

РАЗДЕЛ II ЭКОЛОГИЯ. БИОРАЗНООБРАЗИЕ [ECOLOGY. BIODIVERSITY]

УДК: 574.58. 598.2

DOI: 10.24412/2658-4441-2022-3-20-30

В.В. ЗАЙКА, В.И. ЗАБЕЛИН, Т.П. АРЧИМАЕВА

Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН (Кызыл, Россия)

ТРОФИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЁННОСТЬ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ АМФИБИОНТНЫХ НАСЕКОМЫХ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ БАСЕЙНА РЕКИ УЮК (РЕСПУБЛИКА ТЫВА)

В статье рассматривается взаимодействие животного населения водных и наземных частей бассейновых комплексов экосистем водных потоков на примере горно-таёжной реки Уюк, притока Большого Енисея, расположенной на южном макросклоне хр. Западный Саян. В результате проведённых исследований выявлены видовое разнообразие и особенности распределения преобладающих групп амфибионтных насекомых и птиц водно-болотного комплекса в зависимости от природных условий разных участков реки, и количества пищевых ресурсов, представленных вдоль речного континуума. Всего в бассейне р. Уюк обнаружено 52 таксона водных беспозвоночных, из которых 26 видов подёнок (Ephemeroptera), 24 вида веснянок (Plecoptera), 17 видов ручейников (Trichoptera), и 6 видов стрекоз (Odonata). Виды двукрылых (Diptera) представлены 6 семействами. Птицы, так или иначе связанные с амфибионтами, представлены 47 видами из 11 семейств. Отмечено малое количество видов тех и других в верховьях и устьевой части и максимальное биоразнообразие в средней ритральной зоне. Выявлена корреляция между природными условиями различных зон речного континуума, количеством видов и численностью беспозвоночных, околоводных и водоплавающих птиц: низкое видовое разнообразие и численность населения в кренали и гипоритрале и максимальное биоразнообразие и численность в метаритральной части русла реки.

Ключевые слова: Тува, Турано-Уюкская котловина, речной континуум, креналь, ритраль, амфибионтные насекомые, водоплавающие и околоводные птицы, население птиц, пищевые ресурсы.

Рис. 1. Библ. 17 назв. С. 20–30.

V.V. ZAIKA, V.I. ZABELIN, T.P. ARCHIMAEVA

Tuvian Institute for Exploration of Natural Resources of SB RAS (Kyzyl, Russia)

TROPHIC RELATIONSHIP BETWEEN POPULATIONS OF INSECTS AND BIRDS OF THE RIVER UYUK (TYVA REPUBLIC)

This paper discusses the interaction of the animal population of aquatic and terrestrial parts of the basin complexes of ecosystems of water flows, using the mountain-taiga river Uyuk, a tributary of the Bolshoi Yenisei, located on the southern macro slope of the Western Sayan. As a result of the studies, the species diversity and features of the distribution of the predominant groups of amphibious insects and birds of the wetland complex were revealed depending on the natural conditions of different parts of the

river, and the amount of food resources presented along the river continuum. In total, 52 taxa of aquatic invertebrates were found in the Uyuk River basin, where 26 species of mayflies (Ephemeroptera), 24 species of stoneflies (Plecoptera), 17 species of caddis flies (Trichoptera), and 6 species of dragonflies (Odonata). Diptera species are represented by 6 families. Birds, related to amphibians, are represented by 47 species from 11 families. A small number of species of both was noted in the upper reaches and the mouth part, and the maximum biodiversity in the middle rithral zone. A clear correlation was revealed between the natural conditions of different zones of the river continuum, the number of species and the abundance of invertebrates, near-aquatic and waterfowl: low species diversity and population in the crenal and hyporythral and maximum biodiversity and abundance in the metarithral part of the river channel.

Keywords: Tuva, Turano-Uyuk basin, river continuum, crenal, rithral, amphibious insects, waterfowl and semiaquatic birds, bird population, food resources.

Figure 1. References 17. P. 20–30.

ВВЕДЕНИЕ. Одной из наименее изученных экологических проблем является выявление особенностей взаимодействия животного населения водных и наземных частей бассейновых комплексов экосистем водных потоков, представленных реками и ручьями. В тоже время именно оно представляет наибольший интерес, поскольку позволяет понять, как обеспечивается перенос органического и неорганического вещества между этими частями. Амфибионтные насекомые являются одним из главных биогенных факторов возврата многих химических элементов из понижений рельефа (из водоёмов) на плакоры (Попова и др., 2016). Особую актуальность приобретает изучение процесса переноса в горных условиях, где реки объединяют между собой биогео- и биогидроценозы разных поясов, сами при этом оставаясь интразональными. Ресурсы водной среды с её биотой, растворёнными веществами, механическими примесями и адаптациями организмов к их использованию определяют пути видовой дифференциации позвоночных животных и в частности — водных и околоводных птиц. Комплексный подход в изучении амфибионтных насекомых и авифауны используется достаточно редко, особенно это относится к сибирским рекам вообще и к рекам Тувы в частности (Марьинский, 2011; Заика, Молодцов, 2013), хотя понимание условий существования геоэкосистем в современных условиях глобальных изменений и антропогенного пресса остаётся актуальным.

Бассейн р. Уюк интересен в плане изучения водных и околоводных сообществ, поскольку он расположен на экологически относительно чистой малонаселённой территории, почти не подверженной существенному воздействию деятельности человека. Эта река может служить эталонной моделью для изучения динамики процессов в бассейновых комплексах водотоков Алтае-Саянской горной системы.

В связи с этим целью данной работы явилось выяснение особенностей распределения амфибионтных насекомых в зависимости от условий среды и водоплавающих и околоводных птиц в зависимости от количества пищевых ресурсов, представленных амфибионтными насекомыми, на всём протяжении реки вдоль речного континуума.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. Бассейн р. Уюк занимает Туранскую межгорную котловину, относящуюся к Западно-Саянскому горному району, расположенному к северу от обширной Центрально-Тувинской котловины. Протяжённость котловины составляет 107 км и имеет максимальную ширину 54 км. Западная и северная часть её ограничена Куртушибинским хребтом, с юга отделена от Центрально-Тувинской котловины его восточным ответвлением хребтом Бура (Уюкский), высоты которых достигают 2000–2300 м над ур. моря. В целом котловина наклонена на восток в направлении течения р. Уюк, устье которой открывается в долину р. Большой Енисей в 59 км выше г. Кызыла. В долине реки до высоты 900 м расположены несколько небольших населённых пунктов и животноводческих стоянок, население которых занимается в основном отгонным скотоводством и выращиванием зерновых. Большие площади земель в середине прошлого века были распаханы и частично орошались водами

р. Уюк через систему каналов, в настоящее время площади пашен значительно сократились, часть их переведена в залежь. В результате интенсивной пастбищной нагрузки степные растительные сообщества местами деградируют.

Днище Туранской котловины имеет высоты, колеблющиеся в пределах 690–1000 м, рельеф слабоволнистый, представленный отдельными островными возвышенностями, и имеет ширину 3–15 км. По краям она окружена элювиально-делювиальными шлейфами и конусами выноса временных водотоков, а в ряде мест русла рек сопровождаются низкими террасами. Левобережная часть р. Уюк занята степными и луговыми ландшафтами, а на дне долины и правобережье распространены преимущественно сырые луга и болота с многочисленными озерами.

Климат района резко континентальный, менее засушливый, чем в Центрально-Тувинской котловине, поскольку сюда с северо-запада проникают атлантические циклоны, обуславливающие выпадение осадков в количестве до 600–800 мм в год в горах и до 330 мм на равнинной части. В последние четыре десятилетия наблюдается постепенное потепление климата и рост увлажнённости (Леонтьев, 1956; Андрейчик, 2011). Постоянный сток обеспечивает р. Уюк расходом в пределах 12–20 м³/с, который формируется на площади около 3045 км² её бассейна (Гребнева, 1972, с. 47–48).

Общая протяжённость р. Уюк составляет около 143 км. Продольный профиль русла имеет резкий уклон от истоков, расположенных на абсолютной высоте 1750 м, а затем — довольно пологий до впадения в р. Большой Енисей на высоте 680 м над ур. моря. На продольном профиле Уюка при полном падении в 1070 м отчётливо проявлены две зоны речного континуума (Illies, Botosaneanu, 1963; Vannote et al., 1980): креналь и ритраль (Попов, Попов, 2016); в последней выделены более мелкие подразделения.

Зона кренали — истоки реки, расположена в таёжном ландшафте с крутыми горными склонами, галечно-валунным руслом и быстрым течением, с высотными отметками 1750–1050 м протяжённостью около 30 км, уклон реки на этом участке составляет 23 м/км (рис. 1).

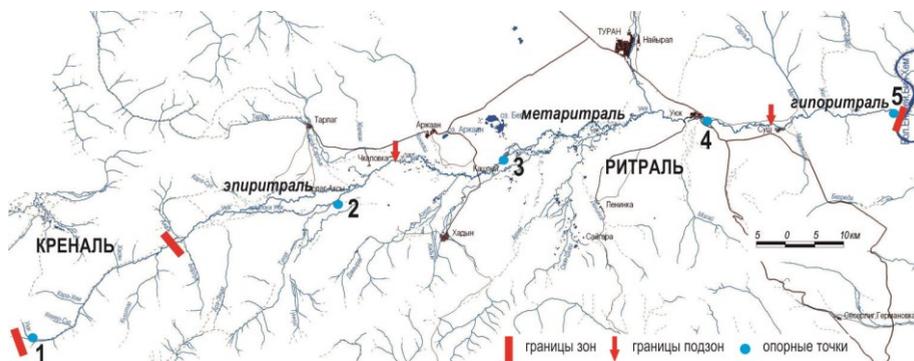


Рисунок 1. Зоны речного континуума р. Уюк

Зона ритрали — средняя, самая протяжённая и наиболее дифференцированная часть реки (около 100 км), представлена в верхней части относительно крутой эпиритралью (более 40 км с уклоном 5,75 м/км), затем слабо наклонной на высотах около 800 м и протяжённостью порядка 30 км (уклон 0,7 м/км) метаритралью, где река имеет медленное течение, сильно меандрирует, разделяется на протоки, и самой нижней — гипоритралью (около 30 км), включающей в себя приустьевую часть р. Уюк с остепнёнными низкогорными ландшафтами и высотными отметками русла 800–680 м (уклон 4,2 м/км). В пределах метаритрали река принимает в себя справа четыре относительно крупных и с десятков мелких притоков, стекающих с северного склона Уюкского хребта.

Распределение растительности в наземной части бассейна реки Уюк относительно совпадает с выделенными зонами. В верховьях р. Уюк склоны Куртушибинского и Уюкского хребтов покрыты горной лиственничной тайгой с участием кедра по верхам гор и ельников в долине. С высоты 1000–1100 м в пределах котловины и на южном склоне Куртушибинского хребта начинается лесостепь с чередованием степных, лугово-степных сообществ и остепнённых лиственничников. Средняя широкая пойменная часть долины Уюка, составляющая ритральную зону, в своей эпиритральной части протекает по участкам мокрых лугов с зарослями кустарников и берёзовыми рощицами с обилием мелких старичных озёр и болот. Метаритраль характеризуется ещё большей обводнёностью (преимущественно болота с участками открытой воды), она обрамлена лугово-степной надпойменной террасой, покрытой солонцеватыми лугово-каштановыми почвами и солонцами, а на удалении от реки на большей части впадины — тонконогово-типчаковыми степями на тёмно-каштановых и каштановых почвах. Нижний отрезок долины — гипоритраль, характеризуется развитием среди степей пойменных берёзово-тополёвых лесов с богатым подлеском из караганы, ивы, черёмухи, смородины и других кустарников.

В бассейне р. Уюк в пределах зон речного континуума нами выявлен видовой состав летних фаун двух групп трофически связанных животных: водных беспозвоночных и питающихся ими птиц. Учтены также имеющиеся материалы по ихтиофауне. В основу положены данные, собранные в июне 2013, 2016–2018 и 2021 годов.

Водные беспозвоночные представлены в основном амфибионтными насекомыми из отрядов стрекоз, подёнок, веснянок, ручейников и двукрылых. Их личинки, развивающиеся в водной среде, отлавливались общепринятыми методами с использованием гидробиологического скребка, а взрослые, крылатые насекомые собирались обкашиванием прибрежной растительности энтомологическим сачком.

Места взятия проб гидробионтов и учётов птиц были распределены по 5 опорным точкам вдоль речного русла от доступной части истоков до устьевой части. Всего отобрано 48 гидробиологических проб в трёх повторностях. Наивысшая точка отбора находится на высоте 1053 м над ур. моря в верховьях реки и отстоит от устья на 106 км — это участок кренальной зоны. В связи со значительной крутизной склонов характеризуется большой скоростью потока (до 1,5 м/с), глубиной 0,2–0,7 м при ширине 2–5 м, расходом в пределах 2–3 м³/с, крупноглыбовым характером аллювия, чистой и холодной водой (9°C).

Вторая точка относится к эпиритрали, она находится на высоте 972 м над ур. моря и отстоит от устья на 99 км. Скорость потока до 1 м/с, глубина — 0,3–0,4 м, ширина — 3 м, дно покрыто слабоокатанным аллювием размером 0,1–0,2 м, реже галькой и песком, температура 14,5°C.

Третья точка находится на участке метаритрали, она расположена на высоте 824 м над ур. моря и отстоит от устья на 52 км. Здесь скорость потока около 1 м/с, глубина более 1 м, ширина до 5 м. Дно покрыто галькой среднего и мелкого размера, а на участках замедленного течения ниже перекатов — песком и илом. Температура воды в реке и протоках в летний период около 20°C. В расположенных здесь многочисленных стоячих водоёмах (лужи, старицы, озёрки и небольшие озёра) температура достигает 26°C.

Две последние точки расположены в гипоритрали. Первая из них находится на высоте 767 м над ур. моря и отстоит от устья на 13 км. Скорость потока — до 1 м/с, глубина — 0,4–0,5 м, ширина — 15 м, дно покрыто галькой среднего и малого размера, а также щебнем и глыбами, температура воды около 20°C. Вторая точка расположена на высоте 761 м над ур. моря, она находится в 3 км от устья (680 м над ур. моря). Скорость потока около 1 м/с, глубина у берега 0,5 м, к середине потока — около 2 м, ширина около 10 м, дно преимущественно покрыто плитняком песчаника размером в поперечнике до 0,25 м, реже галькой и песком, температура воды 18°C.

Фауна птиц изучалась с применением общепринятых методик: пешими маршрутными учётами без ограничения полосы и вдоль береговой линии (Равкин, 1967,

Равкин, Челинцев, 1990). Всего пройдено 16 км вдоль реки в эукренальной зоне — в пределах лиственнично-елового пойменного леса, а также в ритральной зоне — в пойме на участках с берёзово-тополёвым пойменным лесом, перемежающимся лугами и кустарниковыми зарослями и проведены 34 часа стационарных наблюдений на поросшем тростниками оз. Белом. Кормовые предпочтения устанавливались как при непосредственных наблюдениях, так и путём идентификации остатков в составе помёта (Забелин и др., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. Всего в бассейне р. Уюк обнаружено 52 таксона водных беспозвоночных, из которых 26 видов подёнок (Ephemeroptera), 24 вида веснянок (Plecoptera), 17 видов ручейников (Trichoptera) и 6 видов стрекоз (Odonata). Виды двукрылых (Diptera) не определены до вида и относятся к 6 семействам: мухи настоящие (Muscidae), комары долгоножки (Tipulidae), сетчатокрылые комары (Blephariceridae), мухи болотницы (Limoniidae), мошки (Simulidae) и комары-звонцы (Chironomidae). Птицы, так или иначе связанные с амфибионтами, представлены 47 видами из 11 семейств.

Распределение амфибионтов и птиц в кренальной зоне. Здесь выявлено 8 видов представителей трёх отрядов насекомых. Подёнки представлены двумя видами: *Baetis pseudothermicus* Kluge, *Rhithrogena cava* Ulmer; ручейники — также двумя видами — *Dicosmoecus obscuripennis* Banks и *Rhyacophila sibirica* McL., а веснянки — тремя видами: *Alloperla rostellata* (Klap.), *Arcynopteryx polaris* Klap. и *Nemoura arctica* Esb.-Peter. Кроме того, были найдены единичные экземпляры личинок двукрылых из семейств Muscidae, Tipulidae и Simulidae. Интересно, что именно здесь отмечается наибольшая численность личинок первых возрастов амфибионтных насекомых (у подёнок до нескольких сотен на 1 м², а у веснянок — до 50–70 личинок на 1 м²), т. е. формируется своеобразный «детский сад», откуда в период паводка происходит их расселение по бассейну реки. Аналогичное явление наблюдалось и в верховьях южных рек Тувы (Заика, 2011). Численность же личинок старших возрастов не превышает 10 экз./м² у ручейников и около 20 экз./м² у веснянок и подёнок.

В тесной связи с особенностями верховий реки в лугово-высокогорном и горно-таёжном биотопах развито население птиц. Из всех отмеченных в этой области видов птиц 5 так или иначе связаны с водно-болотными биотопами.

Только в верховьях реки на участках русла с бурным течением обитает оляпка (*Cinclus cinclus* (L.)), питание которой в летний период связано с ловлей летающих и ползающих пищевых объектов по берегам водотоков, сбором корма со дна и ловлей в потоках воды. В рационе отмечаются имаго ручейников, подёнок, комаров-долгоножек и их личинки. В зимний период оляпки откочёвывают на незамерзающие участки с более спокойным течением вниз по реке до Енисея, где переходят на питание исключительно водными объектами, преобладающими на данных участках рек: рачками-бокоплавами (*Gammarus*), моллюсками, личинками ручейников, веснянок, подёнок (Озерская и др., 2005, с. 332). Плотность гнездящихся пар в Западном Саяне низкая — не более 0,8 ос./км реки.

Наиболее многочисленный вид, встречающийся на протяжении всей кренальной зоны реки от истоков — горная трясогузка (*Motacilla cinerea* L.). В горах этот вид поднимается на высоты до 3000 м, в послегнездовой период нередко встречается на водоёмах и болотах в поясе высокогорных тундр. Плотность населения в нижней части кренальной зоны по результатам учётов — 5,2 пар на 1 км поймы. В зоне ритрала встречается в небольшом количестве и только в её верхней части. Гнёзда эта трясогузка строит в самых разнообразных местах, но кормится, как правило, только по берегам текучих водоёмов с каменистым руслом и быстрым течением. Спектр питания горной трясогузки широк, она кормится не только насекомыми и их личинками, обитающими в воде и на суше вдоль береговой линии, но и ловит их в воздухе в нижнем и среднем лесных ярусах. В составе её добычи веснянки, подёнки, комары, мухи, бабочки, клопы, различные жуки и муравьи.

Намного реже в этой части речной долины встречается *маскированная трясогузка* (*Motacilla (alba) personata* Gould). Вид также держится в приречных биотопах, но тяготеет к более-менее открытым пространствам и постройкам человека: заимкам, кошарам, охотничьим избам; плотность не превышает 0,2 пар / км реки.

Перевозчик (*Actitis hypoleucos* L.) — вид, гнездящийся в нижней части кренальной зоны по берегам реки с более-менее широким каменистым руслом. Вид гнездится на всём протяжении реки от таёжной зоны до её устья, достигая наибольшей плотности 2,7 пар на 1 км реки. Пищевой рацион перевозчика включает в себя различных насекомых и их личинок, обитающих в воде, а также муравьёв. На участках реки с низкой плотностью водных пищевых объектов перевозчик переходит на питание наземными беспозвоночными, обитающими по берегам в травяном ярусе (Озерская, Заика, 2005, с. 226). На послегнездовых кочёвках перевозчики нередко встречаются на болотах и берегах рек и озёр от высокогорной тундры до степного пояса.

Азиатский бекас (*Gallinago stenura* Bonap.) — вид, населяющий осоковые кочковатые болота, заболоченные луга, старые гари, альпийский луга с кустами вблизи реки до высоты 2000 м над ур. моря. Питается насекомыми и их личинками, мелкими моллюсками, в меньшей степени дождевыми червями. В конце июля 2021 г. в ночное время отмечалось активное токование азиатского бекаса и в подходящих местообитаниях в нижней части зоны кренали плотность вида достигала 9,7 пар / км².

Некоторая роль в трофическом балансе между водными беспозвоночными и птицами принадлежит и рыбам, в частности обитающему в верховьях р. Уюк сибирскому хариусу *Thymallus arcticus*, который питается личинками хирономид, ручейниками, мелкими ракообразными и другими водными животными, а также летающими насекомыми, попадающими на поверхность потока. В то же время икра и молодь хариуса используется в качестве корма околородными птицами.

Распределение амфибионтов и птиц в ритральной зоне. Поскольку ритраль подразделяется на три подзоны, отличающиеся особенностями гидрологических параметров, рассмотрим особенности видового состава в каждой из них по отдельности.

В **эпиритрали** найдено 13 видов подёнок: *Ameletus alexandrae* Brodsky, *Ameletus montanus* Imanishi, *Ameletus inopinatus* Eaton, *Baetis bicaudatus* Dodds, *Ephemerella kozhovi* Bajk., *Ephemerella mucronata* Beng., *Ephemerella triacantha* Tshern., *Leptophlebia strandii* Eaton, *Rhithrogena cava*, *Rhithrogena* (C.) *putoranica*, *Siphonurus immanis* Kluge, *Siphonurus lacustris* Eaton, *Siphonurus palaeartcticus* Tshern.; 7 видов веснянок: *Agnetina extrema* (Navas), *Alloperla mediate* (Navas), *Alaskaperla longidentata* (Raušer), *Arcynopteryx polaris* Klap., *Megarcys ochracea* Klap., *Mesocapnia sylvatica* Raušer, *Nemoura arctica* Esb.-Peter.; 3 вида ручейников: *Brachycentrus americanus* Branks, *Phacopteryx*?, *Rhyacophila sibirica* McL. и 1 вид большекрылок — *Sialis martynovae* Vshivkova. Из отряда двукрылых встречены личинки, не идентифицированные до вида, из семейств комаров звонцов, комаров долгоножек, мух болотниц и мошек. Кроме того, обнаружены единичные особи из семейств сетчатокрылок (*Philorus* sp.) и настоящих мух (*Coenosini*?). Именно в этой зоне наибольшая плотность личинок насекомых старших возрастов: у ручейников около 60 экз. на 1 м², хирономид — около 30.

В **метаритрали** обнаружено 11 видов **подёнок**: *Ameletus inopinatus* Eaton, *Baetis pseudothemicus* Kluge, *Brachycercus harrisella* Curtis, *Cloeon simile* Eaton, *Ephemerella ignita* Poda, *Ephemerella lenoki* Tshern., *Ephoron nigradorsum* Tshern., *Heptagenia sulfurea* Müller, *Leptophlebia strandii* Eaton, *Rhithrogena lepnevae* Brod., *Siphonurus lacustris* Eaton; 11 видов ручейников: *Agripnia obsolete* (Hag.), *Asynarchus lapponicus* (Zett.), *Brachycentrus americanus* Branks, *Ceratopsyche nevae* (Kol.), *Ceratopsyche kozhantshikovi* (Mart.), *Glossoma altaica* Mart., *Goera tungusensis* Mart., *Limnephilus rhombicus* L., *Psychomyia minima* Mart., *Rhyacophila sibirica* McL., *Semblis atrata* (Gmelin); 9 видов веснянок: *Agnetina extrema* (Navas), *Amphinemura borealis* (Mort.), *Capnia* sp., *Diura majuscula* (Klap.), *Haploperla lepnevae* Zhiltz. et Zwick, *Isoperla altaica* Šamal, *Isoperla asiatica* Raušer, *Leuctra fusca* (L.), *Skwala compacta* (McL.); 6 видов стрекоз: *Coenagrion*

lanceolatum Selys, *Ischnura elegans* Lind., *Lestes sponsa* Hans., *Leucorrhinia intermedia* Bart., *Ophiogomphus cecilia* Four. и *Sympetrum flaveolum* L.; из двукрылых — личинки комаров звонцов трибы Protanypodini и 1 вид мух болотниц *Dicranota bimaculata* Schum.

В **гипоритрале** встречено 8 видов подёнок: *Baetis pseudothermicus* Kluge, *Baetis bicaudatus* Dodds, *Baetis fuscatus* L., *Ephemerella auruvillii* Bengts., *Ephoron nigradorsum*, *Heptagenia sulfurea*, *Rhithrogena lepnevae*, *Siphonurus immanis*; 7 видов ручейников: *Brachycentrus americanus* Branks, *Halesus tessellatus* (Ramb.), *Hydropsyche nevae*, *Hydropsyche kozhantshikovi*, *Glossoma altaica* Mart., *Goera tungusensis* Martynov, *Rhyacophila obscura* Mart; 6 видов веснянок: *Agnetina extrema* (Navas), *Agnetina brevipennis* (Navas), *Alloperla deminuta* Zap.-Dulk., *Amphinemura borealis* (Mort.), *Diura nanseni* (Кемпну), *Kamimuria exilis* McL.; 1 вид стрекоз: *Leucorrhinia intermedia* Bart.; а также личинки комаров звонцов.

Всего здесь выявлено 35 видов водных беспозвоночных, среди которых преобладают хирономиды из отряда двукрылых и ручейники (Забелин, Заика, 2016).

Видовое многообразие птиц ритральной зоны р. Уюк создаётся за счёт разнообразия биотопов с обилием водных беспозвоночных, планктонных организмов, служащих им кормом, богатством и разнообразием растительности, в частности зарослей тростника, осок, рогоза, рдеста, а также различных водорослей и яски, которые служат местами гнездования или объектами питания водоплавающих птиц.

По берегам р. Уюк и её протоков в эпиритральной зоне кроме уже упомянутых выше перевозчика и маскированной трясогузки гнездятся малый зуёк (*Charadrius dubius* Scopoli), характерный для пологих галечных берегов, песчаных кос и низких открытых речных островов, гоголь (*Bucephala clangula* (L.)), гнездящийся в пойменных лесах, и большой крохаль (*Mergus merganser* L.). В эпиритрале ещё встречается горная трясогузка (*Motacilla cinerea* L.), по береговым обрывам небольшими колониями в 40–50 пар гнездится береговушка (*Riparia riparia* (L.)), а у жилья гнездится деревенская ласточка (*Hirundo rustica* L.), кормящиеся у реки взрослыми формами амфибионтных насекомых. В этой же зоне возле стоячих вод селится черныш (*Tringa ochropus* L.), по объектам питания сходный с перевозчиком, но предпочитающий добывать корм по облесённым берегам р. Уюк с относительно медленным течением или на стоячих водоёмах — небольших лужах и ямах. Кормом ему помимо насекомых и червей служат моллюски и ягоды (жимолость). Численность его ввиду ограниченного распространения подходящих биотопов не превышает 0,1 ос./км²

Многочисленные стоячие водоёмы в метаритральной зоне поймы, обильно поросшие околородной и водной растительностью, а также заболоченные луга привлекают наибольшее число водоплавающих и околородных видов птиц, в рационе которых амфибионты составляют более или менее значительную долю. Здесь доминируют кряква (*Anas platyrhynchos* L.), чирок-свистунок (*Anas crecca* L.), широконоска (*Anas clypeata* L.), красноголовый нырок (*Aythya ferina* L.), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* (L.)) и лысуха (*Fulica atra* L.). На их долю приходится около 60 % всех водных птиц, а плотность достигает 200–250 экз./км². Реже встречаются черношейная (*Podiceps nigricollis* Brehm) и красношейная поганки (*Podiceps auritus* L.), огарь (*Tadorna ferruginea* (Pallas)), серая утка (*Anas strepera* (L.)), свиязь (*Mareca penelope* L.), шилохвость (*Anas acuta* L.), чирок-трескунок (*Anas querquedula* L.), озёрная чайка (*Larus ridibundus* L.) и речная крачка (*Sterna hirundo* L.). Для заболоченных и заросших осокой и тростниками участков характерны серая цапля (*Ardea cinerea* L.) и погоньш-крошка (*Porzana pusilla* (Pallas)); наблюдались также такие редкие виды как большая выпь (*Botaurus stellaris* (L.)) и пастушок (*Rallus aquaticus* (L.)). На мелководье и по окраинам луж находят себе пропитание фифи (*Tringa glareola* L.), травник (*Tringa totanus* (L.)), поручейник (*Tringa stagnatilis* (Bechstein)), а на сырых лугах и берегах протоков и стариц — чибис (*Vanellus vanellus* (L.)), чёрный аист (*Ciconia nigra* (L.)), серый журавль (*Grus grus* (L.)), большой кроншнеп (*Numenius arquata* (L.)), коростель (*Crex crex* (L.)), обыкновенный (*Gallinago gallinago* (L.)) и азиатский

(*Gallinago stenura* (B.)) бекасы. Тростниковые заросли у крупных водоёмов населяют уса́тая синица (*Panurus biarmicus* (L)), камышовая овсянка (*Emberiza schoeniclus* (L.)), также в период гнездования питающиеся взрослыми формами амфибионтов. Во время выплота взрослых крылатых форм подёнок, веснянок и ручейников, особенно при массовом вылете, ими кормятся маскированная, жёлтая (*Motacilla flava* (L.)) и желто-головая (*Motacilla citreola* Pallas) трясогузки, береговушка, деревенская и городская (*Delichon urbica* (L.)) ласточки и даже стрижи — чёрный (*Apus apus* L.) и белопоясный (*Apus pacificus* (Latham)). Плотность населения птиц в наиболее оптимальных биотопах метаритрала может достигать 900 ос./км² и более. Так на оз. Белом в пределах акватории озера по данным учёта в последнюю декаду июня плотность составила 853,3 ос./км². Для сравнения, на находящихся южнее в сходных биотопах озёрах Убсу-Нурской котловины, плотность водоплавающих и околоводных видов достигает 1078 ос./км².

В гипоритрале наблюдается уменьшение видового разнообразия как у рыб (плотва, хариус, редко щука и ленок), так и у птиц, в районе которых присутствуют амфибионты. Среди птиц здесь обитает огарь, перевозчик, маскированная и жёлтая трясогузки, из рыбоядных в гипоритрале обычны большой крохаль и изредка залетающий сюда большой баклан (*Phalacrocorax carbo* (L.)).

Значение рыб, использующих амфибионтов в качестве пищи, в ритральной зоне заметно выше, чем в кренальной, главным образом, вследствие их высокой численности и видового многообразия. Здесь обитают такие пищевые конкуренты птиц как обыкновенный голец (*Salvelinus alpinus* (L.)), плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), голянь (*Phoxinus phoxinus* L.), обыкновенный пескарь (*Gobio gobio* (L.)), налим (*Lota lota* (L.)), окунь (*Perca fluviatilis* L.) и щука (*Esox lucius* L.) (Журавлев, 2003). Некоторые из них в свою очередь являются кормовыми объектами, в частности таких видов птиц как серая цапля, большая выпь и чёрный аист, а икрой рыб питаются все без исключения водные и околоводные птицы.

В целом в ритральной зоне обитает 92 вида амфибионтных насекомых, и 47 видов птиц водно-болотного комплекса. Наиболее разнообразной в видовом отношении оказалась метаритраль — 38 видов амфибионтных насекомых и 44 вида птиц.

Интересно, что набор видов амфибионтных насекомых этой зоны достаточно оригинален — наибольшее сходство по индексу Серенсена-Чекановского выявлено с эпитральной, которая граничит с ней выше по течению, но и то оно составляет только 15%. Сходство же с ниже расположенной гипоритралью не превышает 1%. В свою очередь, кренальная зона наиболее сходна с эпитральной — 29%, а наименее с мета- и гипоритралью — 4% и 6% соответственно. Подобное распределение характерно для птиц — и, в какой-то мере, — для рыб. В итоге, наибольшее сходство видового разнообразия устанавливается между сопредельными частями зон, что подчёркивает определённую условность выделения границ этих участков речного континуума.

Кроме перечисленных видов птиц водно-болотного комплекса взрослыми формами амфибионтных насекомых, появляющимися на свет в течение всего периода размножения, кормятся и выкармливают птенцов обитающие в облесённой части поймы также древесно-кустарниковые птицы, в основном воробьинообразные. Всего здесь отмечено 37 видов, общая плотность их составила в зоне кренала 689 ос./км².

Выводы. Таким образом, для бассейна горной р. Уюк, в течении которой проявлены четыре ступени (крутая в верховьях — крень, относительно пологая — эпитраль, пологая — метаритраль в среднем течении и наклонная — гипоритраль в нижнем течении), характерной является чёткая корреляция между природными условиями различных зон речного континуума, количеством видов и численностью беспозвоночных, рыб, околоводных и водоплавающих птиц: малое количество видов и численность населения в кренале и гипоритрале и максимальное биоразнообразие и численность в метаритральной части русла реки.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейчик М.Ф. Изменение климата в Турано-Уюкской котловине Тувинской горной области // Вестн. КрасГАУ. – Красноярск, 2011. – № 12. – С. 152–159.
- Гребнева В.А. География Тувинской АССР: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. – Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1972. – 132 с.
- Журавлев В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. – Барнаул: Изд-во Алт. госуниверситета, 2003. – 293 с.
- Забелин В.И., Заика В.В., Арчимаева Т.П. Трофическая конкуренция птиц в экосистемах незамерзающих водоёмов Центральной Азии // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Материалы I Междунар. орнитол. конф. (16–20.05.2000, Улан-Удэ). – Улан-Удэ: БГУ, 2000. – С. 112–116.
- Забелин В.И., Заика В.В. Водные и околотовные сообщества бассейна реки Уюк Туранской межгорной котловины (Тува) // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ (22–24.11.2016, Томск). – Томск: ТГУ, 2016. – С. 57–59.
- Заика В.В., Молодцов В.В. Распределение реофильного бентоса в горных реках Тувы с субаэральными дельтами // Сибирский экологический журн. – 2013. – № 3. – С. 361–366.
- Заика В.В. Мониторинг биоты водотоков Кызыл-Таштыгского месторождения свинцово-цинковых руд (Восточная Тува) // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 100-летию со дня рожд. проф., засл. деятеля науки РФ Б.Г. Иоганзена и 80-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии (19–21.04.2011, Томск). – Томск: ТГУ, 2011. – С. 58–60.
- Леонтьев Л.Н. Краткий геологический очерк Тувы. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 80 с.
- Марьянский В.В. Биотопическое распределение макрозообентоса реки Ховд (Монголии) // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 100-летию со дня рожд. проф., засл. деятеля науки РФ Б.Г. Иоганзена и 80-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии (19–21.04.2011, Томск). – Томск: ТГУ, 2011. – С. 93–94.
- Озерская Т.П., Забелин В.И., Заика В.В. Питание оляпки обыкновенной в зимний период на водоёмах г. Кызыла // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: Материалы I Межрег. науч.-практ. конф., посвящ. 5-летию организации Тигирекского заповедника. Труды ГПЗ «Тигирекский». – Барнаул: Алтайские страницы, 2005. – Вып. 1. – С. 330–333.
- Озерская Т.П., Заика В.В. О спектрах послегнездового питания перевозчиков (*Actitis hypoleucos* L.) в экотонных биотопах водоёмов Западной Тувы // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества: науч. тр. ТувИКОПР СО РАН / Отв. ред. докт. геол.-мин. наук В.И. Лебедев. – Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2005. – Вып. 8. – С. 225–228.
- Попов П.А., Попов В.А. История изучения и характеристика ихтиофауны левобережных притоков Нижнего Енисея // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ (22–24.11.2016, Томск). – Томск: ТГУ, 2016. – С. 101–103.
- Попова О.Н., Харитонов А.Ю., Анищенко О.В., Гладышев М.И. Экспорт биомассы и металлов из водных экосистем в наземные при вылете стрекоз (Insecta: Odonata) // Сибирский экологический журн. – 2016. – № 4. – С. 557–574.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учёту птиц. – М.: ВНИИ природа, 1990. – 33 с.
- Равкин Ю.С. К методике учёта птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск, 1967. – С. 66–75.
- Illies J., Botosaneanu L. Problemes et methodes de la zonation ecologique des eauxcorantes, considerees sur tout du point de vuefaunistice // Mitteilungen Internat. Vereinigung fur Theoretische und Angevandte Limnol. – 1963. – Vol. 12. – P. 1–57.

REFERENCES

- Andrejchik M.F. Izmenenie klimata v Turano-Uyuskoj kotovine Tuvinskoj gornoj oblasti [Climate change in the Turano-Uyuk basin of the Tuva mountainous region]. *Vestnik KrasGAU = The bulletin of KrasGAU*. Krasnoyarsk, 2011, no. 12, pp. 152–159. (In Russ.)
- Grebneva V.A. *Geografiya Tuvinskoj ASSR* [Geography of the Tuva ASSR]: 2nd edition, revised and enlarged. Kyzyl, Tuva book publ. house, 1972, 132 p. (In Russ.)
- Leont'ev L.N. *Kratkij geologicheskij ocherk Tuvy* [Brief geological outline of Tuva]. Moscow, Academy of Sciences of the USSR Publ., 1956, 80 p. (In Russ.)
- Mar'inskij V.V. Biotopicheskoe raspredelenie makrozoobentosa reki Hovd (Mongolii) [Biotopic macrozoobenthos of the Khovd River (Mongolia)]. *Water ecosystems of Siberia and prospects for their use: Proceedings of the All-Russian Conf. with intern. participation, dedicated to the 100th anniversary of the birth of B.G. Ioganzen and the 80th anniversary of the founding of the Department of Ichthyology and Hydrobiology (19–21.04.2011, Tomsk)*. Tomsk, 2011, pp. 93–94. (In Russ.)
- Ozerskaya T.P., Zabelin V.I., Zaika V.V. Pitanie olyapki obyknovennoj v zimnij period na vodoemah g. Kyzyla [Feeding of the Common Dipper in winter on the reservoirs of the city of Kyzyl]. *Mountain Ecosystems of Southern Siberia: Study, Protection and Rational Nature Management: Proceedings of the I Interregional Scientific and Practical Conf. Dedicated to the 5th Anniversary of the Organization of the Tigireksky Reserve. Proceedings of the State Natural Reserve «Tigireksky»*. Barnaul, Altai pages Publ., 2005, no. 1, pp. 330–333. (In Russ.)
- Ozerskaya T.P., Zaika V.V. O spektrah poslegnezhdovogo pitaniya kulikov perevozchikov (*Actitis hypoleucos* L.) v ekotonnyh biotopah vodoemov Tuvy [Spectra about of after-breedingfeeding of *Actitis hypoleucos* L. in ecotone biotopes of water bodies of west Tuva]. *The State and exploration of natural resources of Tuva and adjacent regions of Central Asia. Geoecology of environment and society: Fascicle 8 / ed by doctor of geology V.I. Lebedev*. Kyzyl, TuvIENR SB RAS Publ., 2005, pp. 225–228. (In Russ.)
- Popov P.A., Popov V.A. Istoriya izucheniya i harakteristika ihtiofauny levoberezhnyh pritokov Nizhnego Eniseya [History of study and characteristics of the ichthyofauna of the left-bank tributaries of the Nizhniy Yenisei]. *Water ecosystems of Siberia and prospects for their use: Proceedings of the All-Russian Conf. with intern. participation, dedicated to the 85th anniversary of the founding of the Department of Ichthyology and Hydrobiology of TSU (22–24.11.2016, Tomsk)*. Tomsk, TSU Publ., 2016, pp. 101–103. (In Russ.)
- Popova O.N., Haritonov A.Yu., Anishchenko O.V., Gladyshev M.I. Eksport biomassy i metallov iz vodnyh ekosistem v nazemnye pri vyplode strekoz (Insecta: Odonata) [Export of biomass and metals from aquatic to terrestrial ecosystems during the breeding of dragonflies (Insecta: Odonata)]. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal = Siberian Ecological Journal*, 2016, no. 4, pp. 557–574. (In Russ.)
- Ravkin Yu.S. K metodike ucheta ptic lesnyh landshaftov [On the method of accounting for birds in forest landscapes]. *The nature of foci of tick-borne encephalitis in Altai*. Novosibirsk, 1967, pp. 66–75. (In Russ.)
- Ravkin E.S., Chelincev N.G. *Metodicheskiye rekomendatsii po kompleksnomu marshrutnomu uchetu ptits* [Methodological recommendations for integrated route accounting of birds]. Moscow, RRI Nature Publ., 1990, 33 p. (In Russ.)
- Zabelin V.I., Zaika V.V., Archimaeva T.P. Troficheskaya konkurenciya ptic v ekosistemah nezamerzayushchih vodoemov Central'noj Azii [Trophic competition of birds in the ecosystems of non-freezing water bodies of Central Asia]. *Modern problems of ornithology in Siberia and Central Asia: Proceedings of the I Intern. Ornithological Conf. (16–20.05.2000, Ulan-Ude)*. Ulan-Ude, BGU Publ., 2000, pp. 112–116. (In Russ.)
- Zabelin V.I., Zaika V.V. Vodnye i okolovodnye soobshchestva bassejna reki Uyuk Turanskoj mezhgornoj kotloviny (Tuva) [Aquatic and near-water communities of the Uyuk river basin in the Turan basin (Tuva)]. *Water ecosystems of Siberia and prospects for their use: Proceedings of the All-Russian Conf. with intern. participation, dedicated to the 85th anniversary of the founding of the Department of Ichthyology and Hydrobiology of TSU (22–24.11.2016, Tomsk)*. Tomsk, TSU Publ., 2016, pp. 57–59. (In Russ.)

- Zaika V.V. Monitoring bioty vodotokov Kyzyl-Tashtygsogo mestorozhdeniya svincovo-cinkovyh rud (Vostochnaya Tuva) [Monitoring of the biota of the watercourses of the Kyzyl-Tashtyg deposit of lead-zinc ores (Eastern Tuva)]. *Water ecosystems of Siberia and prospects for their use: Proceedings of the All-Russian Conf. with intern. participation, dedicated to the 100th anniversary of the birth of B.G. Ioganzen and the 80th anniversary of the founding of the Department of Ichthyology and Hydrobiology* (19–21.04.2011, Tomsk). Tomsk, 2011, pp. 58–60. (In Russ.)
- Zaika V.V., Molodcov V.V. Raspredelenie reofil'nogo bentosa v gornyh rekah Tuvy s subaeral'nymi del'tami [Distribution of rheophilic benthos in the mountain rivers of Tuva with subaerial deltas]. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal = Siberian Ecological Journal*, 2013, no. 3, pp. 361–366. (In Russ.)
- Zhuravlev V.B. *Ryby basseyna Verkhney Obi* [Fishes of the Verkhny Ob basin]. Barnaul, Altai State University Publ., 2003, 293 p. (In Russ.)
- Illies J., Botosaneanu L. Problemes et methodes de la zonation ecologique des eauxcorantes, considerees sur tout du point de vuefaunistice. *Mitteilungen Internat. Vereinigung fur Theoretische und Angevandte Limnol.*, 1963, vol. 12, pp. 1–57.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The River Continuum Concept. *Canadian Journ. of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, vol. 37, no. 1, pp. 130–137.