

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

институт

Кафедра водных и наземных экосистем

кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия

« ____ » _____ 20 __ Г

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

06.04.01.04 – Гидробиология и ихтиология

Сезонная динамика ручейников *Apatania crytophila* на

водном мхе в среднем течении р. Енисей

Тема

Руководитель

подпись, дата

доцент, к.б.н.

должность, ученая степень

И. В. Зуев

инициалы, фамилия

Выпускник

подпись, дата

Д. А. Коновалова

инициалы, фамилия

Рецензент

подпись, дата

с. н. с., к.б.н.

должность, ученая степень

А. В. Андрианова

инициалы, фамилия

Красноярск, 2023

РЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Сезонная динамика ручейников *Apatania crymophila* на водном мхе в среднем течении р. Енисей» содержит 46 страниц текстового документа, 13 иллюстраций, 3 таблицы, 50 использованных источников.

АРАТАНИЯ КРИМОФИЛА, ТРИХОПТЕРА, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОМАССА, МАКРОЗООБЕНТОС, FONTINALIS ANTIPIYRETICA.

В данной работе проводится исследование сезонной динамики личинок *Apatania crymophila* – доминирующего вида ручейников в среднем течении Енисея на водном мхе (*Fontinalis antipyretica* Newd.) по показателям численности и биомассы, а также изучение их скорости роста.

Целью данной работы являлось изучение сезонной динамики личинок ручейников *A. crymophila* на водном мхе в среднем течении р. Енисей.

В результате исследования были впервые получены данные о сезонной динамике личинок *A. crymophila* на водном мхе, их скорости роста, определены сроки вылетов имаго этого вида, а также проведена ревизия видов ручейников, обитающих в бассейне р. Енисей среди бентоса и водного мха.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1. Биологические особенности ручейников <i>Apatania cymophila</i>	6
1.1.1. Систематика и распространение	6
1.1.2. Морфо-анатомическая характеристика	8
1.1.3. Питание.....	15
1.1.4. Экология и развитие	16
1.2. Трихoptерофауна р. Енисей	17
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	26
2.1. Район исследования и отбор проб.....	26
2.2. Метод обработки собранного материала	28
3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	31
3.1. Зависимость между размерами домиков и размерно-весовыми показателями личинок ручейников.....	31
3.2. Сезонная динамика численности личинок на водном мхе	33
3.3. Сезонная динамика биомассы личинок на водном мхе.....	33
3.4. Размерный состав популяции личинок на водном мхе.....	34
3.5. Скорость роста личинок на водном мхе	35
3.6. Обсуждение результатов.....	37
ВЫВОДЫ.....	40
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	41

ВВЕДЕНИЕ

Енисей – главная водная артерия Сибири, является седьмой рекой в мире по длине (3487 км), а также наиболее многоводной рекой России. Его годовой сток равен 624 км^3 , а средний расход воды в устье – $19\,800 \text{ м}^3/\text{с}$, площадь водосборного бассейна – $2\,580\,000 \text{ км}^2$ (второй по величине в России). В бассейне Енисея сосредоточены крупнейшие в мире водохранилища, что привело к смене его гидрологического и температурного режимов, и, как следствие, к преобразованиям структурно-функциональных характеристик гидробионтов и характера их сезонных изменений [32; 41]. Создание плотины Красноярской ГЭС вызвало существенную перестройку экосистемы р. Енисей в её нижнем бьефе [39].

Эпилитические мхи в изобилии встречаются в пресноводных водоёмах с сильным течением, где представляют собой важную среду обитания для водной бриофауны [8; 24; 29]. Многие таксоны беспозвоночных тесно связывают свой жизненный цикл или его часть вокруг агрегаций водного мха [8]. Водный мох выполняет множество функций для беспозвоночных организмов: он служит укрытием от стремительного течения вод, является убежищем от хищников, местом для безопасного размножения и расселения, а также выступает в качестве источника питательной перифитонной пищи, что образуется на его поверхности [24; 29]. Из-за этого разнообразие и обилие беспозвоночных на водном мхе больше, чем на других потенциальных субстратах [20]. Личинки некоторых видов ручейников при выборе субстрата для обитания и дальнейшего созревания до имаго, отдают предпочтение именно водному мху [1; 8; 9; 19].

Фокус исследовательской работы размещён на ручейниках *Apatania cymophila* – распространённых макробеспозвоночных среднего течения р. Енисей. Их личинки доминируют среди других представителей этого

отряда в зообентосе Енисея [25; 26; 32] и представляют собой один из основных компонентов питания хариуса и других рыб бассейна среднего течения Енисея [40], а также используются в качестве индикатора его радиационного загрязнения [30; 31]. Высокая плотность этих личинок была отмечена на водном мхе *Fontinalis antipyretica* Hedw. в среднем Енисее [30]. Наиболее подробная работа по изучению зообентоса Енисея (в том числе ручейников) была проведена в середине 1950-х гг. Грезе В. Н. [37; 38] в ходе комплексной экспедиции, а также Лепнёвой С. Г. в 1940-60-х гг. [45]. Спустя продолжительный временной промежуток дальнейшие исследования, посвящённые биологии, сезонной динамике данного вида, не проводились.

Цель данной работы заключалась в изучении сезонной динамики ручейников *Apatania corytophila* на водном мхе в среднем течении р. Енисей.

Задачи исследования:

1. Изучить трихоптерофауну р. Енисей в бентосе и на водном мхе;
2. Установить корреляционную зависимость между размерами домиков и размерно-весовыми показателями личинок ручейников;
3. Сравнить динамику численности и биомассы личинок ручейников за летне-осенний период на водном мхе;
4. Оценить количество и сроки вылетов имаго ручейников;
5. Оценить скорость роста личинок ручейников.

Научно-исследовательская работа выполнялась на базе института биофизики ФИЦ КНЦ СО РАН под руководством кандидата биологических наук, доцента Зотиной Т. А.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Биологические особенности ручейников *Apatania crymophila*

1.1.1. Систематика и распространение

Apataniidae – это семейство ручейников, ареал которых охватывает территории Северной Америки, Европы и Азии [10]. Это семейство, в свою очередь, подразделяется на два подсемейства: Apataniinae (включает в себя 18 родов, 5 из которых являются эндемиками Байкала) и Mergopsychinae (включает 6 родов) [10].

Семейство Apataniinae содержит самый крупный род *Apatania*, Kolenati (около 100 видов) [10].

Тип: Arthropoda Членистоногие

Класс: Insecta Насекомые

Отряд: Trichoptera Ручейники

Подотряд: Integripalpia Цельнощупиковые

Семейство: Apataniidae Апатаниды

Род: *Apatania* Апатания

Вид: *Apatania crymophila* McLachlan, 1880 – Апатания кримофила

Apatania – род ручейников, насчитывающий не меньше 90 голарктических и восточных видов, обитающих в зонах арктики и субарктики [2; 6; 10; 13; 18]. Род *Apatania* spp. ранее был известен как *Apatelia* spp. (устар.) [45]. Лепнёва С. Г. выделяла шесть форм данного ручейника, определение до вида не проводилось [45]:

1. *Apatelia* sp. «larva nigrosetosa» (larva nova). Личинки были широко представлены в верхней порожистой части Минусинской протоки,

встречались на быстром течении на глубине 0,5-3,0 м на гальке, при температуре воды 6,0-7,5 °С в октябре 1937 года. В Енисее личинки также встречались на быстром и среднем течении на глубине 0,7-1,0 м, на гальке в августе 1929 года при температуре 18 °С и в октябре 1929 года при температуре 6,3 °С.

2. *Apatelia* sp. «larva brunnescens» (larva nova). Личинка встречалась единично в Абаканской протоке в июне 1928 года и у Красноярска на глубине 2,5-4 м, на гальке при температуре воды 16,2 °С.

3. *Apatelia* sp. «larva pallidopubens» (larva nova). Личинки встречались в речках горного Енисея. Личинка встречалась и в Енисее ниже Красноярска у Верхне-Лодейского переката, на глубине 4,8 м на гальке на скорости течения 1,6 м/с.

4. *Apatelia* sp. «larva procurva» (larva nova). Личинка единично встречалась в притоке верхнего Енисея – в реке Рудная в июле 1929 года и в ключе, впадающем в р. Базаиху в июне 1929 года при температуре воды 8,2 °С.

5. *Apatelia* sp. «larva melanocephala» (larva nova). Единично в ручье в районе Красноярска в сентябре 1929 года.

6. *Apatelia* sp. «larva fusciceps» (larva nova). Встречались в июне у Красноярска в ключе Кыштак у самого выхода при температуре воды 3,6 °С и в горном ручье на левом берегу Маны при температуре 5 °С.

В настоящее время, согласно исследованиям зообентоса среднего течения Енисея, ручейник *A. crymophila* преобладает по биомассе среди других представителей этого отряда насекомых [25; 26].

Apatania crymophila – это типичный голарктический вид, массовое распространение отмечается в Сибири, Канаде и на Аляске [10; 13].

1.1.2. Морфо-анатомическая характеристика

Строение тела и внешний вид. Имаго *A. crymophila* – серые или серовато-бурые бабочки (Рис. 1.), длина их тела, не считая нитевидных усиков, колеблется в пределах 1-2 см. Имеют две пары продолговатых тонких мягких крыльев, покрытых «волосками», которые складывают в покое на спинке под острым углом. Полёт медленный, хаотичный. В течение дня имаго летают над поверхностью воды или сидят на прибрежных камнях, растениях.



Рисунок 1 – Имаго *A. crymophila* (самка, латеральный и вентральный вид) [23].

Длина тела у личинок варьируется от 1 мм до 8 мм, в зависимости от их возраста. Масса сырых личинок (без домика) не превышает 0,2 мг. По мере роста личинки, длина её защитного домика может достигать 1,5 см.

Тело личинки не очень удлинённое, суженное в задней части, вальковатое спереди. Брюшко без дорсальных полей хлоридного эпителия, состоит из 10 сегментов. Брюшные сегменты имеют желтовато-белый, кремовый оттенок. Голова, нотумы и конечности светло-бурые. Передний край протонума светлее заднего, задняя часть пронотума тёмная, поверхность покрыта короткими и толстыми вторичными щетинками.

Латеральные тёмные пятна мезонотума отчётливые, крупные, ромбовидные. На голове развиты вторичные щетинки, задняя постокулярная первичная щетинка едва короче и не тоньше передней; голова сзади светлая. Длина гулы более чем в 1,5 раза превышает её ширину (Рис. 2.) [50].

Трубчатые, конусовидные домики личинки строят из мелких минеральных частиц, иногда более крупные частички располагаются по бокам домиков. (Рис. 2.)

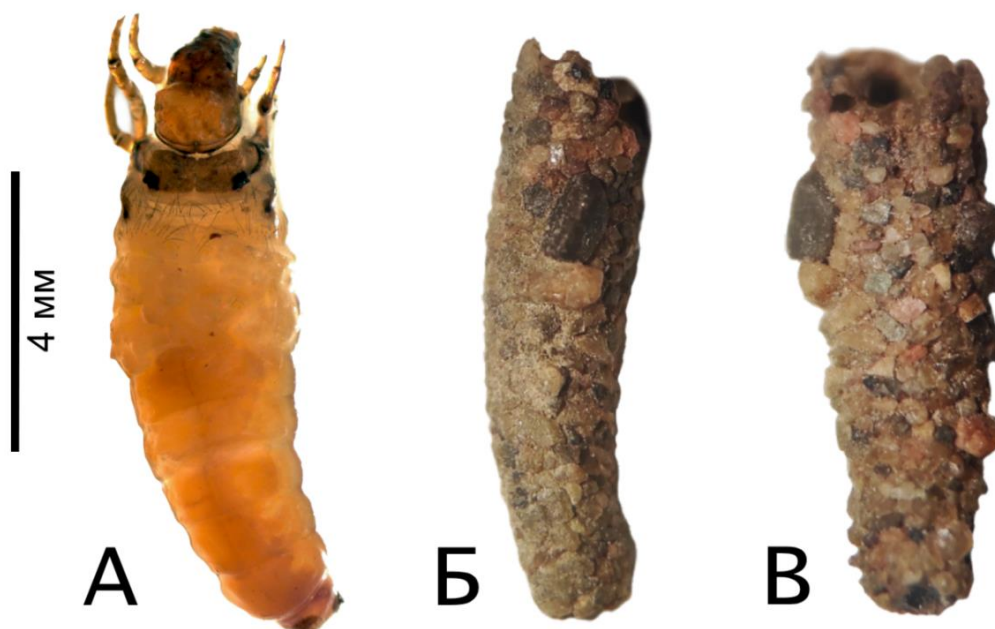


Рисунок 2 – Общий вид личинки *A. crytophila* (А); домик, правая латеральная сторона (Б); домик, вентральная сторона (В) [15].

Экзокринные железы и секреция. «Строительный материал» домиков прочно скрепляется секретными липкими нитями, – так называемый шёлк ручейников, выделяемый ими с помощью парных шёлковых желёз. Шёлковые, или прядильные, железы у личинок ручейников и представляют собой видоизменение слюнных желёз [35], но

их выделения служат как бы дополнительным покровом. Шёлковые железы состоят из трёх анатомически различных отделов: длинной задней совокупности каналов, производящих шёлк; более короткого переднего проводящего канала, которому предшествует небольшое лукообразное расширение; и терминального смежного канала [7]. Основной химический компонент этого шёлка – белок фиброин. На молекулярном уровне шёлк как чешуекрылых, так и ручейников, состоит из фиброина с тяжёлой цепью (H-фиброин) и фиброина с лёгкой цепью (L-фиброин). Однако структурно они отличаются: если основу структуры шёлка чешуекрылых составляют гликозаминогликаны – GAGs, то таковая у ручейников представлена мотивами фосфорилированного серина с адгезивными частицами – (pSX)_n. Высокофосфорилированные (pSX)₄-мотивы в тяжелоцепочечных фиброиновых блоках положительно заряженных основных остатков сохраняются во всех трёх подотрядах Trichoptera [3].

Нервная система и органы чувств. Нервная система личинок сравнительно примитивна; имеет то же количество пар нервных узлов, что и личинки чешуекрылых. Она представлена надглоточным нервным узлом – крупным «мозговым» ганглием, расположенным в головном отделе и брюшной нервной цепочкой [35]. Помимо мозгового ганглия, имеется три пары грудных ганглиев и восемь пар брюшных на девять брюшных сегментов [5].

Объясняется это перемещением концевых ганглиев в VIII сегмент брюшка и слиянием их здесь в один общий ганглий [35].

Каждый сегмент обслуживается своим ганглием и своей системой нервов, следовательно, каждый ганглий иннервирует только органы своего сегмента. Мозговой ганглий состоит из трёх слившихся ганглиев – протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума [35]. Из них протоцеребрум развит сильнее остальных и устроен наиболее сложно. В

нѐм развито несколько ганглиозных центров, из которых особо сильное развитие получили пара стебельчатых тел. В протоцеребруме головном расположены надѐзофагеальные ганглии, их передний край находится на линии непосредственно за глазами [5]. Общая ширина этих ганглиев составляет примерно половину от ширины головы. От каждого надѐзофагеального ганглия в латеральном и переднем направлении отходит зрительный нерв [5]. Дейтоцеребрум составляет срединный отдел головного мозга, иннервирует усики. Тритоцеребрум является третьим, задним, отделом мозгового ганглия, он связан с симпатической нервной системой, так как от него начинается еѐ возвратный нерв. Подглоточный узел иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника [35].

Основу органов чувств составляют нервно-чувствительные единицы – сенсиллы, которые в типичных случаях состоят из двух компонентов: кожной структуры и прилегающих к ней нервных чувствительных клеток, нередко в числе одной в каждой сенсилле [35]. Ручейники рода *Apatania* обладают выпуклыми грибовидными псевдоплакоидными сенсиллами, вытянутыми вдоль оси антенны. Эти сенсиллы имеют продольные борозды с микропорами. Дистальный край сенсиллы приподнят над кутикулой и иногда имеет несколько коротких зубцов. Средний диаметр грибовидных псевдоплакоидных сенсилл у *A. crytophila* составляет от $7.5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (Валуйский др., 2020).

Мышечная система. Состоит из соматических мышц и из внутренностных, или висцеральных, мышц. Скелетные мышцы обслуживают движение тела, ходильных конечностей, ротовых органов, усиков и других придатков, у взрослых насекомых – крыльев. Прикрепление мышц к кутикуле обеспечивается особыми тонкими волокнами, отходящими от конца мышцы – тонофибриллами. В целом, мышцы ручейников образуют четыре группы – головную, грудную, крыловую (у имаго) и брюшную группы мышц [35].

В состав мышц входит сложный белок актомизин, обладающий сократительными свойствами, с одной стороны, и способностью катализировать гидролиз аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) – с другой. АТФ является аккумулятором энергии и её универсальным источником в жизненных процессах, в том числе и при работе мышц: в её молекулах содержится запас химической энергии. Дефосфилирование АТФ сопровождается выделением энергии, которая и используется мышцей для работы. Энергия АТФ затем немедленно восстанавливается за счёт фосфорной кислоты, получаемой при разложении аргининфосфорной кислоты; последняя является фосфагеном – носителем фосфорной кислоты, и представляет собой небелковое азотистое вещество, входящее в мышечную ткань насекомых [35].

Кровеносная система. Незамкнута, кровь заполняет полость тела и промежутки между органами, омывает их и только частью заключена в особый орган кровообращения – спинной сосуд. Это лежащая в перикардальном синусе трубка, подвешенная на коротких тяжах к спинной стенке тела. Спинной сосуд подразделяется на задний отдел – сердце, состоящее из серии способных пульсировать камер, и передний отдел – аорту, лишенную камер и имеющую вид простой трубки. Камеры сердца метамерны, отделены друг от друга направленными вперед клапанами; стенки камеры содержат мышцы [35]. Каждая камера имеет пару боковых входных отверстий – устьиц, также снабжённых клапанами, направленными внутрь; через эти устьица происходит всасывание крови из полости тела внутрь камер. Задний конец сердца замкнут. У взрослых насекомых непосредственно под сердцем располагается метамерная серия парных мышечных пучков, имеющих удлинённо треугольную форму; это крыловидные мышцы, входящие в состав верхней диафрагмы [35].

Кровь насекомых, или гемолимфа, является единственной жидкой тканью и состоит из жидкой плазмы и кровяных телец – гемоцитов. Плазма

ручейников обычно окрашена в желтоватый цвет, либо и вовсе не имеет цвета [35]. Плазма содержит неорганические соли, питательные вещества – белки, аминокислоты, углеводы и жиры, а также мочевую кислоту, ферменты, гормоны и пигменты; содержание воды изменчиво в пределах примерно 75-90%. Реакция крови большей частью слабо кислая или нейтральная (рН6-7). У насекомых существенна механическая функция крови – создание необходимого внутреннего давления, или тургора. Благодаря этому у личинок поддерживается форма тела [35]. Помимо того, путём сокращения мышц может возникать повышенное давление крови и передаваться через неё в другое место для выполнения той или иной работы, например, для расправления крыльев у только что возникших взрослых особей, для разворачивания хоботка, разрыва шкурки при линьке и пр.[35].

Дыхательная система. У имаго ручейников дыхание осуществляется через систему трахей, пронизывающих всё тело; трахеи открываются наружу отверстиями – дыхальцами, а мельчайшие разветвления трахей образуют трахейные капилляры – трахеолы [35].

Трахеи оплетают ткани и органы, снабжая их кислородом. Они располагаются в теле взрослого насекомого продольными стволами, имеющими поперечные перемычки между ними. Таким путём обеспечивается трахейная связь между сегментами и между боковыми сторонами тела [35].

Дыхальца, или стигмы, располагаются по бокам сегментов и являются метамерными образованиями: каждый сегмент имеет по паре дыхалец – по одному с каждой стороны [35]. Дыхальца имеют вид овального или круглого отверстия с утолщенными краями, образующими кольцеобразную раму. Они снабжены фильтрующим приспособлением в виде волосков и выростов, а также сложным запирающим аппаратом; с помощью

специальных мышц этого аппарата дыхальца могут закрываться и не пропускать воздух, а фильтрующее устройство предохраняет дыхательную систему от засорения при поступлении в неё воздуха [35].

Трахеолы представляют собой тончайшие окончания трахейной системы. Они проникают внутрь отдельных клеток. Для личинок ручейников характерно жаберное дыхание. Эти жабры пронизаны трахеями; газообмен происходит через их стенки. Они имеют вид наружных пластинчатых одиночных образований, сидящих на месте дыхалец; сами же дыхальца при этом отсутствуют (апнейстический тип) [35].

Выделительная система. Основные органы выделения как у личинок, так и у взрослых насекомых – мальпигиевы сосуды. Это слепые на свободном конце трубчатые каналы, прикрепленные своим основанием к кишечнику. Стенки мальпигиевых сосудов состоят изнутри из одного слоя эпителиальных клеток, снаружи одеты базальной перепонкой [35] и нередко имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую им подвижность. Число мальпигиевых сосудов у ручейников равно шести [35], своей свободной частью они фиксированы на задней кишке (криптонефрия) [35].

Половая система. У взрослых насекомых имеются парные половые железы [35].

У самок каждый яичник состоит из яйцевых трубок – овариол, они крепятся в организме с помощью концевых филламентов [35]. Овариола заканчивается ножкой, совокупность ножек образует калликс, продолжающийся в яйцевод. Оба яйцевода сливаются в непарное влагалище, открывающееся на брюшной стороне брюшка. Во влагалище открывается семяприёмник, придаточные железы [35]. В области полового отверстия могут находиться яйцеклады.

Мужская половая система состоит из пары семенников, каждый из которых представлен трубочками – фолликулами. Семяпроводы объединяются в общий семяизвергательный канал [35].

У личинок ручейников существуют две формы половых желёз: плоские, удлинённые и сферические. Это указывает на их будущую половую дифференциацию: удлинённым суждено стать женскими половыми органами, а сферическим – мужскими [5]. Мнения касательно формирования репродуктивных органов у личинок ручейников расходятся: ряд исследователей [14; 28] считает, что гонады у личинок не формируются вплоть до начала формирования куколки или, по крайней мере, не раньше достижения личинкой V возраста, другие учёные [5; 16], наблюдали оформленные гонады у личинок уже на ранних стадиях развития, однако возраст личинок не конкретизировался.

1.1.3. Питание

По типу питания личинки *A. crytophila* являются соскребателями. Они питаются мелкодисперсными органическими частицами, а также обрастаниями камней, водных растений, высокая пищевая ценность которых, помимо водорослевых компонентов (преимущественно, диатомеи), обеспечивается бактерио- и микофлорой, развивающейся среди водорослей и на поверхности камней [13; 44]. Для соскабливания налётов с камней личинкам служат их лопатковидные удлинённые верхние челюсти, представляющие конвергентный признак, присущий различным нередко далеко стоящим группам ручейников [44]. Пищеварительный аппарат личинок начинается ротовым отверстием и заканчивается на последнем сегменте брюшка анальным отверстием; между этими отверстиями проходит кишечный канал. Личинки *A. crytophila* предпочитают в качестве субстрата водный мох – *Fontinalis antipyretica* Hewd. [30], так как на его филоидах развиваются диатомовые водоросли [30], которые личинки

используют в пищу. Ротовой аппарат взрослых насекомых редуцирован, имеется хоботок, то есть потенциально они могут питаться только жидкой пищей (вода, цветочный нектар). Точно неизвестно, питаются ли имаго данного вида; питание, если и есть, то, вероятно, очень ограниченное, ввиду непродолжительного срока жизни взрослых форм [1; 46].

1.1.4. Экология и развитие

Вид предпочитает холодные течения и реки, а также глубокие высокогорные озёра. Насекомые созревают в озёрах, реках и ручьях, являются необходимыми компонентами пищевых цепей в пресноводных экосистемах [9; 13; 44]. Личинки *A. crymophila* обычно располагаются на субстрате отдельно, как единично, так и массово [44]. В местах произрастания водного мха фонтиналиса могут образоваться скопления. Сам фонтиналис произрастает на проточных участках р. Енисей (скорость течения 1,5 м/с) на глубине более 1 м.

Ручейники имеют восемь жизненных стадий или возрастов (не считая начальную стадию яйца) – личинка первого возраста (I), личинка второго возраста (II), личинка третьего возраста (III), личинка четвёртого возраста (IV), личинка пятого возраста (V), предкуколка (PP), куколка (P) и имаго (A) [11; 46]. Цикл развития начинается в конце весны, после выхода имаго из куколок. После спаривания самка откладывает яйца в воду на различные водные растения, а позже происходит выход личинок из яиц [46].

При гистолизе происходит уничтожение личиночных органов. Распад внутренних органов, который сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец – гемоцитов. Гемоциты при этом начинают функционировать как фагоциты, повышенная активность которых приводит к разрушению и поглощению вещества тканей [35]. При этом происходят и химические изменения в тканях, возникающие под воздействием ферментов гемоцитов. В основном гистолиз протекает на

фазе куколки, но начинается он ещё в конце жизни личинки последнего возраста [35]. Такая личинка прекращает питание и движение, часто сокращается в размерах и по существу является уже особой стадией, которую часто называют предкуколкой [35]. Гистолиз захватывает мышечную систему, отчего предкуполка становится неподвижной. Сильное воздействие он оказывает также на пищеварительную систему, но не затрагивает нервной и половой систем, а также спинного сосуда; их развитие и дифференцировка происходят непрерывно, без разрушения, что связано с их важными функциями в индивидуальной и видовой жизни насекомого [35]. Гистолиз составляет лишь первую часть внутреннего метаморфоза и сменяется процессом создания тканей и органов имагинальной жизни – гистогенезом [35]. Источником для образования этих новых тканей и органов служат продукты гистолиза. С другой стороны, очень важную роль при гистогенезе играют имагинальные зачатки – группы гиподермальных клеток, из которых возникают те или иные ткани и органы [35].

1.2. Трихoptерофауна р. Енисей

Первая регистрация ручейников *Apatania cymophila* как вида в литературе для притоков Енисея была сделана в 1873 г. [17], а для среднего Енисея – в 1928 г. [45].

Если опираться на исследования, выполненные до возведения Красноярской ГЭС, то ручейники этого рода встречались в составе донных беспозвоночных в исследованиях зообентоса Енисея, выполненных Грезе В. Н. [37], однако до вида не определялись. Также ручейники рода *Apatania* встречались в исследованиях фауны ручейников Енисея Лепнёвой С. Г. [45].

В общей сложности 31 вид и 12 семейств этого отряда были зарегистрированы в зообентосе Енисея в проведённых ранее исследованиях

(Табл. 1). Семейство Limnephilidae, представители которого занимают северные широты, является наиболее разнообразным в сообществах водных мхов и было представлено шестью видами, которые ранее не регистрировались для зообентоса Енисея (Табл. 1). Ранее в образцах зообентоса был обнаружен только один представитель семейства Limnephilidae sp., но он не был идентифицирован до вида, что может указывать на немногочисленность данного вида [25; 26]. Высокое разнообразие северных видов ручейников на водном мхе может быть объяснено их предпочтением данного субстрата. Специфические предпочтения личинок ручейников в отношении различных субстратов далеко не редки; многие представители семейства Limnephilidae были зарегистрированы среди сообщества макробеспозвоночных фонтиналиса [1; 24]. Самым разнообразным для зообентоса Енисея выступило семейство Hydropsychidae, а один вид этого семейства был также зарегистрирован среди обитателей водных мхов (Табл. 1). Примечательно, что до постройки Красноярской ГЭС ручейники именно этого семейства доминировали среди остальных в зообентосе среднего Енисея [47]. По последним оценкам, в 2003-2004 годах сообщество ручейников составляло до 20% от общей биомассы зообентоса Енисея, достигая максимума поздней осенью, при этом в видовом соотношении в нём доминировали личинки *A. crymophila*; о численности других видов не упоминалось [25;26].

Анализ коллекции личинок ручейников ИБФ, собранных с образцов фонтиналиса в среднем Енисее за 2008-2021 гг., выявил восемь (помимо *A. crymophila*) описанных ниже видов, относящихся к трём семействам, причём семейство Limnephilidae было наиболее разнообразным [15].

Таблица 1 – Таксономический список ручейников р. Енисей [15].

Семейство	Вид	Год первой регистрации и вида	Верхний Енисей	Средний Енисей		Нижний Енисей
			Бентос	Бентос	Водный мох ^c	Бентос
Hydropsychidae	<i>Aethaloptera evanescens</i> (McLachlan, 1880) син. <i>Aethaeloptera rossica</i>	1929 ^a	+ ^b	+ ^{a,b}	No data	No data
	<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	1928 ^a	+ ^a	+ ^a	+	No data
	<i>Ceratopsyche nevae</i> (Kolenati, 1858) устар. <i>Hydropsyche nevae</i> (Kolenati, 1858)	1926 ^a	+ ^d	+ ^a	No data	+ ^a
	<i>Cheumatopsyche czekanovskii</i> (Martynov, 1910)	1937 ^a	No data	+ ^a	No data	+ ^a
	<i>Hydropsyche ornatula</i> (McLachlan, 1878) син. <i>Hydropsyche atomaria</i> (Pictet 1834)	1928 ^a	No data	+ ^a	No data	+ ^a
	<i>Macrostemum radiatum</i> (McLachlan, 1872) = <i>Macronema lacustre</i> (Iwata, 1927)	1930 ^a	No data	+ ^a	No data	+ ^a
	<i>Potamya</i> sp.	2000 ^e	No data	No data	No data	+ ^e

Limnephilidae	<i>Anobolia servata</i> (MacLachlan, 1880)	No data	No data	No data	+	No data
	<i>Dicosmoecus palatus</i> (McLachlan, 1872)	No data	No data	No data	+	No data
	<i>Hydatophylax nigrovittatus</i> (McLachlan, 1872)	No data	No data	No data	+	No data
	<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> (McLachlan, 1876)	No data	No data	No data	+	No data
	<i>Limnephilus politus</i> (McLachlan, 1865)	No data	No data	No data	+	No data
	<i>Limnephilidae</i> sp.	No data	No data	+ ^f	No data	No data
	<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)	No data	No data	No data	+	No data
Apataniidae	<i>Apatania crymophila</i> (MacLachlan, 1880)	1928 ^a	No data	+ ^{f,e}	+	+ ^a
	<i>Apatania zonella</i> (Zetterstedt, 1840)	No data	+ ^d	No data	No data	
Brachycentridae	<i>Brachycentrus subnubilus</i> (Curtis, 1834) сін. <i>Brachycentrus caucasicus</i> (Martynov, 1926)	1929 ^a	No data	+ ^a	+	No data
Leptoceridae	<i>Ceraclea excisa</i> (Morton, 1904) устар. <i>Leptocerus excisus</i> (Martynov, 1935)	1928 ^a	No data	+ ^a	No data	+ ^a

	<i>Ceraclea annulicornis</i> (Stephens, 1836) сйн. <i>Leptocerus annulicornis</i> (Stephens, 1836)	1928 ^a	No data	+ ^a	No data	No data
	<i>Mystacides sp.</i>	1940-1955 ^b	+ ^b	+ ^b	No data	No data
	<i>Oecetis sp.</i>	1940-1955 ^b	+ ^b	+ ^b	No data	No data
Polycentropodidae	<i>Cyrnus sp.</i>	1940-1955 ^b	No data	No data	No data	+ ^b
Glossosomatidae	<i>Glossosoma nylanderi</i> (McLachlan, 1879) устар. <i>Diploglossa nylanderi</i>	1929 ^a	No data	+ ^a	No data	+ ^a
Goeridae	<i>Goera sajanensis</i> (Martynov, 1924)	1937 ^a	+ ^a	No data	No data	+ ^a
	<i>Goera sp.</i>	1937 ^a	+ ^a	+ ^a	No data	No data
	<i>Silo sp.</i>	1940-1955 ^b	+ ^b	+ ^b	No data	No data
Hydroptilidae	<i>Hydroptila sp.</i>	1940-1955 ^b	+ ^b	No data	No data	No data
Lepidostomatidae	<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	1929 ^a	No data	+ ^a	No data	No data
	<i>Lepidostoma sp.</i>	1940-1955 ^b	+ ^b	No data	No data	No data
Psychomyiidae	<i>Psychomyiella sp.</i>	1929 ^a	No data	+ ^a	No data	+ ^a
Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila impar</i> (Martynov, 1914)	1929 ^a	No data	+ ^a	No data	No data

^a Лепнёва (1948); ^bГрезе (1957), ^c Это исследование, ^dАндрианова и др. (2019), ^eАндрианова (2013), ^f Sushchik et al. (2007)

Hydropsychidae

Arctopsyche ladogensis (Kolenati, 1859). Тело тёмно-бурое. Вдоль коронального шва нотумов проходит отчётливая светлая полоса. Жабры состоят из трёх жаберных нитей. На 8-м брюшном сегменте жабры отсутствуют. Гулярный склерит постепенно сужается к задней части [50]. Личинки хищные, свободноплавающие, домики не строят. Этот вид встречается среди зарослей фонтиналиса периодически [15].

Limnephilidae

Anabolia servata (McLachlan, 1880). Голова и конечности светло-коричневого оттенка, брюшко светлое. Боковые поверхности бёдер средних и задних ног с дополнительными вторичными щетинками. Между задними медиальными склеритами метанотума нет дополнительных щетинок. Голова с контрастным V-образным рисунком из мускульных точек и сливающихся пятен на желтоватом фоне. Базальная часть вертлугов средних и задних ног с единственной вентральной первичной щетинкой. На боковых поверхностях передних бёдер вторичных щетинок нет. В плеуральной пресегментной жабре 2-го брюшного сегмента 1-2 нити. Вторичные щетинки бёдер без тёмных пятнышек в основании. На дорсальной поверхности головы позади глаз самые крупные хеты расположены на светлом поле [50]. Домики личинок разнообразные по материалу: из растительных пластин, из песчинок, детрита, сухих палочек. Длина домиков до 2 см. Личинки *A. servata* встречаются на водном мхе регулярно, но в крайне малом, единичном, количестве [15].

Dicosmoecus palatus (McLachlan, 1872). Личинка массивная, конечности, нотумы и голова тёмно-бурые, почти чёрные по окраске, брюшко серовато-коричневое. Часть жабр состоит из одной нити, часть – из двух и более нитей. Голени всех ног имеют несколько пар светлых шиповидных хет вдоль вентральной кромки. Шипы вдоль передней кромки

пронотума очень короткие, кроме них присутствуют сравнительно длинные щетинки [50]. Домики большие, массивные, из крупных камешков, по форме очертания домика напоминают овал, длина 2,5 см. Личинки данного вида регулярно наблюдаются на водном мхе единично [15].

***Hydatophylax nigrovittatus* (McLachlan, 1872).** Бёдра средних и задних ног без вторичных щетинок на боковых поверхностях. Все жабры состоят из одиночных нитей. Гула заметно длиннее головной капсулы. Точки на голове чёткие, крупные. Рисунок щитка мезонотума контрастный, с довольно широкой светлой медиальной полоской, продолжением которой служит такой же светлый беловатый средний участок переднего медиального щитка метанотума. Ноги пёстрые с резкими чёрными дистальными перевязями голеней и лапок, на вертлугах и бёдрах перевязи менее чёткие, но такие же тёмные [50]. Домик из песчинок и сухих палочек, детрита, удлинённый, порой громоздкий, до 2,5 см в длину. Эти личинки в малом количестве регулярно наблюдаются среди зарослей фонтиналиса [15].

***Chaetopteryx sahlbergi* (McLachlan, 1876).** Первый брюшной тергит густо покрыт хетами, суммарно их меньше 30-ти. Жабры состоят из одиночных нитей. По сторонам от щитка, располагающегося на 9-ом брюшном тергите, одна щетинка. На бёдрах средних и задних ног отсутствуют вторичные щетинки, на базальной половине верхней кромки бёдер только одна щетинка. Метанотум имеет два видимо отделённых друг от друга склерита. Домик детритный, до 1,5 см в длину. [50] Наблюдаются на водном мхе периодически, в единичных экземплярах. [15]

***Limnephilus politus* (McLachlan, 1865).** Передняя треть пронотума гораздо темнее задней, более светлой. На бёдрах задних ног имеются вторичные щетинки, на бёдрах средних ног вторичные щетинки отсутствуют. Жабры состоят из тройных нитей. Домики преимущественно

из частичек водного мха, реже – детрита, круглые в сечении. До 2 см в длину [50]. Личинки данного вида периодически попадаются среди проб водного мха в малом, практически единичном, количестве [15].

***Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834).** Все жабры состоят из одиночных нитей. Метанотум с 2 расставленными антеромедиальными склеритами. На щитке 9-го тергита и базальном склерите анальных ножек нет прозрачных шиповидных щетинок. Вторичные щетинки на передних и задних поверхностях бёдер средних и задних ног отсутствуют. Верхняя кромка бёдер средних и задних ног в базальной половине с одной единственной крупной первичной щетинкой. По сторонам от щитка 9-го брюшного тергита имеются как минимум 2 латеральные щетинки. На 1-м брюшном сегменте имеются крупные щетинки с округлым склеритом в основании; диаметр округлого склерита, лежащего в основании, превышает толщину щетинки. Перед боковыми бугорками 1-го брюшного сегмента щетинок нет. Голова бурая, иногда с немногочисленными светлыми пятнами. Светлых пятен позади глаза нет [50]. Домики из минеральных частиц, детрита, длина может достигать 2,5 см. Встречается на водном мхе единично [15].

Brachycentridae

***Brachycentrus subnubilis* (Curtis, 1834).** Протонум с поперечным дугообразным рубцом. Голень средних ног с крупным выступом снизу; мезонотум в каждой половине всегда из двух склеритов; эпимерон заднегруди с гребнем мощных хет на передней кромке. Дорсальная кромка бёдер средних и задних ног с несколькими вторичными щетинками. Вентральная кромка бёдер средних и задних ног с двумя крупными щетинками, передняя и задняя поверхности бёдер без гипертрофированных щетинок. Дорсальные жабры состоят из нескольких нитей. Склериты мезонотума вплотную соприкасаются до задней кромки. Самые задние

щетинки верхней поверхности головы, расположенные у заднего угла фронтотрипеуса, длинные, равны расстоянию от основания этих щетинок до глаз. Внутренний передний угол центральных склеритов мезонотума с 2-4 хетами. Домик из растительных частиц или детрита, представляет из себя четырёхгранную трубочку, квадратную в сечении, до 1 см в длину. [50] Личинки регулярно встречаются среди зарослей фонтиналиса в малом количестве [15].

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Район исследования и отбор проб

Средним Енисеем принято считать участок реки от Красноярской ГЭС до устья р. Ангары, длиной в 876 км.

В большей части среднего течения Енисей представляет чередование горных участков с бурным стремительным течением и каменистым дном (доминирующее преобладание галечного дна) и более или менее спокойных плёсов. Енисей изобилует протоками и островами. Для среднего Енисея характерна изменчивая конфигурация русла и довольно высокая скорость течения: 2,5 м/с (до возведения плотины ГЭС) и 1,5 м/с (после возведения плотины ГЭС) [36; 43; 49].

Средний годовой расход воды в начале среднего течения Енисея равен 1447 м³/с; средний максимум – 7114 м³/с, средний годовой сток 45,66 км³. В нижней части среднего течения у Красноярска годовой расход равен 2939 м³/с, средний максимальный 14169 м³/с, средний годовой сток 92,40 км³ [42; 45].

Термический режим среднего Енисея после возведения ГЭС заметно изменился: так летняя температура воды в нижнем бьефе ГЭС не превышает 13 °С [43], а в зимний период ниже по течению от плотины на протяжённости 80-300 км, в зависимости от степени суровости зимы, вода на этом участке реки не замерзает [43]. Термика Енисея в районе отбора проб в период проведения исследования характеризуется представленными ниже среднемесячными температурами (Рис. 3.). Данные по температуре были предоставлены ФГБУ «Среднесибирское УГМС» [48]. До возведения плотины ГЭС летняя температура вод на этом участке достигала 18 °С, при этом в зимний период река покрывалась льдом примерно на 5-6 месяцев [43].

Минимальная глубина вод на этом участке реки равна 2,3 м, а максимальная доходит до 6,5 м [49].

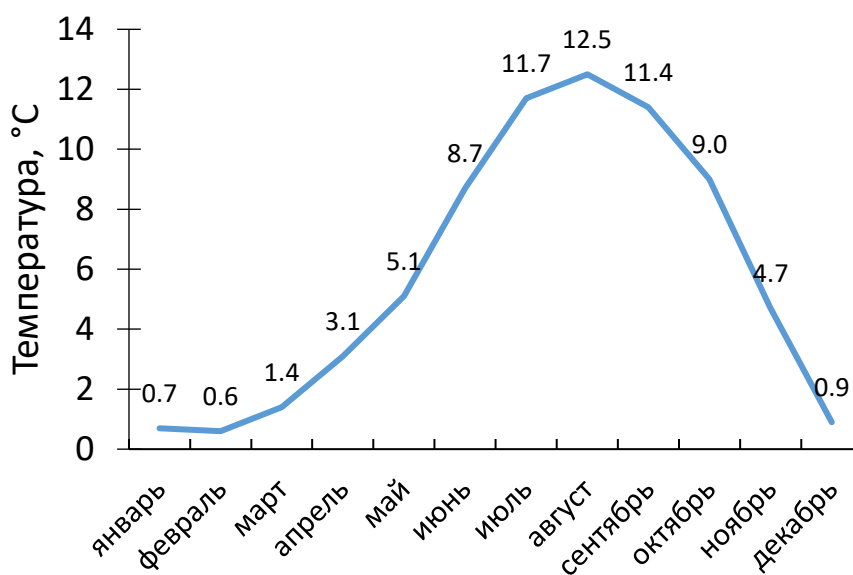


Рисунок 3 – Среднемесячная температура
р. Енисей, 2022 г. [48].

Отбор водного мха, на котором находились агрегации ручейников, проводился вблизи левого берега реки, напротив с. Овсянка, рядом с одноимённым островом ($55^{\circ}58'06''$ с. ш., $92^{\circ}33'32''$ в. д.), в период с июня по ноябрь 2022 года (Рис. 4.).



Рисунок 4 – Участок отбора проб водного мха [12].

Мох отбирался с лодки на проточном участке реки со скоростью течения 0,7 м/с, с глубины 1,2-1,5 м при помощи специального граблеобразного пробоотборника. Водный мох с беспозвоночными организмами на нём помещали в пластиковый бак сразу после отбора проб и транспортировали в лабораторию в течение нескольких часов.

Всего было отобрано шесть проб мха с июня по ноябрь (Табл. 2.). Масса сырого мха при отборах варьировалась от 2 (1,7) до 8 кг (Табл. 2.); такое количество мха отбиралось с целью получения репрезентативных выборок насекомых, так как пробы собирались только в одной повторности. Стоит отметить, что ноябрьская проба, ввиду неблагоприятных погодных условий, была отобрана ближе к берегу, в отличие от остальных. Число личинок ручейников при пересчёте на кг сырого мха варьировало от 2 до 1000 (1085) экземпляров (Табл. 2.).

Таблица 2 – Некоторые количественные показатели ручейников *A. corytophila* в пробах водного мха.

Дата отбора	Водный мох, масса сыр. / масса сух., кг	Масса сух. всей пробы (личинки с домиками), г	Число ручейников на кг массы сыр. мха, экз./кг
Июнь 2022	8,8 / 1,65	3,04	2
Июль 2022	5,2 / 0,97	0,24	3
Август 2022	5,6 / 1,04	3,37	217
Сентябрь 2022	5,9 / 1,11	16,3	425
Октябрь 2022	5,6 / 1,06	50,3	1085
Ноябрь 2022	1,7 / 0,32	2,42	125

2.2. Метод обработки собранного материала

В лаборатории ручейников (и других беспозвоночных) стряхивали со свежей биомассы водного мха; представителей этого отряда насекомых, не

относящихся к роду *Apatania*, фиксировали в 95% этаноле для дальнейшей идентификации. Примерно 20-30 экземпляров личинок *A. crytophila* отбиралось из каждой пробы для определения их сырой массы и линейных размеров головной капсулы, домика. Оставшиеся личинки трихоптер на образцах водного мха были высушены и отсортированы. Содержание влаги в образцах фонтиналиса определялось путём высушивания отобранных навесок сырого мха массой 10-20 г в трёх повторностях при температуре 105°C.

Методом квартования из сухих, сыпучих проб ручейников отбирались случайные выборки, масса которых измерялась на электронных весах. Ручейники с целыми домиками подвергались фотосъёмке через стереомикроскоп ЛОМО МСП-1 для последующего определения их линейных размеров (Length, Width) в программе «ImageJ» [22]. Полученные размерные данные загружались в RStudio [21] для дальнейшей обработки.

Масса выборок варьировала от 0,2 до 5 г, минимальное количество ручейников в выборках равнялось 14 экземплярам, максимальное – 1198 экземплярам (Табл. 3.). В случае низкого количества общего числа ручейников в пробе в выборках учитывались все собранные личинки ручейников. В дальнейшем анализе и расчётах учитывались только личинки с неповреждёнными домиками, так как количество личинок с повреждёнными домиками в выборках было незначительным и не превышало 5% (Табл. 3.).

Анализ таксономического состава ручейников бассейна Енисея проводился по общедоступным электронным литературным данным, архивам Красноярского филиала ВНИРО, а также с учётом коллекционных экземпляров института Биофизики СО РАН. Все виды определялись в соответствии с определителем под общей редакцией С. Я. Цалолихина

(2001) [50] и определителем ручейников отряда кольчатощупиковых С. Г. Лепнёвой (1964) [44].

Таблица 3 – Объём выборок ручейников *A. cymophila* в пробах водного мха.

Дата отбора	Масса сух. всей пробы (личинки с домиками), г	Масса сух. выборки, г (%)	Количество ручейников в выборке, шт.	Личинки с повреждёнными домиками в выборке, %
Июнь 2022	3,04	3,0 (100)	18	0
Июль 2022	0,24	0,2 (100)	14	0
Август 2022	3,37	3,4 (100)	1198	3
Сентябрь 2022	16,3	3,3 (20)	498	2
Октябрь 2022	50,3	5,7 (11)	691	3
Ноябрь 2022	2,42	2,4 (100)	213	4

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

институт

Кафедра водных и наземных экосистем

кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия

« ____ » _____ 20 ____ г

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.04.01.04 – Гидробиология и ихтиология

Сезонная динамика ручейников *Apatania crytophila* на

водном мхе в среднем течении р. Енисей

Тема

Руководитель



подпись, дата
23.06.23

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

И. В. Зуев
инициалы, фамилия

Выпускник



подпись, дата
23.06.23

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

Д. А. Коновалова
инициалы, фамилия

Рецензент



подпись, дата
23.06.23

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

А. В. Андрианова
инициалы, фамилия

Красноярск, 2023