

**ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПЛОТНОСТЬ
ЛИЧИНОК ВЕСНЯНОК В МЕТАРИТРАЛИ Р. КЕДРОВАЯ
(ЮГ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ)**

В.А. Тесленко, С.К. Холин

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: teslenko@ibss.dvo.ru*

Исследования проводились на плесе-перекате метаритрали р. Кедровая (43°05'88" N, 131°33'12" E) весной, летом и осенью 1993–1994 гг. В сообществе веснянок, представленного 14 видами, доминировали по плотности *Amphinemura verrucosa*, *Paracapnia khorensis*, *Taenionema japonicum* (55 % 18 и 15 % соответственно). Регрессионный анализ показал значимую корреляцию между плотностью растительно-детритоядных видов и температурой воды, количеством листового опада, детрита, глубиной и скоростью течения. Для хищных личинок веснянок регрессионная модель не достаточно адекватно описывает взаимосвязь плотности и основных абиотических факторов среды. По результатам канонического анализа избыточности пять рассматриваемых нами факторов объясняют 83,3 % изменчивости в пространстве первых двух канонических переменных. Более 60 % общей изменчивости численности веснянок объясняют температура воды и количество листового опада.

**DENSITY OF PLECOPTERA IN THE KEDROVAYA RIVER
(SOUTH OF THE FAR EAST OF RUSSIA) METARHITHRAL
IN RELATION TO SELECTED ENVIRONMENTAL VARIABLES**

V.A. Teslenko, S.K. Kholin

*Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch, 100 letiyia
Vladivostoka Avenue, Vladivostok 690022 Russia. E-mail: teslenko@ibss.dvo.ru*

Approximately 17300 specimens of 14 species of stoneflies have been quantitatively sampled at riffle-pool structural unit of the Kedrovaya River metarhithral zone (43°05'88" N, 131°33'12" E) in the spring, summer and autumn seasons 1993–1994. The stoneflies *Amphinemura verrucosa*, *Paracapnia khorensis*, *Taenionema japonicum* are clearly dominant on density in taxocenosis (55 %, 18 and 15 %, respectively). Multiple regression analysis showed significant correlation between herbivorous-detritivorous stonefly species densities and water temperature, leaf litter, detritus, depth, and current. In the same time the models for predaceous stonefly species have not described adequately the interactions of stonefly density distribution and abiotic factors. Using redundancy analysis 5 environmental variables explain 83,3 % of the variability. The water temperature and leaf litter have been found the most important environmental factor explaining more 60 % of variability in the species density distribution.

Материал и методы

Наблюдения за распределением личинок веснянок и основными параметрами среды проводились в предгорной, умеренно холодноводной, малой лососевой реке Кедровая с апреля 1993 по апрель 1994 г. Подробно характеристика р. Кедровая приведена в работе В.Я. Леванидова (1977). Обследуемый плес-перекат, представляющий собой типичный структурный элемент речной системы, был расположен в метаритрали

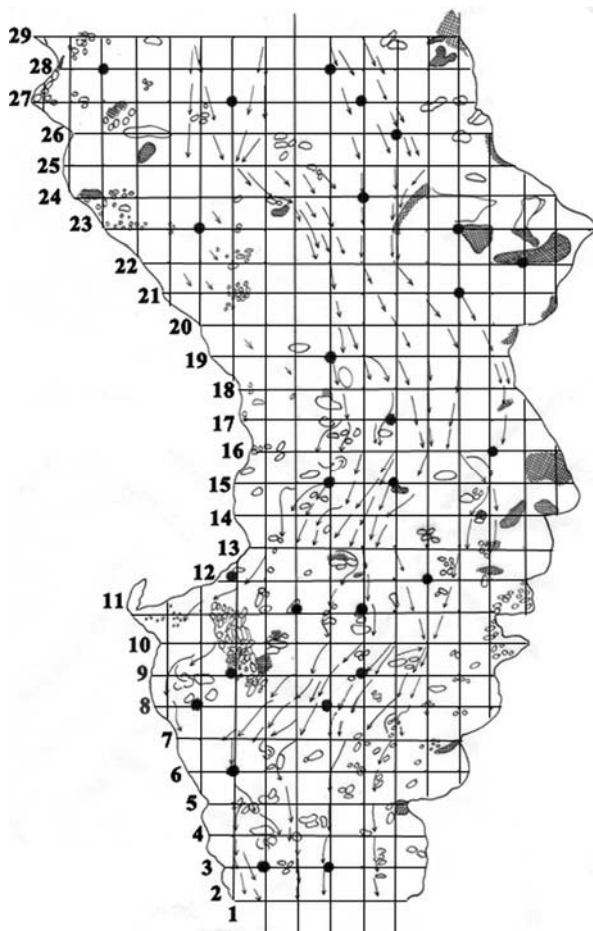


Рис. 1. Схема экспериментального участка плес-перекат в метаритрале р. Кедровая в 1993–1994 г. с нанесенной стандартной сеткой отбора проб и указанием мест сбора (темная точка) материала 9 мая 1993 г. Заштрихованные участки означают скопления листового опада

(43°05'88" N, 131°33'12" E). Его протяженность составляла около 60 м, ширина на выходе в перекат – 6 м, на плесе – 15 м. Вдоль середины потока была установлена нулевая линия, от которой через каждые 2 м к правому и левому берегу натягивались веревки, маркированные через каждый метр (рис. 1). Таким образом была образована сетка для отбора проб, состоящая из 29 параллельных линий с площадью сечения 2×1 м². 29–17-я линии ограничивали плес, 16–15-я – переход плеса в перекат, 14–1-я линии – перекат. Пробы бентоса отбирали бентометром с площадью захвата 0,075 или 0,0625 м² 24 апреля, 9 и 24 мая, 10 и 26 июня, 18 июля, 3 и 23 августа, 9 сентября, 8 и 24 октября, 8 и 25 ноября 1993 г., 20 марта и 3 апреля 1994 г. Единовременная выборка на экспериментальном плесе-перекате составляла от 25 до 30 бентометров, всего за указанный период было отобрано 410 количественных проб бентоса, в которых обнаружено около 17300 экз. веснянок. Перед каждой серией отбора проб составлялась карта-схема участка с указанием скорости потока, глубины, структуры грунта, температуры, скоплений листового опада (рис. 1) и места отбора материала.

Такая карта за каждую дату позволяла не повторять отбор проб 2 раза в одном и том же месте. Характер грунта в период исследований не изменялся и был представлен галькой и отдельными крупными валунами на перекате. Самый большой валун располагался на плесе в районе 20-й линии, за которым следовала яма глубиной до 1 м.

Диапазон изменения параметров среды в период исследований приведен в табл. 1.

Для того чтобы оценить зависимость плотности веснянок от факторов окружающей среды, был использован метод множественной регрессии. Данные по плотности веснянок преобразовывались логарифмированием по формуле $X' = \ln(X + 1)$. Теоретическая зависимость основывалась на предположении, что в течение года распределение плотности N данного вида являлось функцией распределения глубины H , скорости течения V , температуры воды T , количества листового опада L , детрита D и может быть записано в виде уравнения множественной регрессии:

$$N = b_0 + b_h H + b_t T + b_v V + b_l L + b_d D,$$

где b_0 , b_h , b_t , b_v , b_l , b_d – оценки соответствующих независимых переменных и свободного члена регрессии b_0 . Расчеты проведены с помощью программы *Statistica 6.0*.

Таблица 1

Диапазон изменений основных параметров окружающей среды метаритрали р. Кедровая с апреля 1993 по апрель 1994 г.

| Фактор | Значение | | |
|--|----------|-------------|--------------|
| | среднее | минимальное | максимальное |
| Глубина потока (<i>H</i>), м | 0,24 | 0,01 | 0,54 |
| Температура (<i>T</i>), °С | 8,85 | 0,50 | 15,20 |
| Скорость течения (<i>V</i>), м/с | 0,50 | 0,0 | 2,00 |
| Листовой опад (<i>L</i>), г сух. в-ва/м ² | 66,05 | 0,0 | 2124,53 |
| Детрит (<i>D</i>), г сух. в-ва/м ² | 13,27 | 0,0 | 113,33 |

В дополнение к регрессионному был проведен статистический анализ методом RDA (redundancy analysis – т.н. анализ избыточности), программа CANOCO, версия 3.11 (Ter Braak, 1988), который позволил оценить влияние факторов среды на плотность видов всего сообщества веснянок метаритрали р. Кедровая. Ни один из выбранных нами факторов среды статистически значимо не коррелировал друг с другом. Логарифмическое преобразование данных по плотности не использовали, поскольку численность видов была пересчитана на 1 м². В анализ были включены виды, встречающиеся в трех или более выборках. Виды, отмеченные в одной или двух пробах, были исключены из анализа. Те виды, аббревиатура имен которых отсутствует в табл. 2, также не включены в данный анализ.

Таблица 2

Видовой состав сообщества веснянок в метаритрали р. Кедровая 1993–1994 гг.

| Вид | Аббревиатура |
|---|--------------|
| Сем. Taeniopterygidae | |
| <i>Taenionema japonicum</i> (Okamoto, 1922) | TAE JAP |
| Сем. Nemouridae | |
| <i>Amphinemura verrucosa</i> Zwick, 1973 | AMP VER |
| <i>Nemoura papilla</i> Okamoto, 1922 | NEM PAP |
| Сем. Capniidae | |
| <i>Paracapnia khorensis</i> Zhiltzova, 1972 | PAR KHO |
| Сем. Leuctridae | |
| <i>Perlomyia smithae</i> (Nelson et Hanson, 1973) | |
| Сем. Pteronarcyidae | |
| <i>Pteronarcys sachalina</i> Klapalek, 1908 | PTE SAC |
| Сем. Perlodidae | |
| <i>Megarcys ochracea</i> Klapalek, 1912 | MEG OCH |
| <i>Stavsolus manchuricus</i> Teslenko, 1999 | STA MAN |
| <i>Diura knowltoni</i> (Frison, 1937) | |
| <i>Skwala pusilla</i> (Klapalek, 1912) | SKW PUS |
| <i>Isoperla</i> sp. | ISO SPM |
| Сем. Perlidae | |
| <i>Kamimuria exilis</i> (McLachlan, 1872) | KAM EXI |
| Сем. Chloroperlidae | |
| <i>Paraperla lepnevae</i> , Zhiltzova, 1978 | PAR LEP |
| <i>Alloperla rostellata</i> (Klapalek, 1923) | |
| <i>Sweltsa colorata</i> Zhiltzova, 1978 | SWE COL |

Результаты и обсуждение

В результате исследований было установлено, что биоценоз метаритрали р. Кедровая включает более 212 видов и форм донных беспозвоночных. По биомассе и численности на протяжении 30 лет стабильно доминировали личинки ручейников *Stenopsyche marmorata* и поденок *Baetis* sp., соответственно (Леванидов, 1977; Кочарина и др., 1988; Tiunova et al., 1998). Личинки веснянок, обнаруженные в количественных сборах 1993 – 1994 гг., принадлежали к 14 видам из 8 семейств и 14 родов (табл. 2). Среднегодовая биомасса личинок веснянок в 1993 – 1994 гг. составила 1,520 г /м², среднегодовая численность 835 экз./м², эти показатели отличались от аналогичных 1980 г. – 4, 32 ± 0,97 г/м² и 916 ± ±174 экз./м². Вариабельность динамики биомассы можно рассматривать как одну из важнейших характеристик сообществ и экосистем водотоков (Алимов, 2000). Вместе с тем, уменьшение биомассы в 3 раза в данном случае, по

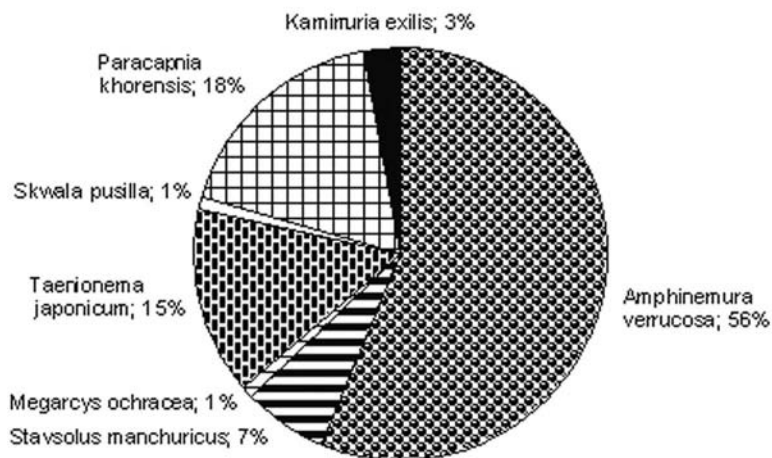


Рис. 2. Структура сообщества веснянок по плотности на участке плес–перекат в метаритрале р. Кедровая с апреля 1993 по апрель 1994 г.

нашему мнению, связано с сокращением площади бентометра. Поскольку личинки крупных видов веснянок *Megarcys ochracea*, *Pteronarcys sachalina* и др. предпочитали обитать под большими камнями, не входящими в рамку площадью захвата 0,075 или 0,0625 м², они не были учтены количественными пробами, что в конечном итоге и привело к сокращению среднегодовых показателей биомассы веснянок. В сообществе веснянок по плотности по-прежнему преобладали личинки *Amphinemura verrucosa*, *Paracapnia khorensis*, *Taenionema japonicum* (от 55 до 15% соответственно); личинки *Stavsolus manchuricus* входили в категорию субдоминантов (7%), а *Kamimuria exilis*, *Skwala pusilla* и *Megarcys ochracea* – в категорию второстепенных видов (3–1%). Численность остальных 7 видов составляла ниже 1 % (рис. 2).

Анализ распределения массовых видов веснянок в период исследований показал, что все они предпочитали концентрироваться на перекате (рис. 3).

В результате проведенного множественного регрессионного анализа для каждого массового вида была получена регрессионная модель, отражающая количественную зависимость их плотности от температуры воды, скорости течения, глубины потока, количества детрита и листового опада.

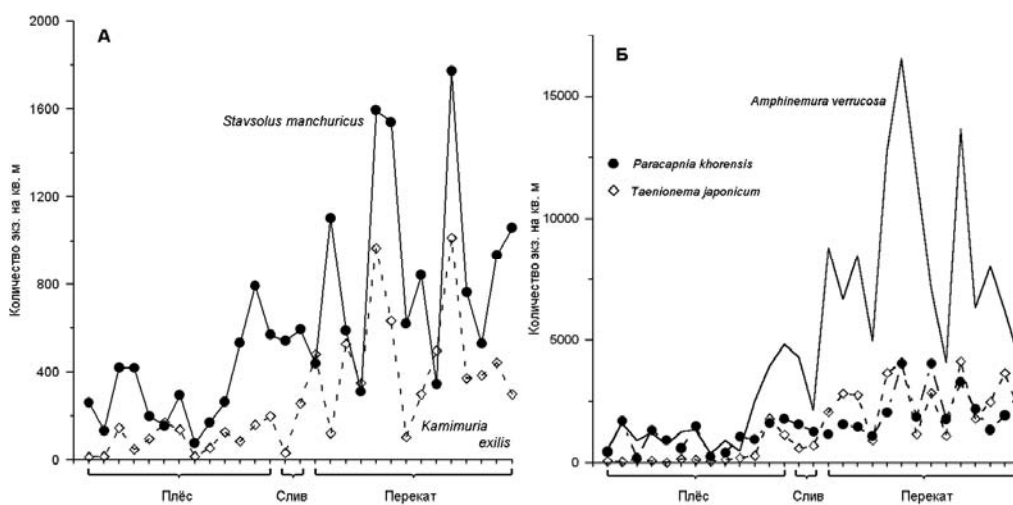


Рис. 3. Распределение хищных (А) и детритоядных (Б) личинок веснянок на участке плес–перекат в метаритрале р. Кедровая с апреля 1993 по апрель 1994 г.

Таблица 3

Уравнения множественной регрессии для прогнозирования численности веснянок по результатам измерений на участке плес–перекат в метаритрале р. Кедровая с апреля 1993 по апрель 1994 г.

| Уравнение регрессии | R | F | p |
|--|------|--------|----------|
| <i>Amphinemura verrucosa</i> $N = 8,110 - 0,185H - 0,524T + 0,337L$ | 0,53 | 139,85 | <0,00001 |
| <i>Paracapnia khorensis</i> $N = 8,079 - 0,210H - 0,328T - 0,166D$ | 0,19 | 21,12 | <0,00001 |
| <i>Taenionema japonicum</i> $N = 3,772 - 0,176H - 0,356T + 0,136V + 0,325L$ | 0,31 | 40,10 | <0,00001 |
| <i>Stavsolus manchuricus</i> $N = 1,666 + 0,242L$ | 0,06 | 19,92 | <0,00001 |
| <i>Kamimuria exilis</i> $N = 0,096T + 0,232V + 0,320L - 0,791$ | 0,16 | 25,40 | <0,00001 |

Примечание. R – коэффициент детерминации множественной регрессии, F – критерий Фишера, p – уровень значимости.

что плотность личинок *Amphinemura* обратно пропорциональна температуре воды и глубине потока, и прямо пропорциональна количеству листового опада. Причем, судя по величине коэффициентов, температура воды является определяющим фактором плотности личинок данного вида. Анализ остатков также указывает на адекватность модели, поскольку распределение остатков симметрично и близко к нормальному (рис. 4 А).

Предварительная оценка модели линейной зависимости плотности личинок *Paracapnia khorensis* от факторов среды выявила статистическую незначимость переменных – скорость течения и количество листового опада. Регрессионная модель зависимости плотности от температуры, глубины потока и количества детрита объясняет не более 19 % случаев разброса значений плотности личинок *Paracapnia* относительно среднего, хотя модель статистически значима (табл. 3). Согласно общему уравнению модели (табл. 3.) распределение личинок *P. khorensis* на участке плес-перекат р. Кедровая с апреля 1993 по апрель 1994 г. отрицательно коррелирует с температурой воды в большей степени, чем с глубиной и количеством детрита.

Первичный анализ данных при построении модели распределения личинок *Taenionema japonicum* выявил статистическую незначимость переменной количества детрита *D*, которая не учитывалась в дальнейшем (табл. 3). Значимое влияние на плотность личинок *T. japonicum* оказывают температура воды, количество листового опада, глубина потока и скорость течения. Согласно модели плотность личинок отрицательно зависит от глубины потока и температуры воды. Причем наибольшая величина коэффициента в уравнении отмечена для температуры воды и количества листового опада. Следовательно, можно предположить, что холодолюбивые личинки *T. japonicum* предпочитают концентрироваться в листовых подушках на мелких перекатах, где скорость течения выше, чем на плесах. В полученной модели коэффициент детерминации $R^2=0,319$ означает, что построенная модель линейной зависимости распределения объясняет около 32 % разброса значений относительно среднего (табл. 3).

В результате анализа определено, что только 3 фактора окружающей среды из пяти значимо влияют на плотность личинок веснянок *Kamimuria exilis* (табл. 3), а именно, температура воды, скорость течения и количество листового опада. Статистически незначимые переменные глубина и количество детрита в дальнейшем были исключены из анализа. В соответствии с моделью, плотность личинок *Kamimuria* положительно коррелирует со скоростью течения и температурой воды, но в большей степени зависит от

При выявлении зависимости плотности личинок *Amphinemura verrucosa* от основных факторов среды была показана статистическая незначимость скорости течения (*V*) и количества детрита (*D*), что позволило исключить эти переменные из дальнейшего анализа. В полученной модели (табл. 3) значение коэффициента детерминации $R^2 = 0,53$ указывает на то, что построенная регрессия объясняет >51% разброса значений плотности личинок *Amphinemura verrucosa* относительно среднего. Отрицательные коэффициенты при независимых переменных *T* и *H* показывают,

количества листового опада. Следует, однако, отметить, что, по нашим данным (Teslenko, 1997) личинки *Kamimuria* являются облигатными хищниками и листовым опадом не питаются. Присутствие в местах скопления листового опада обусловлено их пищевым поведением, связанным с поиском жертв, использующих пакеты листьев в качестве субстрата или убежищ. Таким образом, распределение личинок *Kamimuria*, возможно, в большей степени зависит от биотических факторов среды, которые в данном анализе не учитывались. Полученная модель объясняет лишь около 16% случаев разброса значений плотности личинок *Kamimuria exilis* относительно среднего ($R^2 = 0,16$; табл. 3). Таким образом, полученные коэффициенты регрессии только в первом приближении оценивают предлагаемую зависимость.

Анализ плотности личинок *Stavsolus manchuricus* на участке плес–перекат выявил статистическую незначимость четырех переменных: глубины, температуры, скорости течения и количества детрита. Статистически значимой переменной является количество листового опада. Однако коэффициент детерминации намного ниже, чем у других видов. Модель объясняет лишь не более 6 % случаев разброса значений плотности личинок *S. manchuricus* относительно среднего (табл. 3), говоря, таким образом, о низком уровне соответствия модели наблюдаемым данным. Анализ остатков также указывает на недостаточную адекватность предложенной модели (рис.4 Б). Остатки зависимой переменной распределены асимметрично ожидаемой нормальной кривой, а на нормальном графике они образуют S-образную линию. Следовательно, предложенная линейная модель описывает влияние листового опада на распределение личинок *S. manchuricus* недостаточно адекватно наблюдаемым данным. С экологической точки зрения, присутствие личинок *Stavsolus* в скоплениях листьев можно объяснить с позиции пищевого поведения. Всеядные личинки *Stavsolus* используют пакеты листьев не как субстрат, а в качестве мест охоты с высокой концентрацией жертв. Возможно, чтобы подтвердить данное предположение, необходимо учитывать биотические факторы, как, например, биомассу хирономид или поленок, используемых личинками *Stavsolus* в качестве жертв.

В соответствии с результатами анализа избыточности (RDA) пять рассматриваемых нами факторов объясняют 83,3 % изменчивости в пространстве первых двух канонических переменных. Тест на влияние факторов подтверждает статистическую значимость только четырех из них: листового опада ($F=13,25$; $p<0,001$), температура воды ($F=13,19$; $p<0,001$), глубина ($F=5,67$; $p<0,001$), скорость течения ($F=2,50$; $p=0,016$). Влияние детрита статистически незначимо ($F=1,82$; $p=0,093$). Более 60 % общей изменчивости плотности веснянок объясняют два фактора – температура воды и количество листового опада (рис. 5). В целом результаты данного анализа соответствуют результатам регрессионного. Так, на диаграмме ординации личинки веснянок *Amphinemura*, *Paracaptia* и *Taenioptera* показывают свое предпочтение низким температурам воды и количеству листового опада, а плотность личинок *Kamimuria* положительно коррелирует с количеством листового опада, повышением температуры и скоростью течения.

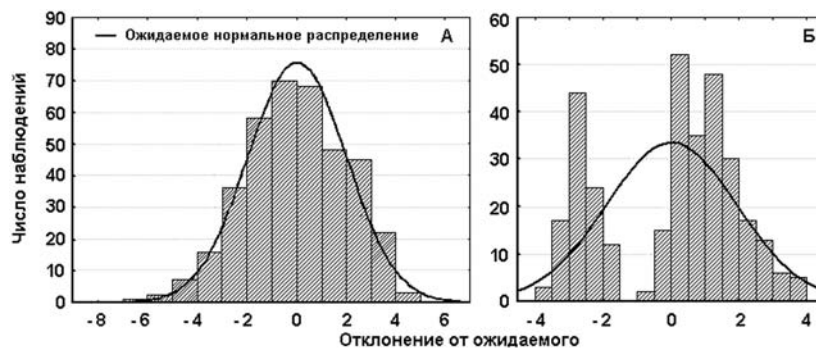


Рис. 4. Распределение остатков ожидаемых значений, вычисленных по уравнениям регрессии для численности личинок *Amphinemura verrucosa* (А) и *Stavsolus manchuricus* (Б)

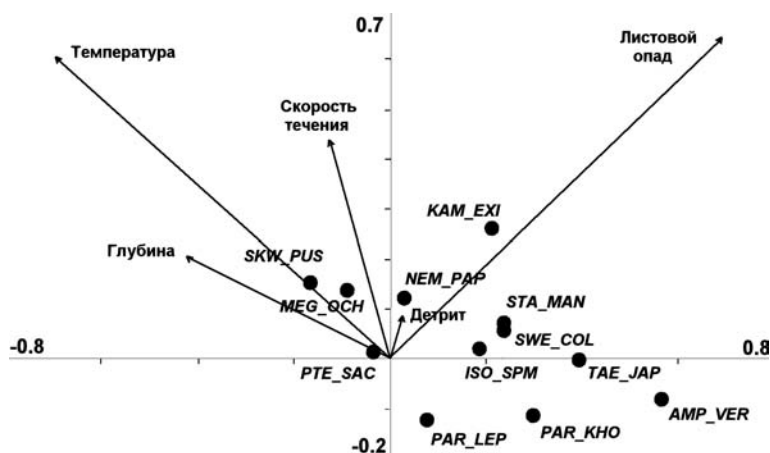


Рис. 5. RDA-ординация веснянок на плесе-перекате в метаритрале р. Кедровая относительно пяти факторов среды. Обозначения видов см. в табл. 2

Таким образом, в результате проведенного нами исследования было выявлено, что распределение веснянок в метаритрале в большей степени приурочено к перекатам, где значительное влияние оказывают два фактора: температура и количество листового опада, используемое детритоядными видами веснянок в качестве субстрата или источника пищи. Для хищных личинок веснянок количество листового опада является также определяющим фактором распределения их численности. Следует, однако, отметить, что этот фактор по отношению к хищным веснянкам следует рассматривать как биотический, определяющий их пищевые отношения и пищевую активность при высокой концентрации жертв в скоплении листьев.

Литература

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь». Тр. Биол-почв.Ин-та ДВНЦ АН СССР.1977. Т. 45 (148). С. 126–159.
- Кочарина С.Л., Макаренченко М.А., Макаренченко Е.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Водные беспозвоночные в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1988. С.86–108.
- Ter Braak C.J.F. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by correspondence analysis, principal analysis and redundancy analysis. The technical report – 87 ITI. A.11 of the TNO Inst. of Applied Computer Science, Wageningen, Netherlands, 1988. 90 p.
- Teslenko V.A. Feeding habits of the predaceous stoneflies in a salmon stream of the Russian Far East // Eds. P. Landolt, M. Sartori Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics / Fribourg, 1997 P. 73–78.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Кочарина С.Л., Медведева Л.А. Long-term research of the small salmon rivers of the Far East of Russia Long-Term Ecological Research in the East Asia-Pacific Region: Biodiversity and Conservation of Terrestrial and Freshwater Ecosystems // Proceeding of the 2 nd East Asia-Pacific Regional Conference CGER NIES.1998. P. 39–46.