восточно-Тувинском нагорье, которое находится в дождевой тени, восточнее засушливой центральной части Тувинской котловины, что способствует двукратному снижению общего количества осадков и годового стока рек, появлению фрагментов степных ландшафтов в горной местности, полностью отсутствующих в бассейне Большого Енисея. В Тоджинской котловине, занимающей центральное положение в бассейне Большого Енисея, значительны ледниково-эрозионные отложения с многочисленными озёрами и заболоченностями. Реки бассейна Малого Енисея характеризуются узкими долинами и большей частью текут по расщелинам среди гор, доступ к рекам затруднён. В исследуемых бассейнах выражена асимметричность: правые притоки Большого Енисея значительно многоводнее и длиннее, левые — короче, менее полноводны, противоположная ситуация отмечается в бассейне Малого Енисея. Климатические условия суровые повсеместно, зимы сравнительно малоснежные, продолжительностью 7 месяцев и в среднем на 20 дней длиннее по сравнению с Тувинской котловиной; безморозный период — менее 2 месяцев, суммарное количество тепла несколько выше в Тоджинской котловине по сравнению с горной Терехольской котловиной. Лето короткое, значительно прохладнее по сравнению с западной Хемчикской и центральной Тувинской котловинами

Таблица 1. Характеристика бассейнов рек Большого и Малого Енисея
Table 1. Characteristics of the Bolshoy and Maliy Enisei river basins

Показатель	Большой Енисей	Малый Енисей
Расположение в Туве	Северо-восток	Юго-восток
Длина реки, км	560	680
Площадь водосбора, тыс. км ²	54,2	60,8
Тип водного режима	Смешанное, с преобладанием дождевого питания	Преобладание дождевого питания
Абсолютная высота дна котловины, м над у.м.	Тоджинская котловина, 800	Терехольская котловина, 1300
Средний годовой сток в котловине / в горах, мм	400 / 800-950	220 / -
Число дней с отрицательной температурой воздуха	200	210
Продолжительность безморозного периода	58	55
Сумма температур выше 10 °С / число дней с этим показателем	1150° / 84	943° / 77
Количество осадков, мм	300	150

Туву. На Восточно-Тувинском нагорье преобладают светлохвойные леса из лиственницы и кедра, в Тоджинской котловине — темнохвойные леса. По горным долинам рек широко распространены ерники.

В целом восточные районы Туву получают больше осадков по сравнению с западными и центральными районами, что хорошо согласуется с характером ландшафта. По рельефу местности, характеру растительности, количеству выпадающих осадков, а также по густоте гидрографической сети Тоджинская котловина значительно отличается от сухих степных котловин Туву.

Материал и методы исследования

В работе использованы материалы по преиминальным фазам и взрослым насекомым из бассейнов Большого и Малого Енисея (50–53° с.ш., 95–97° в.д.). Сведения по мошкам равнинной части бассейна Большого Енисея [Петрожицкая, 1987] дополнены новыми материалами с прилежащих горных территорий. В бассейне Большого Енисея обследованы 9 водотоков: основная река и притоки первого – третьего порядков: правые притоки — Тоора-Хем, Арбук, Ий-Хем (июнь – август 1986 г.), Азас (июнь 1993 г.), притоки оз. Маны-Холь (июнь 1993 г., июль 1996 г.) и левые притоки — Ак-Хем, Ак-Суг, Улуг-Оо (июль и сентябрь 2007–2009 гг.). Бассейн Малого Енисея представлен материалами из 10 водотоков: левые притоки — Балыктыг-Хем, Кок-Эрик, Каргы, Чергаланты, Шуурмак, Онгача, Кускунуг, Терга (июнь – июль 1995–1998 гг.) и правый приток — Дерзиг (июль 2007 г.), а также сборами из окрестностей оз. Тере-Холь. Всего изучено более 7000 личинок и 500 куколок мошек. Сбор материала из водотоков осуществлён общепринятыми методами [Рубцов, 1956; Янковский, 2002; Петрожицкая, Родькина, 2002]. Для биотопических характеристик водотоков использованы данные по температуре воды, скорости течения, структуре грунта, водной растительности и абсолютной высоте местности над уровнем моря.

Комплекс кровососущих мошек изучен в Тоджинской котловине в окрестностях двух посёлков — Тоора-Хем (52°28' с.ш., 96°07' в.д., абсолютная высота местности 903 м н.у.м.) и Ий (52°34' с.ш., 96°01' в.д., 890 м). Данные по Тоора-Хем опубликованы ранее [Петрожицкая, 1987], а пос. Ий приведены в данном сообщении. Всего в последнем пункте было проведено 28 учётов кровососов с помощью энтомологического сачка (диаметром 30 см), данные по относительной численности представлены в пересчёте на экспозицию 3 минуты. Всего отловлено около 1200 экземпляров мошек, нападавших на человека и сельскохозяйственных животных, учёты проведены со второй декады июля до середины августа 1986 г.

Материал определён в соответствии с современной системой семейства Simuliidae [Adler, Cross-

key, 2012]. Типы ареалов даны по К.Б. Городкову [1983]. Структура населения оценена по индексу доминирования Энгельмана [Engellmann, 1978]: эудоминанты (40–100%), доминанты (12,5–39,9%), субдоминанты (4–12,4%), рецеденты (1,3–3,9%), субрецеденты (<1,3% от общей численности). Сходство видового состава и классификация водотоков по общности составов оценены с помощью индекса Симпсона с применением кластерного анализа программного пакета Past-PALaeontological Statistics, методом парных групп. Типизация биотопов проведена по Иллиесу и Ботошаняну [Illies, Botosaneanu, 1963], распределение мошек в продольном срезе водотоков рассмотрено согласно теории речного континуума [Vannote et al., 1980].

Результаты

Согласно современной системе сем. Simuliidae [Adler, Crosskey, 2012] в бассейнах Большого и Малого Енисея выявлены мошки 31 вида из 5 родов — *Gymnopais* Stone, *Helodon* Enderlein, *Prosimulium* Rouband, *Metacnephia* Crosskey, *Simulium* Latreille, из которых последний род представлен 4 подродами — *Eusimulium* Rouband, *Nevermannia* Enderlein, *Simulium*, *Wilhelmia* Enderlein. Номинативный *Simulium* (*Simulium*) включает 5 видовых групп — *malyschevi*, *ornatum*, *reptans*, *tuberosum*, *venustum*.

Разнообразие мошек представлено видами: *Gymnopais andrei* Vorobets, 1984, *G. trifistulatus* Rubtsov, 1955, *Helodon alpestris* (Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko, 1935), *H. irkutensis* (Rubtsov, 1956), *H. mesenevi* (Patrusheva, 1975), *Prosimulium arshanense* Rubtsov, 1956, *P. hirtipes* (Fries, 1824)*, *P. tridentatum* Rubtsov, 1940, *P. candicans* Rubtsov, 1956, *P. intercalare* Rubtsov, 1956, *P. kolymense* Patrusheva, 1975, *P. pecticrassum* Rubtsov 1956, *Metacnephia amsheevi* Usova et Bazarova, 1990, *M. kirjanovae* (Rubtsov, 1956), *M. sommermannae* (Stone, 1952), *Simulium* (*Eusimulium*) *longitarse* (Rubtsov et Violovich, 1965)*, *S. (Nevermannia) angustitarse* (Lundsrom, 1911)*, *S. (N.) longipes* (Rubtsov, 1956)*, *S. (N.) vernum* Macqart, 1826*, *S. (N.) sp.**, *S. (Simulium) cholodkovskii* Rubtsov, 1940*, *S. (S.) decimatum* (Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko, 1935)*, *S. (S.) jacuticum* Rubtsov, 1940*, *S. (S.) malyschevi* (Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko, 1935)*, *S. (S.) murmanum* Enderlein, 1935*, *S. (S.) ornatum* Meigen, 1818*, *S. (S.) reptans* (Linnaeus, 1758)*, *S. (S.) vulgare* Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko, 1935*, *S. (S.) longipalpe* Beltukova, 1955*, *S. (S.) rubtzovi* Smart, 1945*, *S. (Wilhelmia) equinum* (Linnaeus, 1758)*.

Мошки как представители двукрылых насекомых амфибиотического комплекса успешно освоили водную и воздушную среды обитания. Самки взрослых насекомых могут использовать дополнительное питание кровью теплокровных животных для развития яиц и последующей их откладки.

Виды, самки которых относятся к числу кровососов, в приведённом выше списке отмечены *, всего их насчитывается 17.

В бассейне Малого Енисея отмечены мошки 13 видов из *Helodon*, *Prosimulium*, *Metacnephia*, *Simulium* (*Simulium*), Большого Енисея — 28 видов, кроме перечисленных родов представлены *Gymnopais* и подроды *Eusimulium*, *Nevermannia*, *Wilhelmia* рода *Simulium* (рис. 1). Таксономическую основу фауны Восточной Тувы составляют мошки *Simulium* (*Simulium*) (10 видов) и *Prosimulium* (7 видов), в сумме включающие 55 % общего состава. Видовое сходство двух бассейнов составляет 69 % при 10 общих видах.

Обследованные водотоки Восточной Тувы относятся к различным типам или категориям по ряду показателей — размеру, удалённости от истока, положению в стоковой системе, окружающему ландшафту. Так, можно выделить следующие типы водотоков: ручьи, горные потоки, горные таёжные реки, таёжно-равнинные реки, горные лесостепные реки.

Классификация водотоков на основе общности составов отражена на рис. 2. Выделены три кластера, характеризующиеся различной степенью однородности населения. Так, из трёх кластеров обособлен водоток лесостепных окрестностей оз. Тере-Холь, где отмечен только один вид *Simulium rubtzovi*. Два других кластера различаются как по составу мошек, так и количеству водотоков. Так, во втором кластере, включающем 7 водотоков (4 из бассейна Большого Енисея, 3 — Малого Енисея), индексы сходства не превысили 65 %. По составу населения более сходны водотоки бассейна Большого Енисея, стекающие с северных склонов хребта Академика Обручева, обследованные преимущественно на средних высотах (1000–1500 м). Притоки Малого Енисея, входящие в этот кластер, характеризуются низким уровнем сходства населения мошек.

Третий кластер объединяет 11 водотоков (5 из бассейна Большого Енисея, 6 — Малого Енисея) предгорно-равнинного и низкогорного уровней (800–1000 м) стокового профиля. Сходство составов населения большей части водотоков находится на уровне 40–55 %, но наивысшие показатели отмечены для горных таёжных (Азас – Терга) и таёжно-равнинных рек (Тоора-Хем – Большой Енисей).

Структура сообществ мошек на различных высотных поясах и уровнях стокового профиля отражена на рис. 3. Так, в таёжных предгорно-равнинных и низкогорных участках водотоков отмечено 14, в среднегорно-таёжных — 16 видов и горном лесостепном водотоке — 1 вид. Все виды рода *Simulium* отмечены только в предгорно-равнинных и низкогорных таёжных реках, в то время как на среднегорных участках профиля, представленных различными типами водотоков (ручьями, горными потоками и малыми горными реками) — виды из родов *Gymnopais*, *Prosimulium*, *Helodon* и *Metacnephia*.

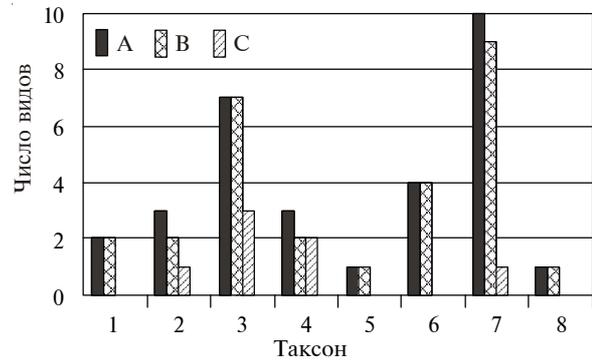


Рис. 1. Таксономический состав мошек Восточной Тувы на родовом и подродовом уровне. А — всего в Восточной Туве, В — бассейн Большого Енисея, С — бассейн Малого Енисея. Таксон: 1 — *Gymnopais*, 2 — *Helodon*, 3 — *Prosimulium*, 4 — *Metacnephia*, 5 — *Simulium* (*Eusimulium*), 6 — *S.* (*Nevermannia*), 7 — *Simulium* s.str., 8 — *S.* (*Wilhelmia*).

Fig. 1. Taxonomic composition of black flies in the Eastern Tuva on the genus and subgenus level. Taxa are represented in the region (A), in the river basins of the Bolshoy Enisei (B) and Maliy Enisei (C): 1 — *Gymnopais*, 2 — *Helodon*, 3 — *Prosimulium*, 4 — *Metacnephia*, 5 — *Simulium* (*Eusimulium*), 6 — *S.* (*Nevermannia*), 7 — *Simulium* s.str., 8 — *S.* (*Wilhelmia*).

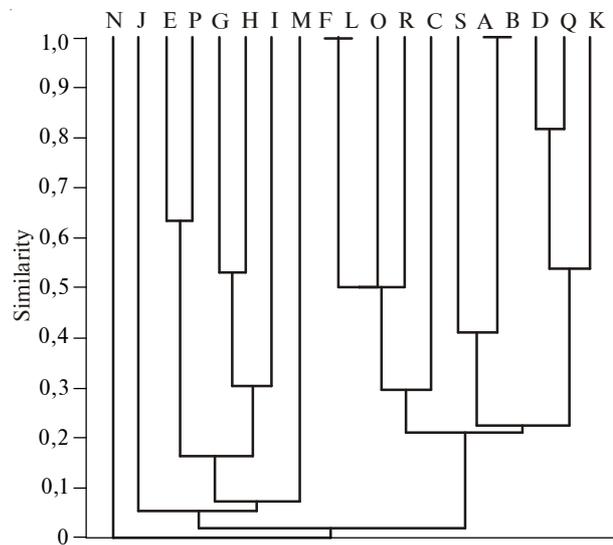


Рис. 2. Классификация водотоков на основе общности видового состава мошек (индекс Симпсона). Водотоки: А — Большой Енисей, В — Тоора-Хем, С — Ий, D — Азас, E — Арбук, F — протока оз. Маны-Холь, G — Улук-Оо, H — Ак-Хем, I — Ак-Суг, J — Дерзиг, K — Балыктыг-Хем, L — Каргы, M — Кокэрик, N — Чергаланты, O — Шуурмак, P — Кускунуг, Q — Терга, R — Онгача, S — приток оз. Тере-Холь.

Fig. 2. Classification of rivers based on similarity of black fly species composition (Simpson's index). Rivers: A — Bolshoy Enisei, B — Toora-Khem, C — Iy, D — Azas, E — Arbuk, F — tributary of the lake Many-Khol, G — Uluk-Oo, H — Ak-Khem, I — Ak-Sug, J — Derzig, K — Balyktyg-Khem, L — Kargy, M — Kokerik, N — Chergalanty, O — Shuurmak, P — Kuskunug, Q — Terga, R — Ongacha, S — tributary of the lake Tere-Khol.

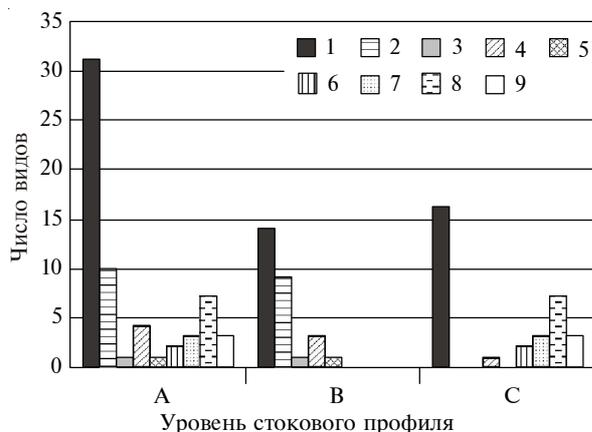


Рис. 3. Структура сообществ мошек Восточной Тувы на различных уровнях стокового профиля. А — всего в Восточной Туве, В — предгорно-равнинный и низкогорный уровень, С — среднегорный уровень стокового профиля. Число видов: 1 — всего в регионе, 2 — *Simulium s.str.*, 3 — *Simulium (Eusimulium)*, 4 — *S. (Nevermannia)*, 5 — *S. (Wilhelmia)*, 6 — *Gymnopais*, 7 — *Helodon*, 8 — *Prosimulium*, 9 — *Metacnephia*.

Fig. 3. The structure of black fly communities in Eastern Tuva along drainage profile. A — Eastern Tuva, B — plain-foothill and low mountain level, 3 — middle mountain level of drainage profile. Number of species: 1 — total number of species in Eastern Tuva, 2 — *Simulium s.str.*, 3 — *Simulium (Eusimulium)*, 4 — *S. (Nevermannia)*, 5 — *S. (Wilhelmia)*, 6 — *Gymnopais*, 7 — *Helodon*, 8 — *Prosimulium*, 9 — *Metacnephia*.

Развитие мошек на отдельных участках стоковой системы протекает при различных биотопических условиях. В предгорно-равнинных и низкогорных таёжных реках (800–1000 м) температура воды в летние месяцы составляет +10–20 °С, скорость течения 0,5–0,8 м/сек, грунты галечно-гравийные с примесью крупного речного песка, встречаются камни средних размеров, на которых могут быть водорослевые обрастания. В сообществах мошек предгорно-равнинных участков доминируют *Simulium jacuticum*, *S. longipalpe*, *S. equinum*, низкогорных — *S. malyschevi*, *S. murmanum*, *S. decimatum*, *S. vulgare*, сопутствующими видами (рециденты и субрециденты) являются соответственно *S. cholodkovskii* и *S. ornatum*. Плотность популяций колеблется в пределах 2500–8000 особей, в среднем — 4500 особей на 1 м² субстрата (табл. 2).

В среднегорных водотоках (от 1000 до 1500 м) сообщества отличаются как по составу, так и структуре: доминируют *Gymnopais trifistulatus*, *Prosimulium candicans*, *P. intercalare*, *P. pecticrassum*, в отдельных водотоках отмечены эудоминанты — *Prosimulium arshanense* и *Metacnephia sommermannae*, сопутствующих видов может быть до 5 (табл. 2). Развитие мошек протекает при температуре воды от +5,5 до +9 °С, дно выложено камнями, течение бурное — свыше 1 м/сек, обрастания присутствуют в виде мхов и диатомовых водорослей в прибрежной части потока. В распределении личинок в потоке отчётливо прослеживается агрегированность, плотность популяций в скоплениях

может достигать огромных величин — 300 особей на 1 дм² субстрата.

Взрослые мошки отрождаются из куколок и покидают водную среду, распределяются в наземных экосистемах. Среди мошек существуют как кровососущие — анавтогенные, так и некровососущие — автогенные виды, не использующие дополнительное питание кровью наземных позвоночных. Учёты численности кровососущих мошек в исследуемом регионе Тувы проведены в двух пунктах Тоджинской котловины. Всего насчитывается 17 кровососущих анавтогенных видов, что составляет 55 % списочного состава, но в учётах во второй половине лета отловлены самки 10 видов (32 %). В окрестностях пос. Ий, расположенного в 12 км севернее пос. Тоора-Хем, при слиянии рек Ий-Хем и Большого Енисея, за один трёхминутный учёт сачком отлавливалось в среднем 47±7 особей. Среди кровососов, нападающих на человека, доминировал *Simulium (W.) equinum* — 36 % от общего числа 400 отловленных особей. Мошки *Simulium cholodkovskii* и *S. malyschevi* составили по 20 и *S. jacuticum* — 14 %, на долю оставшихся 6 видов (*S. decimatum*, *S. murmanum*, *S. longipalpe*, *S. ornatum*, *S. angustitarse*, *P. hirtipes*) суммарно пришлось 10 %. В учётах кровососов на сельскохозяйственных животных (коровы и лошади) доминировал *S. cholodkovskii* (43 %), многочислен *S. malyschevi* (22 %), и в меньшем количестве отмечены *S. decimatum*, *S. equinum*, *S. ornatum*, *S. jacuticum*, составившие от 7,5 до 8,5 %, суммарно — 35 % от общего числа 780 отловленных особей, при средней относительной численности 39±9 особей на учёт. В пос. Тоора-Хем видовой состав кровососущего комплекса мошек тот же, но структура доминирования иная. Так, по усреднённым данным в учётах кровососов, нападающих на человека и животных, доминировали мошки *S. jacuticum* и *S. cholodkovskii*, составившие 48 и 33 % соответственно при интенсивности нападения 110 особей за один учёт сачком [Петрожицкая, 1987].

Обсуждение

В фауне мошек Восточной Тувы широко представлены виды рода *Simulium* — 16 видов из 4 подродов (*Eusimulium*, *Nevermannia*, *Wilhelmia*, *Simulium*) и 8 видовых групп, суммарно составляющие 52 % выявленных видов. Далее следуют *Prosimulium* — 7 видов (23 %) и *Gymnopais*, *Helodon*, *Metacnephia* — всего 8 видов (25 %).

Виды *Simulium s. str.* характеризуются широкими ареалами по долготной, охватывающими Голарктику, и широтной составляющим — от тундр до степей, но тяготеют более к лесным ландшафтам [Патрушева, 1982; Янковский, 2002; Crosskey, 1990]. Многочисленная видовая группа *malyschevi* (5 видов — 16 %) представлена циркумголарктиками (*S. malyschevi*, *S. murmanum*) и восточными палеарктиками (*S. decimatum*, *S. cholodkovskii*, *S. jacuticum*).

Таблица 2. Структура доминирования мошек в бассейнах Большого и Малого Енисея
Table 2. Dominant structure of black flies in the Bolshoy and Maliy Enisei river basins

Вид	Бассейн Большого Енисея						Бассейн Малого Енисея		
	А			В			А		В
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Gymnopaia andrei</i>					5,5				
<i>G. trifistulatus</i>					46,5	37,4			
<i>Helodon alpestris</i>					0,8				
<i>Prosimulium arshanense</i>				50,0					
<i>P. tridentatum</i>					14,4	4,2			
<i>P. candicans</i>				28,6					
<i>P. intercalare</i>					26,1				
<i>P. kolydense</i>					5,0				
<i>P. pecticrassum</i>						29,2			15,0
<i>Metacnephia amsheevi</i>					1,3				
<i>M. kirjanovae</i>				3,6	0,4	29,2			
<i>M. sommermannae</i>									85,0
<i>Simulium longipes</i>				17,8					
<i>S. cholodkovskii</i>	0,5	0,5							
<i>S. decimatum</i>	5,2	4,5					28,5	22,5	
<i>S. jacuticum</i>	55,6	48,4	22,7						
<i>S. malyschevi</i>							45,6		
<i>S. murmanum</i>								52,5	
<i>S. ornatum</i>			2,7						
<i>S. vulgare</i>	0,9	1,6	1,9				25,9	25,0	
<i>S. longipalpe</i>	20,6	27,0	72,7						
<i>S. equinum</i>	17,2	18,0							
Плотность, экз./дм ²	25	35	80	60	35	30	20	45	80

А — предгорно-равнинный и низкогорный уровень, В — среднегорный уровень стокового профиля. Реки: 1 — Большой Енисей, 2 — Тоора-Хем, 3 — Ий-Хем, 4 — Арбук, 5 — Ак-Хем, 6 — Улуг-Оо, 7 — Балыктыг-Хем, 8 — Каргы, 9 — Кок-Эрик.

A — plain-foothill and low mountain level, B — middle mountain level of drainage system. Rivers: 1 — Bolshoy Enisei, 2 — Тоора-Хем, 3 — Iy-Khem, 4 — Arbuk, 5 — Ak-Khem, 6 — Ulug-Oo, 7 — Baliktig-Khem, 8 — Kargy, 9 — Kok-Erik.

Другие представители рода *Simulium* (*Eusimulium*, *Nevermannia*, *Wilhelmia* — всего 6 видов) также характеризуются широким полирегиональным распространением. Виды из родов *Prosimulium*, *Helodon* и *Metacnephia*, характеризующиеся панголарктическим типом ареала, тяготеют к бореальным и горным территориям, в Южной Сибири представлены широко [Adler, Crosskey, 2012]. Род *Gymnopaia* с дизъюнктивным сибирско-амфиазиатским ареалом встречается локально [Боброва, 1967; Болдаруева, 1979; Рубцов, Янковский, 1984; Воробец, 1987; Петрожицкая, Родькина, 2002; Петрожицкая, 2010].

Таким образом, в фауне мошек Восточной Тувы представлены преимущественно виды с широким распространением, тяготеющие к таёжно-лесным формациям и аналогу по высотной составляющей — горно-таёжному поясу. Следует отметить присутствие видов рода *Gymnopaia*, относящихся в

Южной Сибири к локальным эндемикам. Отличительной особенностью фауны мошек Восточной Тувы является отсутствие видов рода *Sulcinephia* Rubtsov и видовой группы *Simulium* (*Simulium*) *bezzii*, типичных для Центральной Азии и встречающихся на большей части территории Тувы, включая центральную Тувинскую котловину [Рубцов, Виолович, 1965; Петрожицкая, 1987; Петрожицкая и др., 2005; Петрожицкая, Родькина, 2007a]. Фауна мошек Восточной Тувы относится к восточно-сибирскому типу без связей с Центральной Азией. Подтверждением чему служит высокое сходство (свыше 60 %) с фауной сопредельных территорий — северо-западных отрогов Восточного Саяна и среднего Приангарья [Гребельский и др., 1963; Запекина-Дулькейт, 1969]. Общность проявляется в превалировании видов группы *Simulium* (*Simulium*) *malyschevi*.

Распределение и соотношение видов в рассматриваемых бассейнах рек неравнозначно. Так, в бассейне Большого Енисея вдвое больше видов по сравнению с Малым Енисеем, что можно объяснить как большим числом изученных водотоков на разных высотных поясах, так и наличием разнообразных биотопических условий в водотоках. На Восточно-Тувинском нагорье выровненные пространства чаще наблюдаются в низовье Малого Енисея, реки текут большей частью по узким ущельям, течение бурное с перекатами и порогами, что не благоприятствует развитию мошек из подродов *Eusimulium*, *Nevermannia* и *Wilhelmia*. Следует отметить, что *Wilhelmia* имеет палеарктико-индомалайское распространение, по результатам ревизии в Сибири встречается только один вид из 25 валидных по современной системе, однако возможно присутствие *Simulium (Wilhelmia) lama* Rubtsov и *S. (W.) lineatum* Meigen, зарегистрированных на сопредельной территории Монголии, Казахстана и Китая [Adler, Crosskey, 2012]. *Simulium (Wilhelmia) equinum* в Западной Сибири встречается только в предгорьях Алтая — на Салаире (верховье р. Бердь), северная граница доходит до Буготакских сопот (среднее течение р. Иня). Далее на восток через Тоджинскую котловину (среднее течение Большого Енисея) и низовье Ангары [Гребельский и др., 1963; Муравьева, 1966] вид проникает в верховья Лены [Дарийчук, 1968]. Южнее, на территории Русского и Монгольского Алтая, вид не встречается [Галгош, 1989; Петрожицкая, Родкина, 2007б; Petrozhitskaya et al., 2010; Adler, Crosskey, 2012]. Следовательно, по бассейну Большого Енисея проходит транзитный путь проникновения данного вида из Западной Европы на восток до Восточной Сибири.

Природно-климатические условия сравниваемых бассейнов во многом схожи, что нашло отражение в сходстве видового состава мошек. Можно предположить, что фауна мошек бассейна Малого Енисея в большей степени (на 69 %) является производной от фауны Большого Енисея. Момент производности одной из составляющих учтён в использованном индексе общности, в котором оценка сходства списков не зависит от разницы в числе видов. Другими словами, эта оценка сходства не учитывает локального изменения богатства фаун, которое может происходить, в частности, за счёт увеличения разнообразия территории. Индекс Шимкевича-Симпсона отражает степень производности бедной фауны от богатой и может свидетельствовать о фауногенетическом единстве сравниваемых территорий [Песенко, 1982]. Свойства этого индекса общности в наибольшей степени соответствуют поставленной задаче выделения территорий с однородной фауной.

На основе классификации водотоков по сходству составов мошек выделены три кластера, различающиеся по структуре сообществ и приуроченные к определённым биотопическим условиям.

Следуя системе Иллиса и Ботошаняну [Illies, Botosaneanu, 1963], выделенные биотопы относятся к ритралу и характеризуются как эпитрималь и метаритраль, расположенные на среднегорных и предгорно-низкогорных, частично равнинных участках стокового профиля. Зона кренали не выделена, но обнаружение видов из рода *Gymnopais* указывает на присутствие элементов родниково-истоковых участков, вошедших в состав эпитрималь. Что касается зоны гипоритральной, то она может быть выделена в бассейне Большого Енисея — в центральной части межгорной Тоджинской котловины, но полностью отсутствует в бассейне Малого Енисея. Водотоки на профильных участках от равнин до низкогорий по совокупности экологических характеристик классифицируются как метаритраль. Так, при большом уровне речного стока в период дождевых паводков и непродолжительном безморозном периоде теплообеспеченности (суммы положительных температур выше 10 °С) для прогрева воды в исследуемых реках свыше 20 °С недостаточно, что служит нижней температурной границей для выделения гипоритральной.

В горных водотоках высотная составляющая влияет на температурный режим, и в совокупности они в значительной степени определяют разнообразие макрозообентоса, а от гранулометрического состава грунта, характера водного течения зависят в большей степени обилие и структура сообществ макрозообентоса речных ценозов [Hynes, 1970; Vinson, Hawkins, 1998; Feio et al., 2005; Barquin, Death, 2006]. Изменение структуры сообществ в продольном профиле рек является проявлением реакции амфибиотических насекомых на изменение условий среды и энергетического потока, обуславливающее макрораспределение, и это было прослежено в экологических профилях в бассейнах рек Западного Саяна, Северного и Юго-Восточного Алтая и Прибайкалья [Петрожицкая, Родкина, 2002, 2007б, 2009; Petrozhitskaya, Rodkina, 2009; Петрожицкая, 2010]. Анализ результатов пространственного распределения в бассейнах Большого и Малого Енисея показал различия в структуре сообществ мошек отдельных участков стоковой системы, расположенных на разных высотных уровнях. Так, в эпитрималь средних высот доминируют стенобионтные ксерофилы из рода *Prosimulium* с сопутствующими видами *Helodon*, *Metacnephia* и *Gymnopais*, при этом сообщества разнообразнее в малых водотоках с низкими температурами воды. В низкогорных и равнинных биотопах метаритральной абсолютно доминирует род *Simulium*, в особенности широко представлена группа *Simulium (Simulium) malyschevi*.

Известно, что в пространственном распределении населения амфибионтов прослеживается континуальность, сопряжённая с градиентом изменения факторов среды и энергетического потока в целом [Vannote et al., 1980]. Континуальность в формировании сообществ может дискретно пре-

рваться в случае резкого ступенчатого изменения биотопических условий в стоковой системе. Так, склоновая часть может резко сменяться выровненным рельефом местности, что способствует значительным структурным перестройкам в сообществах. Случаи дискретности в пространственной организации сообществ мошек описаны для Северного и Юго-Восточного Алтая [Петрожицкая, Родькина, 2007б, 2009]. На Восточно-Тувинском нагорье в горной лесостепи Терехольской котловины также выделен кластер с нетипичным для горно-таёжного комплекса видом — *Simulium rubtzovi*, встречающимся в степях Хакасии и Забайкалья [Патрушева, 1982], что может указывать на описываемый случай дискретности в пространственном распределении мошек при значительном изменении условий среды обитания.

Самки кровососущих мошек относятся к временным эктопаразитам и в период массового лёта причиняют значительный вред человеку и животным [Балашов, 2009]. Так, в Тоджинской котловине в общем составе высока доля потенциальных анавтогенных кровососов — свыше 50 %, что значительно выше показателей по центральным и южным районам Тувы (не более 30 %) [Рубцов, Виолович, 1965]. В бассейне Большого Енисея из выявленных 28 видов в учётах кровососов во второй половине лета отловлены мошки 10 видов (36 %). Для сравнения, в Тувинской и Убсунурской степных котловинах основные кровососы — *Sulci-
cnephia ovtshinnikovi* (Rubz., 1940), *S. tungus* (Rubz., 1940), *Simulium murmanum* (Twin, 1936) и *S. chodkovskii* — нападают менее активно, не более 10 особей за учёт сачком [Петрожицкая и др., 2005].

В Тоджинской котловине по данным учётов, проведённых в двух пунктах, видовой состав кровососов одинаков, но различия выражены в относительной численности и активности нападения отдельных видов, что объясняется как дальностью разлёта имаго от мест отрождения, так и концентрацией потенциальных прокормителей, когда в местах проживания людей возрастает вероятность обнаружения и домашних теплокровных животных. В целом активность нападения мошек в бассейне Большого Енисея можно сопоставить со многими таёжными районами Восточной Сибири — Приангарьем, средним течением Енисея, верховьями Лены и Витима, где мошки входят в комплекс злостных кровососов [Шипицына, 1962; Гребельский и др., 1963; Дарийчук, 1968; Болдаруева, 1979]. Кровососущие мошки в таёжной Тоджинской котловине активно нападают в комплексе гнуса на человека и животных в отличие от остальной остепнённой территории Тувы [Рубцов, Виолович, 1965; Петрожицкая, 1987; Петрожицкая и др., 2005].

Заключение

Таким образом, ландшафтно-климатические условия восточных районов Тувы способствуют фор-

мированию фауны с высоким сходством с северными и восточными сопредельными территориями Восточной Сибири. В фауне мошек бассейнов Большого и Малого Енисея отсутствуют виды из Центральной Азии. Таксономическую основу фауны составляют виды рода *Simulium* и *Prosimulium*, характеризующиеся широкими ареалами по долготной и широтной составляющим. Из числа локальных эндемиков отмечены виды рода *Gymnopais*. Примечательно обнаружение *Simulium (Wilhelmia) equinum* — представителя средиземноморской фауны, проникающего по предгорно-равнинным ландшафтам Салаира, межгорным котловинам юга Средне-Сибирского плоскогорья и Восточной Тувы далее на восток до Станового нагорья.

В бассейнах рек Большого и Малого Енисея выявлены три типа сообществ, соответствующие определённым высотным поясам и уровням стокового профиля. Типологически они отнесены к эпиритрали среднегорных и метаритрали предгорно-равнинных и низкогорных водотоков таёжных ландшафтов. Население мошек лесостепных участков бассейна р. Малый Енисей выделено в отдельный тип с обедённым составом. Сообщества мошек отдельных уровней стоковой системы различаются по составу и структуре доминирования.

Комплекс кровососущих мошек Восточной Тувы отличается от центральных и западных территорий региона по составу и относительной численности, активность нападения варьирует в зависимости от биотопических условий местности и наличия возможных прокормителей.

Представленные сведения по составу, пространственному распределению, структуре сообществ мошек в бассейнах Большого и Малого Енисея могут быть в дальнейшем использованы в мониторинге экосистем горных территорий северо-востока Тувы в связи с началом разработок рудных месторождений.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность В.В. Заике (ТувИКОПР СО РАН) за предоставленный для работы материал из Восточной Тувы.

Литература

- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.
- Боброва С.И. 1967. Мошки Алтая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 20 с.
- Болдаруева Л.В. 1979. Фауна и экология мошек (Diptera, Simuliidae) среднего течения р. Витим. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 24 с.
- Воробец Э.И. 1987. Новые виды мошек (Diptera, Simuliidae) из Центральной и Южной Якутии // Вестник зоологии. No.4. С.41–48.
- Галгош И. 1989. Мошки Монгольской Народной Республики. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 40 с.
- Городков К.Б. 1983. Типы распространения двукрылых гумидных зон Палеарктики // Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. Л.: Наука. С.26–33.

- Гребельский С.Г., Офтина Н.И., Быченкова В.Н., Васюкова Т.Т. 1963. Кровососущие двукрылые насекомые (гнусы) бассейна реки Чуна // Борьба с гнусом в Среднем Приангарье. Иркутск: Восточно-Сибирский биологический институт СО АН СССР. С.34–53.
- Дарийчук З.С. 1968. К экологии мошек (Simuliidae) верхнего бассейна р. Лены. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 19 с.
- Запекина-Дулькейт Ю.И. 1969. Слепни (Diptera, Tabanidae) и другие кровососущие двукрылые заповедника «Столбы» // Труды Государственного заповедника «Столбы». Вып.7. Красноярск. С.4–105.
- Муравьёва П.В. 1966. К фауне Simuliidae нижнего течения р. Кана (Красноярский край) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т.35. Вып.1. С.15–19.
- Патрушева В.Д. 1982. Мошки Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 320 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Петрожицкая Л.В. 1987. Сравнительный анализ видового состава и активности кровососания мошек Тоджинской котловины Тувы // Кровососущие двукрылые и их контроль. Л.: ЗИН АН СССР. С.107–110.
- Петрожицкая Л.В. 2010. Типологическое разнообразие мошек (Diptera, Simuliidae) бассейна верхнего течения р. Баргузин (восточное Прибайкалье) // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.3. С.515–521.
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И. 2002. Структура сообществ и пространственное распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках бассейна р. Абакан // Сибирский экологический журнал. Т.9. No.3. С.371–376.
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И. 2007а. Таксономический состав и ландшафтно-биотопическое распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в бассейне реки Хемчик (Западная Тува) // Паразитология. Т.41. Вып.4. С.241–252.
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И. 2007б. Видовой состав и распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках Юго-Восточного Алтая // Зоологический журнал. Т.86. No.7. С.831–838.
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И. 2009. Пространственное распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в бассейне горной реки Сема Северного Алтая // Биология внутренних вод. Вып.1. С.36–44.
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И., Заика В.В. 2005. 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. Материалы VII Международной конференции г. Кызыл, 19–23 сентября 2005 г. Кызыл: ТувиКОПР СО РАН. С.231–235.
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И., Заика В.В. 2010. Распределение амфибиотических насекомых различных трофических групп в горных и степных реках Западной Тувы // Биология внутренних вод. Вып.3. No.2. С.126–134.
- Рубцов И.А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae) фауны СССР. Т.6. Вып.6. М.–Л.: Наука. 860 с.
- Рубцов И.А., Виолович Н.А. 1965. Мошки Тувы. Новосибирск: Наука. 64 с.
- Рубцов И.А., Янковский А.В. 1984. Определитель родов мошек Палеарктики. Л.: Наука. 176 с.
- Средняя Сибирь. 1964. М.: Наука. 480 с.
- Шипицина Н.К. 1962. Возрастной состав и сравнительная экология популяций кровососущих видов мошек (Diptera семейства Simuliidae) в окрестностях Красноярска // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т.31. Вып.4. С.415–424.
- Янковский А.В. 2002. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР). СПб.: ЗИН РАН. 570 с.
- Adler P.H., Crosskey R.W. 2012. World blackflies (Diptera: Simuliidae): a comprehensive revision of the taxonomic and geographical inventory // <http://entweb.clemson.edu/biomia/pdfs/blackflyinventory.pdf>. (accessed: 14.11.2012).
- Barquin J., Death R.G. 2006. Spatial patterns of macroinvertebrate diversity in New Zealand springboks and rhithral streams // Journal of the North American Benthological Society. Vol.25. No.4. P.768–786.
- Crosskey R.W. 1990. The natural history of blackflies. Chichester: John Wiley & Sons Ltd. 711 p.
- Engellmann H.-D. 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bode-narthropoden // Pedobiologia. Bd.18. S.378–380.
- Feio M.J., Vieira-Lanero R., Graca M.A.S. 2005. Do different sites in the same river have similar Trichoptera assemblages? // Limnetica. Vol.24. Nos 3–4. P.251–262.
- Hynes H.B.N. 1970. The ecology of stream insects // Annual Review of Entomology. Vol.15. P.25–42.
- Illies J., Botosaneanu L. 1963. Problems et methods de la classification et de zonation ecologique des eaux courantes, consederees surtout du point de vue Faunistique // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und angewandte Limnologie. Vol.2. S.1–57.
- Past-PALaeontological Statistics. Version 1.37. <http://folk.unio.no/ohammer/past/> (accessed: 17.10.2012).
- Petrozhitskaya L., Rodkina V. 2009. Estimation of relationships between black fly distribution and heterogeneous environment // Acta zoologica Lituania. Vol.19. No.4. P.289–294.
- Petrozhitskaya L., Illesova D., Rodkina V., Halgos J. 2010. Species composition of blackflies (Diptera, Simuliidae) in the transboundary area of the Russian and Mongolian Altai Mts. // Proceedings of the 4-th International Simuliidae Symposium, 31-st British Simuliidae Group Meeting, 8-th European Simuliidae Symposium, EMCA Blackfly Working Group Meeting. 12–15 October 2010. Hubion. Turkey: Ankara. P.20.
- Vinson M.R., Hawkins C.P. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin and regional scales/Annual Review of Entomology. Vol.43. P.271–293.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.37. P.130–137.

Поступила в редакцию 30.01.2013