МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«СЕВЕРО-ОСЕТИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ К.Л. ХЕТАГУРОВА»

РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA) РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Материалы
Всероссийского научного семинара
(с международным участием), посвященного 85-летию
известного российского ученого-энтомолога
ИННЫ ИВАНОВНЫ КОРНОУХОВОЙ

Владикавказ
2018

УДК 595.745
ББК 28.08.а29
Р 92

Р 92 **Ручейники (Trichoptrera) России и сопредельных территорий:** Материалы Всероссийского научного семинара (с международным участием), посвященного 85-летию известного российского трихоптеролога Инны Ивановны Корноуховой; Сев.-Осет. гос. ун-т им. К. Л. Хетагурова. Владикавказ: ИПЦ СОГУ, 2018. – 140 с.

ISBN 978-5-8336-0959-0

Редакционная коллегия:
Черчесова С. К., докт. биол. наук, проф. (отв. ред.); **Иванов В. Д.**, канд. биол. наук, доц. (зам. отв. ред.); **Сукачева И. Д.**, канд. биол. наук, ст. науч. сотруд.; **Шаповалов М. И.**, канд. биол. наук, доц.; **Якимов А. В.**, канд. биол. наук, доц. (секретарь)

Сборник включает материалы докладов, представленных на Всероссийском (с международным участием) семинаре по ручейникам России и сопредельных территорий, состоявшемся в г. Владикавказе 23–25 апреля 2018 г.

В статьях обсуждаются вопросы филогении, морфологии, поведения, экологии и зоогеографии ручейников (Trichoptera).

Печатается по решению редакционно-издательского совета ФГБОУ ВО «Северо-Осетинский государственный университет им. К. Л. Хетагурова»

За содержание, орфографию, пунктуацию и перевод материалов полную ответственность несут авторы статей.

ББК 28.081.а29

ISBN 978-5-8336-0959-0

© Издательско-полиграфический центр Северо-Осетинского государственного университета имени К. Л. Хетагурова, 2018

СОДЕРЖАНИЕ

БАРЫШЕВ И.А.
Новые данные о распространении ручейников сем. Philopotamidae на территории российской части Фенноскандии (Республика Карелия и Мурманская область) 5

БЕКОЕВ А.К., КОЙБАЕВ Б.Г., ХАБЛИЕВА А.А.
К изучению ручейников малых рек и ручьев РСО-Алания (Уилса-дон, Хосадон, Мецыкомдон, бассейн реки Ардон).... 12

БЯЗЫРОВА А.Т., КОКАЕВА Ф.Ф., БАГАЕВА У.В., ЦХОВРЕБОВА А.И.
Особенности экологии ручейников реки Урсдон (Северный Кавказ)..... 19

ВАЛУЙСКИЙ М.Ю., МЕЛЬНИЦКИЙ С.И., ИВАНОВ В.Д.
Количественная оценка антеннальных сенсилл ручейников семейства Glossosomatidae (Insecta, Trichoptera)..... 24

ВШИВКОВА Т.С., КУБЕРСКАЯ О.В., ОРЕЛ (ЗОРИНА) О.В.
Предварительные данные по фауне водных беспозвоночных заказника «Удыль» (Хабаровский край, Нижний Амур)... 30

ДЗЕСТЕЛОВА Р.А., КАТАЕВ Д.В., НОГАЕВ С.Р., НОВАТОРОВ О.А., РОМАШКИН М.И.
Ручейники бассейна реки Гизельдон (Северная Осетия)..... 42

ЗАИКА В.В.
Ручейники бассейна реки Ус (Западный Саян)..... 47

ЛОСКУТОВА О.А., РАФИКОВА Ю.С.
Ручейники (Insecta: Trichoptera) рек северной части Тиманского Кряжа..... 52

МАРЗОЕВА Т.Т. ЦИБИРОВА Л.Л., ЦАГАЕВА З.К., ДЖИОЕВА И.Э.
Ручейники реки Архондон (Бассейн реки Терек)..... 60

МУКАГОВ М.А., КОМПАНЦЕВ А.А., ШИОЛАШВИЛИ М.Н.
Ручейники (Trichoptera) в составе зообентоса водотоков Центрального Кавказа..... 65

ПОТИХА Е.В.
Эколого-фаунистическая характеристика ручейников (Trichoptera) Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (Приморский край, юг Дальнего Востока)..... 70

ПРОКОПОВ Г.А., ГРИГОРЕНКО В.Н.
Эколого-географический анализ фауны ручейников (Trichoptera) Крымского полуострова..... 80

СУКАЧЕВА И.Д.
Ископаемые смолы Кавказа..... 90

ХАЗЕЕВА Л.А., КОРНОУХОВА И.И.
Ручейники в биоценозе реки Хазнидон (бассейн реки Терек, Северный Кавказ)..... 95

ШАПОВАЛОВ М.И., САПРЫКИН М.А., САДЫКОВ Р.К.
Ручейники (Trichoptera) водотоков бассейна реки Белая (Северо-Западный Кавказ)..... 99

ЯКИМОВ А.В., КОРНОУХОВА И.И., ЧЕРЧЕСОВА С.К., ЛЬВОВ В.Д.
О распространении личинок Beraea rostrata Martynov, 1913 (Beraeidae) на Северном Кавказе..... 104

ЯКИМОВ А.В., ЛЬВОВ В.Д., КЯРОВА Р.А., ТАМАНОВА Д.В., ПУХАЕВА А.М.
Ручейники (Trichoptera) предгорья Кабардино-Балкарии..... 109

ПОНОМАРЕНКО А.Г.
Экосистемы континентальных водоемов прошлого 114

УДК 595.745:502(1-924.14/.16)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РУЧЕЙНИКОВ СЕМ. PHILOPOTAMIDAE НА ТЕРРИТОРИИ РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ФЕННОСКАНДИИ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ И МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Игорь Александрович БАРЫШЕВ
«Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ КарНЦ РАН», г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, e-mail: i_baryshev@mail.ru

На основе собственных и литературных данных проанализировано распространение ручейников сем. Philopotamidae на территории Республики Карелия и Мурманской области. Ландшафты Фенноскандии отличаются изрезанным рельефом и формируют разветвленные озерно-речные системы с множеством различных биотопов. Отдельные пороги быстро текущих чистых малых и средних лесных водотоков являются местом обитания таких стенобионтных видов как Philopotamus montanus, Wormaldia subnigra и Chimarra marginata. Локальные популяции в значительной степени изолированы от соседних, что увеличивает уязвимость этих видов перед антропогенной трансформацией ландшафта и загрязнением рек. В первой половине XX века все три вида обитали на территории южной части современной Республики Карелия, данных о северных территориях нет. В настоящее время ареал Ph. montanus значительно сместился к северу (вид не отмечают южнее 65 широты). W. subnigra обитает в южной и центральной частях региона, Ch. marginata – только в южной. Установлены факты исчезновения отдельных популяций W. subnigra в результате постройки водохранилища и урбанизации водосбора. Уязвимость этих видов к изменению окружающей среды обуславливает важность сохранения их местообитаний – лесных водотоков.

Ключевые слова: *ручейники, лесные водотоки, охрана, стенобионты.*

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF CADDIS FLIES OF THE FAMILY PHILOPOTAMIDAE ON THE TERRITORY OF THE RUSSIAN PART OF FENNOSCANDIA (REPUBLIC OF KARELIA AND THE MURMANSK REGION)

I.A. BARISHEV

The distribution of the caddis flies of the family Philopotamidae on the territory of the Republic of Karelia and the Murmansk region was analyzed. The landscapes of Fennoscandia have a rugged terrain and form ramified lake-river systems with many different biotopes. Some rapids in clean small and medium forest streams are the habitat of such stenobiont species as Philopotamus montanus, Wormaldia subnigra and Chimarra marginata. Local populations are strongly isolated, which increases the vulnerability of these species to anthropogenic transformation of the landscape and river pollution. According to data for the first half of the XX century, all three species lived on the territory of the southern part of the modern Republic of Karelia, there are no data on the northern territories. At present, the area of the Ph. montanus has significantly shifted to the north (this species is not observed south of latitude 65). W. subnigra lives in the southern and central parts of the region, Ch. marginata – only in the south. The disappearance of some populations of W. subnigra as a result of the construction of the reservoir and the urbanization of the territory were discovered. The vulnerability of these species to environmental change causes the importance of preserving their habitats – forest rivers and streams.

Keywords: *caddis flies, forest streams, protection, stenobionts.*

Введение. Семейство Philopotamidae Stephens, 1829 (Trichoptera) насчитывает более 600 видов по всему миру [1]. Из них на территории российской части Фенноскандии (Карелия и Мурманская область) отмечали трех: Philopotamus montanus (Donovan, 1813), Wormaldia subnigra McLachlan, 1865 и Chimarra marginata (Linnaeus, 1767) [2, 3]. Ареал Ph. montanus и W. subnigra – Европа и Северная Азия; ареал Ch. marginata – Европа, Северная Азия и Северная Америка [1]. Данные виды – стенобионты, обитают относительно небольшими популяциями на порогах быстро текущих чистых малых и средних рек или ручьев с каменистым дном [2, 4]. Локальность распространения и отсутствие имаго большую часть года обуславливают редкий учет этих видов, в результате чего данных о распространении критически мало.

Фенноскандия – природная страна, расположенная на Балтийском (Фенноскандинавском) кристаллическом щите, которая отличается молодыми ландшафтами и многочисленными выходами древних кристаллических горных пород. Изрезанный рельеф и тонкий слой четвертичных отложений обуславливают формирование разветвленных озерно-речных систем с разнообразием водных местообитаний. Вероятно, именно множество различных биотопов позволяют стабильно существовать популяциям таких стенобионтных видов как ручейни-

ки сем. Philopotamidae. *Вместе с тем, п*редставители этого семейства очень требовательны к качеству вод и антропогенное освоение территории представляет для них существенную угрозу. Так, вследствие искусственного изменения гидрологического режима в ряде рек Латвии исчезли популяции *Ch. marginata* [5]. Виды этого семейства включены в Красные Книги и Списки практически по всей Европе – Красный Лист Финляндии, Карпатский Лист исчезающих видов, Красный Лист Норвегии [6, 7, 8]. Все три вида, обитающее на территории Восточной Фенноскандии, планируется включить в следующее издание Красной книги Республики Карелия, в связи с чем актуальна цель данной работы – привести и обобщить данные о распространении ручейников сем. Philopotamidae на территории российской части Фенноскандии и выявить тенденции к изменению их ареалов.

Материал и методы. Полевые исследования проводили на территории Восточной Фенноскандии (Республика Карелия и Мурманская область) с 1996 по 2016 гг. Автором обследовано более 140 станций в 110 водотоках. Материалом в большинстве случаев являлись личинки.

Результаты и обсуждение. На территории Восточной Фенноскандии обитают три вида Сем. Philopotamidae: *Ph. montanus, W. subnigra* и *Ch. marginata.* Данные по распространение в XX веке приведены в табл. 1.

Таблица 1

Данные о распространении видов сем. Philopotamidae в XX веке

Вид	Период сборов, гг.	Район	Источник
Ph. montanus	1920–1925	Пюльвас – басс. Сегозера	[9]
	До 1941	Северное Приладожье	[2]
	1979–1996	Мурманская область	[10]
W. subnigra	1920–1927	Р. Вола	[10, 11]
	1920–1927	Р. Селецкая	[10, 11]
	До 1941	Северное Приладожье	[2]
	До 1949	Р. Шолтозерка	[12]
	1970–1974	Р. Лижма	[13]
	1979–1996	Мурманская область	[10]
	1990	Басс. оз. Паанаярви	[14]
	1993–1997	Р. Лососинка	[15]
	1996	Р. Кереть	Хренников В.В. (архив)
Ch. marginata	До 1941	Северное Приладожье	[2]

В первой половине XX века были собраны данные только о южной части региона, что связано с крайне малой изученностью северных территорий в то время. Малые и средние водотоки северной части Республики Карелия и Мурманской области были обследованы в конце XX века В.В. Хренниковыми [14] и В.А. Яковлевым [10]. Данные о современном распространении (XXI век) представлены в табл. 2.

Таблица 2

Современное распространение видов сем. Philopotamidae

Вид	Река	Координаты	♂	Дата сбора	Источник
P. montanus	Левгус	N66,371° E30,508°	–	05.08.2015	Ориг.
	Силтайоки	N66,308° E30,455°	–	06.08.2015	Ориг.
	Карманьга	N66,008° E30,623°	–	06.08.2015	Ориг.
	Рябина	N67,086° E31,396°	–	16.08.2012	Ориг.
	Рябина	N67,105° E31,541°	–	16.08.2012	Ориг.
	Ручей б/н	N69,379° E32,109°	–	29.07.2007	Ориг.
	Ручей б/н	N68,673° E33,131°	–	30.07.2007	Ориг.
	Ручей б/н	N69,445° E31,043°	–	30.07.2007	Ориг.
	Ручей б/н	N66,778° E33,779°	–	22.06.2013	*
	Оланга и притоки оз. Паанаярви	N66,218° E30,587° N66,284° E30,345° N66,273° E30,010°	+	23.-27.06.2003	[16]
W. subnigra	Кадоги	N64,102° E31,107°	–	25.07.2009	Ориг.
	Карманьга	N66,008° E30,623°	–	06.08.2015	Ориг.
	Тайболйоки	N66,365° E31,737°	–	02.08.2010	Ориг.
	Пертопротока	N62,121° E34,008°	–	10.08.2015	Ориг.
	Мунда	N64,201° E30,863°	–	25.07.2009	Ориг.
	Поньгома	N65,345° E34,398°	–	06.08.2003	Ориг.
	Уксунйоки	N61,927° E31,552°	+	27.07.2009	Ориг.
	Нялма	N61,587° E32,604°	–	28.07.2009	Ориг.
	Лижма	N62,684° E33,924°	–	03.08.2007	Ориг.
	Ручей б/н	N66,736° E33,825°	–	21.06.2013	*
	Юго-зап. Кольского п-ва.	Нет данных	–	Авг. 2007	[17]
	Летняя	N66,239° E33,780°	–	Авг. 2008	[18]

Ch. marginata	Суна	N62,248° E33,991°	–	02.08.2009	Ориг.
	Суна	N62,278° E33,976°	+	01.08.2009	Ориг.
	Суна	N62,265° E33,981°	+	09.10.2007 01.08.2009	[19]
	Уница	N62,617° E34,427°	–	10.08.2010	Ориг.
	Тохма	N61,824° E30,620°	–	18.08.2013	Ориг.
	Сюскюянйоки	N61,663° E31,273°	–	17.08.2013	Ориг.
	Сюскюянйоки	N61,754° E31,513°	–	17.08.2013	Ориг.
	Кумса	N62,933° E34,249°	–	03.08.2010	Ориг.
	Видлица	N61,242° E32,467°	–	28.07.2009	Ориг.

* – Устное сообщение Д.М. Палатова (МГУ)

К настоящему времени собраны данные о распространении этих видов по всей территории российской части Фенноскандии. Карта-схема с указанием расположения выявленных популяций представлена на рисунке.

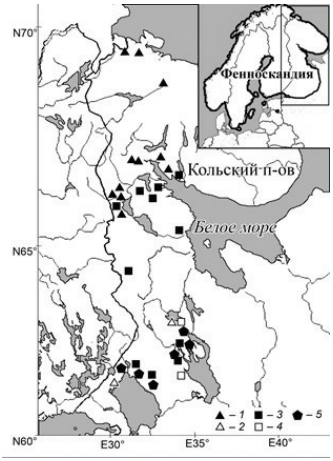


Рис. Карта-схема распространения видов сем. Philopotamidae (Российская часть Фенноскандии)

1 – современное распространение *Ph. montanus;* 2 – исчезнувшие популяции *Ph. montanus; 3* – современное распространение *W. subnigra;* 4 – исчезнувшие популяции *W. subnigra; 5* – современное распространение *Ch. marginata.*

Ph. montanus, W. subnigra и *Ch. marginata на исследованной территории обитают локально (относительно небольшие местообитания удалены друг от друга), что соответствует экологии этих стенобионтных видов в других частях ареалов.* Не все сборы прежних лет подтверждаются современными находками. Так, *Ph. montanus* много лет не отмечали в районе Северного Приладожья, хотя в начале XX века он там обитал [2]. Очевидно, исчезли популяции *Ph. montanus* и *W. subnigra в зоне затопления* Сегозерского водохранилища [10, 11]. Также вероятно исчезла *популяция W. subnigra, обитавшая в XX веке в реке Лососинка, протекающей в нижнем течении по территории города Петрозаводска [15].* Ареал *Ph. montanus* за период наблюдений сместился на север. Так, в настоящее время подтверждаются только данные о нахождении этого вида севернее 65 широты. В то же время *W. subnigra* и *Ch. marginata обитают в южной части региона.*

Заключение. На территории российской части Фенноскандии обитают три вида сем. Philopotamidae: *Philopotamus montanus* – на севере, *Wormaldia subnigra – средняя и южная части, Chimarra marginata* – на юге. Как и в других регионах, в эти виды имеют локальное распространение и строго приурочены *к определенным биотопам лесных ручьев, малых и средних рек.* Часть находок прошлых лет не подтверждается современными данными, что позволяет говорить о тенденции к сокращению ареалов видов этого семейства. Данный тревожный сигнал позволяет ставить вопрос об их охране их местообитаний – лесных водотоков малых и средних размеров.

Благодарности. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2017-0045.

Литература

[1] Bisby, F.A., Y.R. Roskov, M.A. Ruggiero, T.M. Orrell, L.E. Paglinawan, P.W. Brewer, N. Bailly, J. van Hertum, eds (2007). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2007 Annual Checklist. Species 2000: Reading, U.K.

[2] Nybom O. List of the Finnish Trichoptera. – Fauna Fennica. Vol. 6. 1960. P. 1-56.

[3] Botosaneanu L., Malicky H. Trichoptera. In: Illies J, ed., Limnofauna Europaea; Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag. 1978. P. 333–359.

[4] Graf W., Murphy J., Dahl J., Zamora-Munoz C., Lopez-Rodriguez M.J. Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Volume 1. Trichoptera. Sofia-Moscow, Pensoft Publishing. 2008. 388 p.

[5] *Качалова О.Л.* Ручейники рек Латвии. Рига, “Зинатне”, 1972. 215 с.

[6] The 2000 Red List of Finnish species (In Finnish). The Ministry of the Environment. The II Committee for the Monitoring of Threatened Species in Finland, Helsinki, 2001. 432 p.

[7] Carpathian List of Endangered Species. Vienna, Austria and Krakow, 2003. 84 p.

[8] Norwegian Red List. Artsdatabanken, Norway, 2006. 416 p.

[9] *Мартынов А.В.* Trichoptera сборов Олонецкой научной экспедиции 1921-23 г.г. Труды Олонецкой Научной Экспедиции, Ч. 6, Вып. 4. 1928. С. 3-30.

[10] *Яковлев В.А.* Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН, 2005. Часть 1. 161 с. Часть 2. 145 с.

[11] *Лепнева С.Г.* Личинки ручейников Олонецкого края. Тр. ОНЭ, Т. VI, Вып. 5. 1928. С. 3-125.

[12] *Герд С.В.* Обзор гидробиологических исследований озер Карелии. Тр. К.-Ф. отд. ВНИОРХ, Вып. 11. 1946. С. 28–140.

[13] *Хренников В.В.* Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., «Наука». 1978. С. 41-50.

[14] *Хренников В.В.* Личинки ручейников в реках Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка, изд. КНЦ РАН, Петрозаводск, 1995. С. 138-141.

[15] *Хренников В. В., Барышев И. А., Щуров И. Л.* Возможности кормовых ресурсов реки Лососинки и условия обитания в ней молоди лосося Salmo salar morpha sebago (Girard) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1998. С.147–157.

[16] *Чертопруд М. В., Палатов Д. М.* Реофильные сообщества макрозообентоса юго-западной части Кольского полуострова // Биология внутренних вод, № 4, 2013. С. 34–42.

[17] Bagge P., Mattila K., Salokannel J. Paanajärven vesihyönteisiä tutkimassa. Diamina. 2004. P. 38-40.

[18] *Чужекова Т. А., Фатеев Д. А., Стогов И. А.* Структурно-функциональные характеристики макрозообентоса нижнего течения реки Летняя (Карельский берег Белого моря) // Вестник Санкт-Петербургского университета, Серия 3, Выпуск 4, 2010 г. С. 52-60.

[19] *Барышев И.А.* Первая находка ручейника *Chimarra marginata* (L.) (Trichoptera, Insecta) в бассейне Онежского озера и рекомендация по включению его в Красную книгу республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 98–100.

УДК 595.745

К ИЗУЧЕНИЮ РУЧЕЙНИКОВ МАЛЫХ РЕК И РУЧЬЕВ РСО-АЛАНИЯ (УИЛСА-ДОН, ХОСАДОН, МЕЦЫКОМДОН, БАССЕЙН РЕКИ АРДОН)

Александр Камболатович БЕКОЕВ,
Борис Георгиевич КОЙБАЕВ,
Анжела Альбертовна ХАБЛИЕВА
Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова,
г. Владикавказ; alik.bekoev@yandex.ru; koibaevbg@mail.ru; angelax81@mail.ru

Изучен видовой состав и особенности распространения представителей отряда ручейники в бассейне реки Ардон.

Ключевые слова: *ручейники, малые реки, ручьи, бассейн реки Ардон.*

TO THE KNOWLEDGE OF THE CADDISFLIES OF THE SMALL RIVERS OF NORTH OSSETIA-ALANIA (WILSADON, HOSADON, MECIKOMDON)

A.A. BEKOEV, B.G. KOIBAEV, A.A. HABLIEVA

The species composition and distribution peculiarities of the caddis flies in small mountain rivers and streams in the Ardon River basin were studied.

Keywords: *caddis flies, small mountain rivers, streams, Ardon River basin.*

Введение. Условия жизни представителей амфибионтной фауны, в частности ручейников, связаны с комплексом разнообразных факторов: температурой, скоростью течения, субстратом, расходом воды и т.д. Различные сочетания факторов могут приводить в дальнейшем к заселению сходных по условиям среды водотоков идентичной фауной. С этой целью нами были обследованы водотоки в горной части бассейна реки Ардон, в частности, были рассмотрены условия существования трихоптерофауны в малых реках и ручьях – Уилса-дон, Хосадон и Мецыкомдон.

Как известно из работ И.И. Корноуховой [2], С.К. Черчесовой [3] горные водотоки отличаются «большим разнообразием экологических ниш», что обуславливает высокую степень биоразнообразия, где численность представителей отряда ручейников зачастую достигает 75%. По словам А.В. Мартынова [4] «Кавказ … классическая страна для изучения экологии горных форм», в тоже время, несмотря солидный период изучения амфибионтных видов, до сих пор многие мелкие водотоки (малые и сверхмалые горные реки и ручьи) остаются неизученными. Важным моментом, наряду с условиями среды, которые определяют распространение видов, является и возрастающая роль антропогенного фактора.

Материал и методы. Сбор материала в указанных водотоках проводился в мае и ноябре 2016-2017 гг. Всего взято 15 проб, собрано и определено около 575 экземпляров бентосных организмов, видовой состав которых будет рассмотрен ниже. В основном применялся ручной сбор [1].

Река Хосадон (рис. 1) – правый приток реки Ардон, расположен в 4,5 км от пос. Бурон, на высоте 1513 м над уровнем моря, координаты *(42°45´15.41´´С; 43°59´08.64´´В).* Берега крутые, сложены гранитными глыбами, осыпи. Дно каменистое, поток бурный, вода на момент взятия пробы - слегка мутная (11.11. 2016г.). Ширина потока – 1-2,5 м, глубина 0.1-0.2 м, скорость течения 1-1,5 м/сек, расход воды – 0,45 м^3, температура – 7^{0}С. Прибрежная растительность отсутствует.

Река Уилса-дон (рис. 2) расположена в 2,5 км от пос. Бурон, на высоте 1585 м над уровнем моря. Речка Уилса-дон – левый приток реки Ардон, координаты - 42°45´01.14´´С 43°58´42.91´´В. Сборы проводились 11.11.2016, 28.05.17. Речка быстрая, чистая, по берегам гранитные валуны, дно каменистое. Ширина потока – 2 – 3 м, глубина - 0,2 – 0,4 м, скорость течения – 1,5 м/сек, температура воды – 8^{0}С. Прибрежная растительность представлена березой и сосной.

Ручей Мецыкомдон, правый приток р. Ардон (рис. 3), находится в 3 км от с. Нижний Зарамаг на высоте 1732 м над уровнем моря. Координаты р. Мецыкомдон: 42°43´49.32´´С 43°58´43.45´´В. Дно представлено сланцем и гранитом, по берегам карликовые березы и разнообразная травянистая растительность. Склон крутой, вода прозрачная, чистая. Температура воздуха – 13^{0}С, температура воды – 7^{0}С. Ручей обследован 11.11. 2016 г.

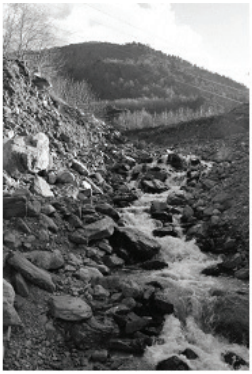


Рис. 1. Р. Хосадон (ориг.Бекоев, 2016)

Рис. 2. Р. Уилса-дон (ориг.Бекоев, 2016)

Рис. 3. Р. Мецыкомдон (ориг. Бекоев, 2016)

Результаты и обсуждение. Анализ полученных данных еще раз подтверждает мнение ряда исследователей [5, 6, 7, 8], что большинство видов амфибиотических насекомых приурочено к горному району, где наблюдается наибольшая густота речной сети, с преобладанием «средних и мелких водотоков», для которых характерно наибольшее разнообразие трихоптерофауны. Горные виды по данным И.И. Корноуховой [4] представлены 33 видами, из них четыре вида спускаются в предгорье. Нами в обследованных водотоках установлено 11 видов ручейников, среди которых доминируют представители семейства Rhyacophilidae (5 видов), на втором месте ручейники семейства Hydropsychidae (3 вида), Apataniidae, Glossosomatidae, Limnephilidae включают в наших сборах по 1 виду каждый. Наряду с ручейниками нами для указанных выше водотоков установлены представители отряда поденки (Heptageniidae, Baetidae), веснянки (Nemouridae), двукрылые (Chironomidae, Simuliidae), планарии (Tricladida). Видовой состав собранных нами видов представлен в таблице 1.

Таблица 1

Видовой состав зообентоса обследованных водотоков

Виды	Хосадон	Уилса-дон	Мецыкомдон
Trichoptera			
Rhyacophila subovata Mart.		+	
Rhyacophila forcipulata Mart.	+		
Rhyacophila nubile Zett.		+	+
Rhyacophila fasciata Hag.	+		
Rhyacophila aliena Mart.		+	
Glossosoma capitatum Mart.	+	+	+
Hydropsyche acuta Mart.	+		+
Hydropsyche instabilis Curt.			+
Hydropsyche pellucidula Curt.	+	+	+
Apatania subtilis Mart.	+	+	+
Kelgena kelensis Mart.			+
Ephemeroptera			
Baetis (B.) rhodani Pict.	+	+	+
Ecdyonurus (E.) venosus (Fabr.)	+	+	+
Epeorus (C.) caucasicus (Tsh.)		+	
Rhithrogena lacinioza Sinitch.	-	+	+
Plecoptera			
Nemoura cinerea Retz.,	+	+	
Protonemura capitata Mart.,	+		+
Diptera			
Diamesa insignipes Kieff.	+		
Simulium ornatum (Meigen)	+	+	+
Tricladida			
Dugesia gonocephala	+		+
Итого	13 видов	12 видов	13 видов

Как видно, из приведенной выше таблицы, фаунистический спектр обследованных водотоков бассейна, весьма разнообразен – отмечено 20 видов, 14 родов, 11 семейств, 5 отрядов и 2 типа.

Среди Trichoptera наиболее представительно семейство Rhyacophilidae (46%), семейство Hydropsychidae (27%), Apataniidae, Glossosomatidae, Limnephilidae (по 9%). Видовой состав ручья и малых рек отличается незначительно: для ручья отмечено 7 видов, в малых речках по 6 видов. В целом же зообентос в процентном соотношении распределился следующим образом – ручейники (55%), поденки (20%), веснянки и двукрылые (по 10%), планарии (5 %). Диаграмма процентного соотношения бентоса обследованных водотоков представлена на диаграмме 1 (рис. 4), таксономических вес семейств отряда ручейники представлен на диаграмме 2 (рис. 5).

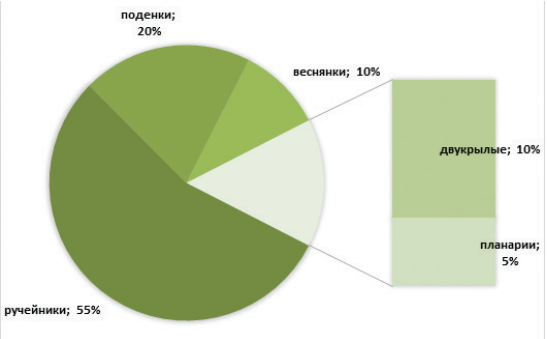


Рис. 4. Диаграмма процентного соотношения зообентоса исследованных водотоков

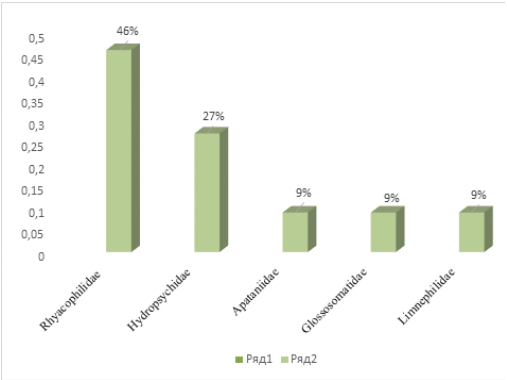


Рис. 5. Таксономический вес семейств в отряде Trichoptera

Заключение. Таким образом, условия среды водотоков в верхнем течении бассейна реки Ардон (реки Уилса-дон и Хосадон, ручей Мецыкомдон) вполне благоприятны для развития литореофильной стенотермной фауны; в структуре гидробиоценозов исследованных нами водотоков доминируют представители отряда ручейники, в частности, по числу видов - семейства Rhyacophilidae, Hydropsychidae, по встречаемости на 1 м^2 – ручейники семейства Glossosomatidae, представителей которого мы встречаем как в реках, так и ручьях. Виды *Apatania subtilis* и *Kelgena kelensis* зарегистрированы в ручье, где скорость течения не превышает 0,8 м/сек. Впрочем, зообентос в ручье и реках распределен равномерно (по 12 – 13 видов), возможно это связано с тем, что водотоки расположены недалеко друг от друга. Плотность бентоса находится в пределах 60 -70 экз/ м^2.

Резюмируя вышесказанное необходимо отметить, что ручьи и малые реки – относительно стабильные биотопы, с незначительной деформацией русла, а следовательно и стабильной фауной, лимитирующим фактором распространения и развития которой в настоящее время является антропогенный, поэтому природоохранный мониторинг имеет важное значение для поддержания видового разнообразия горных водотоков.

Литература

[1] *Якимов А.В., Шаповалов М.И., Львов В., Черчесова С.К.* О методике сбора бентоса в горных малых реках и ручьях Кавказа / В сборнике: Гидроэнтомология в России и сопредельных странах. Материалы V Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Борок. - 2013. - С. 247-250.

[2] *Корноухова И.И.* Ручейники (Trichoptera) Большого Кавказа: состав, происхождение, распространение Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Санкт-Петербург, 1999.

[3] *Черчесова С.К.* Амфибиотические насекомые (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) рек Северной Осетии /монография /. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. Москва, 2004.

[4] *Мартынов А.В.* К познанию ручейников (Trichoptera) Центрального Кавказа и их превращений. Работы Северо-Кавказской гидробиологической станции. Владикавказ. 1926.

[5] *Черчесова С.К.* Влияние экологических факторов на состав и распространение литореофильной фауны в бассейне Терека // Известия МСХА. М., вып. 3. 2002. С. 182-189.

[6] *Черчесова С.К., Катаев С.В., Бясов В.О.* К изучению фауны амфибиотических насекомых рек // Известия Горского государственного аграрного университета. 2013. Т. 50. № 2. С. 314-317.

[7] *Черчесова С.К.* Мониторинг сообществ амфибиотических насекомых (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) бассейна реки Терек в условиях антропогенного воздействия. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва, 2004.

[8] *Бекоев А.К., Цибирова Л.Л., Черчесова С.К.* К познанию фауны амфибиотических насекомых рек и ручьев Северо-Осетинского заповедника /// Вестник Тамбовского университета. Естественные и технические науки. 2017. Т. 22, вып. 5.

УДК 595.745

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ РУЧЕЙНИКОВ РЕКИ УРСДОН

Аза Татаркановна БЯЗЫРОВА, Фатима Феликсовна КОКАЕВА,
Ульяна Владимировна БАГАЕВА, Альбина Ирадионовна ЦХОВРЕБОВА

Введение. Практическая и теоретическая значимость всестороннего освещения вопросов биоразнообразия водоемов Центрального Кавказа в условиях возрастающего антропогенного влияния, ведущего к разрушению исторически сложившихся биоценозов и появлению новых, не всегда типичных для горных водотоков таксонов, не вызывает сомнения. Это говорит о хрупкости речных экосистем, что в свою очередь определяет необходимость биомониторинга, который позволит контролировать качество водной среды исследуемого региона. С этой целью мы выбрали реку Урсдон (левый приток р. Терек).

Материал и методы. Исследование ручейников р. Урсдон проводилось авторами в разные годы [1, 2, 3]. В верхнем течении (горный район) расположены небольшие верховые водотоки, которые питаются за счет родников, истоки находятся на высотах от 1200 до 2000 м над уровнем моря на северном скл. Скалистого хребта. Материал собирался в весенне-летний период и осень в ходе маршрутных экспедиций (1983 – 2013 гг.). В ходе исследований для бассейна реки Урсдон было установлено 69 представителей гидробионтов, из них 15 видов принадлежат отряду ручейников.

Результаты и обсуждение. Для отряда ручейники (Trichoptera) нами определены семейства Hydropsychidae, Rhyacophilidae, Hydroptilidae, Glossosomatidae, Limnephilidae, Goeridae. Для реки Урсдон и образующих его притоков установлено, как уже было сказано 15 видов ручейников (*H. acuta* Mart., *H. sciligra* Mal., *H. angustipennis* Curt., *H. contubernalis* McL., *H. pellucidula* Curt., *H. martynovi* Bots., *H. tineoides* Dalm., *Rh. nubila* Zett., *Rh. fasciata* Hag., *Rh. armeniaca* Guer., *Rh. aliena* Mart., *G. capitatum* Mart., *P. excisus* Mart., *Apatania subtilis* Mart., *Silo proximus* Mart.). Из них: в составе подотрядов Annulipalpia (12 видов) и Integripalpia (3 вида). В первом подотряде на лидирующие по-

зиции выходят ручейники семейств Hydropsychidae – 6 видов (40%) и Rhyacophilidae – 4 вида (27%). Остальные семейства в пределах двух подотрядов: Glossosomatidae, Limnephilidae, Apataniidae Hydroptilidae, Goeridae включают по 1 виду (6,6%); по встречаемости семейства распределились следующим образом: Hydropsychidae (39 %) и Rhyacophilidae (30 %), далее следуют семейства Glossosomatidae (17 %), Limnephilidae (8 %), Apataniidae (4%), наиболее редкие в наших сборах ручейники Hydroptilidae и Goeridae составляют 1 % от общего числа собранных экземпляров. Таксономический статус и встречаемость установленных нами семейств в отряде ручейники представлен на диаграмме (рис. 1).

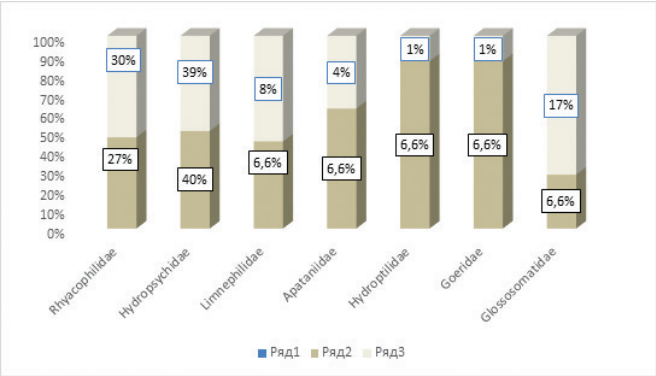


Рис. 1. Таксономический статус
и встречаемость семейств отряда ручейники

Анализ распространения ручейников по субстратам подтвердил превосходство литореофильных видов, из пятнадцати видов только один (семейство Hydroptilidae) является альгофилом. Также установлено, что основная часть трихоптерофауны развивается в пределах горной зоны, в том же составе ручейники передвигаются в предгорный участок, где условия вполне благоприятны для их существования, которые определяются сочетанием рельефа и климата в бассейне. Первый (рельеф) формирует тип водоема, а количество осадков влияет на густоту речной сети и режим стока [1, 2]. Большая часть водотоков бассейна р. Урсдон – типично горные реки и ручьи, с превалированием

каменистого субстрата и характерным литореофильным населением. По мнению М.В. Чертопруда [3], бассейн Терека, которому принадлежит и река Урсдон, остается слабо изученным в отношении «речных сообществ», в целом есть несколько крупных фаунистических работ, среди которых следует указать работы А.Г. Касымова и С.К. Черчесовой [4, 5], однако сами сообщества не рассмотрены. Ниже мы переходим к рассмотрению вопросов распределения ручейников в различных по условиях среды зонах.

В верхнем течении р. Урсдон (горная зона) – питание реки грунтово-атмосферное, летняя температура +6-+12°С, т.е. уже в истоках имеются оптимально комфортные для развития трихоптерофауны температурные интервалы. Горный участок также характеризуется высоким значением уклона русел верховых рек – следовательно высокими значениями скорости течения (до 2 м/сек), порожистостью (что обеспечивает кислородное насыщение потока), что также благоприятно для развития оксиреобионтной фауны.

Участок среднего течения реки Урсдон, включая притоки характеризуется следующими гидрологическими параметрами: расход воды (Q) варьирует в пределах 10 м^3/с летом до 1 м^3/с зимой; скорость потока – от 1,5 до 2 м/сек, летняя t воды поднимается на отдельных участках до 16^{0}С. Комфортными считаются условия участка среднего течения, расположенного на границе с горным.

Отрезок реки, принимающий притоки (р. Цраудон, Дур-Дур), до впадения в реку Терек относится к нижнему течению, где гидрологические параметры характеризуются снижением порожистости, вплоть до полного исчезновения, скорость потока и расход воды падают до 1 м/сек и 3 м^3/с соответственно, в тоже время увеличивается летняя t воды - 20^{0}С.

Рис. 2. Река Урсдон в верхнем течении

Заключение. Таким образом, условия горного участка – наиболее благоприятны для развития энтомофауны, в том числе и представителей отряда ручейники. Чистый с умеренной температурой поток, и достаточно высокая скорость течения – способствуют достижению кислородного комфорта для оксифильной, литореофильной амфибионтной фауны бассейна. То же можно сказать и о верхнем отрезке предгорного участка, где условия идентичны условиям горной части бассейна р. Урсдон. Нижнее течение – для развития энтомофауны менее пригодна. Принимая притоки Цраудон и Дур-Дур, и соответственно влекомое ими загрязнение, однако это событие не оказывает влияние на условия существования биоты выше по течению потока, но служит лимитирующим фактором для вселения в реку Урсдон «представителей фауны Терека» [6]. Анализ распространения трихоптерофауны по бассейну позволил сделать следующие выводы: большая часть видов ручейников сосредоточена на горном отрезке (13 видов), среднегорный участок (11 видов) и наконец, участок нижнего течения – 6 видов. Следовательно, наши исследования, проведенные в бассейне реки Урсдон подтверждают мнение И.И. Корноуховой, о том, что «сокращение состава и численности зообентоса вниз по течению, не отмечается встречного роста плотности остающихся в фауне популяций» [7].

Соотношение численности ручейников в составе зообентоса в горных условиях – 300 экз./м^2, для среднего течения – 250 экз./м^2 и, наконец, в нижнем течении плотность составляет 70 – 80 экз./м^2, вплоть до полного исчезновения фауны в местах активного антропогенного влияния.

Литература

[1] *Бязырова А.Т.* Вертикальная поясность ручейников реки Урсдон (бассейн реки Терек) // Вопросы экологии ручейников СССР. Орджоникидзе. 1989. С. 18-20.

[2] *Черчесова С.К.* Влияние экологических факторов на состав и распространение литореофильной фауны в бассейне Терека // Известия МСХА. М., вып. 3. 2002. С. 182-189.

[3] *Черчесова С.К., Катаев С.В., Бясов В.О.* К изучению фауны амфибиотических насекомых рек Северной Осетии / Известия Горского государственного аграрного университета. 2012. Т. 49. № 1-2. С. 421-423.

[4] *Касымов А.Г.* Ручейники // Пресноводная фауна Кавказа. Баку, 1972. С.177-199.

[5] *Черчесова С.К.* Амфибиотические насекомые (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) рек Северной Осетии. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. Москва, 2004.

[6] *Цопанова К.К., Черчесова С.К.* Биомониторинг реки Урсдон: Сб. «Экологогеографические проблемы развития РСО-Алания». Владикавказ: изд-во СОГУ, 2009. С 14-16.

[7] *Корноухова И.И.* Биотопы, географическое распространение ручейников (Trichoptera) Кавказа и проблемы сохранения фауны // Проблемы горных геосистем. Орджоникидзе. 1987. С 86-92.

УДК 595.745:591.4

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ РУЧЕЙНИКОВ СЕМЕЙСТВА GLOSSOSOMATIDAE (INSECTA: TRICHOPTERA)

Михаил Юрьевич ВАЛУЙСКИЙ,
Станислав Игоревич МЕЛЬНИЦКИЙ,
Владимир Дмитриевич ИВАНОВ
Санкт-Петербургский Государственный Университет, кафедра энтомологии,
e-mail: Sphingonaepiopsis@gmail.com; simelnitsky@gmail.com; v--ivanov@yandex.ru

QUANTIFICATION OF ANTENNAL SENSILLA IN GLOSSOSOMATIDAE (INSECTA: TRICHOPTERA)

VALUYSKY M. Yu., MELNITSKY S. I., IVANOV V. D.

В ходе исследования антеннальных структур у 12 видов Glossosomatidae из двух родов Agapetus и Glossosoma, выявлено наличие 7 типов сенсилл, которые могут формировать сенсорные поля, и обладают специализированным или неспециализированным распределением. Показано, что ручейники семейства Glossosomatidae обладают сложным аппаратом ольфакторной рецепции на основе антеннальных сенсилл. Обнаружены различия между видами, которые позволяют предположить наличие эволюционного вектора, направленного на уменьшение разнообразия сенсилл на антеннах самцов в пределах семейства.

Сложное поведение насекомых, в том числе поиск полового партнера и спаривание, во многом обусловлено феромонной коммуникацией (Иванов, 2000) [1]. Данные, полученные в ходе предыдущих исследований (Мельницкий и др., 2016, Valuyskiy et al., 2017) [2,7], показывают, что кутикулярные структуры на поверхности антенн ручейников очень разнообразны, но в то же время их расположение подчиняется определенным правилам. Так, сенсиллы разных типов могут обладать специфической и неспецифической локализацией, а также формировать стабильные по форме скопления и сенсорные поля (Ivanov, Melnitsky,

2011, 2016; Melnitsky et al., 2018) [4,5,6]. Неравномерная локализация чувствительных структур на антеннах ручейников свидетельствует о высокой специализации их воспринимающего аппарата, а структурная и количественная изменчивость сенсилл может отражать важные эволюционные события в истории этого таксона.

Семейство Glossosomatidae включает более 660 видов, оно подразделяется на 4 подсемейства: Agapetinae Martynov, 1913, Dajellinae Ivanov et Melnitsky, 2006, Glossosomatinae Wallengren, 1891 и Protoptilinae Ross, 1956. В данной работе исследованы 12 видов ручейников из двух подродов внутри рода *Agapetus* и трёх подродов рода *Glossosoma*: *Agapetus* (*Agapetus*) *bidens* McLachlan 1875*, A.* (*A.*) *caucasicus* Martynov 1913*, A.* (*Synagapetus*) *inaequispinosus* Schmid 1970*, A.* (*A.*) *kirgisorum* Martynov 1927*, A.* (*A.*) *nimbulus* McLachlan 1879*, A.* (*A.*) *ochripes* Curtis 1834*, A.* (*A.*) *sibiricus* Martynov 1918*, Glossosoma* (*Synafophora*) *intermedium* (Klapalek 1892)*, G.* (*S.*) *minutum* (Martynov 1927)*, G.* (*S.*) *dulkejti* (Martynov 1934)*, G.* (*Lipoglossa*) *shugnanicum* Ivanov 1992 и *G.* (*G.*) *dentatum* McLachlan 1875. Данные об антеннальных структурах получены с помощью сканирующей электронной микроскопии (микроскоп Jeol NeoScope JSM-5000). Подготовка препаратов, съемка поверхности антенн, измерение сенсилл и подсчет их количества выполнены по стандартной методике (Валуйский, 2016) [3].

На антеннах исследованных видов ручейников, помимо несенсорных образований — микротрихий, расположены сенсиллы семи типов: длинные трихоидные, изогнутые трихоидные, хетоидные, псевдоплакоидные, стилоконические, коронарные и целоконические сенсиллы. Структура кутикулярных частей сенсилл Glossosomatidae такая же, как у других ручейников, исследованных ранее (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016, Valuyskiy et al., 2017) [4,5,7]. Размеры сенсилл у разных видов семейства варьируют незначительно (Рис. 1). Распределение разных типов сенсилл по поверхности антенн самцов показано для вида *G. intermedium* (рис. 2), который обладает наибольшим разнообразием антеннальных структур среди всех исследованных видов. Подобным типом распределения обладают и другие исследованные нами виды глоссосоматид.

Длинные трихоидные сенсиллы в среднем достигают 40,0±1,5 мкм в длину и покрывают поверхность антенны более или менее равно-

мерно. По структуре и размерам они достаточно однообразны у исследованных видов Glossosomatidae.

Изогнутые трихоидные сенсиллы у Glossosomatidae средней длины (от 13,1±0,5 μm у *A. caucasicus* до 16,3±0,5 μm у *G. intermedium*) и формируют скопления (включающие сенсиллы других типов) и сенсорные поля, состоящие только из сенсилл данного типа, расположенные на вентролатеральной поверхности в дистальной части флагелломеров. Сенсорные поля формируются ближе к основанию антенны: изогнутые трихоидные сенсиллы многочисленны уже на первом сегменте флагеллума, их количество постепенно уменьшается до нуля к 10–15 сегменту. Скопления сенсилл на антеннах самок занимают большую площадь, чем у самцов, но сенсиллы в них более разрежены; границы сенсорных скоплений у самок слабо выражены.

Хетоидные сенсиллы короткие (от 9,5±0,6 μm у *G. intermedium* до 17±1 μm у *A. caucasicus*) и не возвышаются над уровнем длинных трихоидных сенсилл. Их расположение менее стабильно, чем у других ручейников, однако сохраняется тенденция к локализации этих структур вблизи основания и вершины каждого флагелломера.

Псевдоплакоидные сенсиллы у Glossosomatidae грибовидной формы, размер их варьирует от 6,0±0,2 μm (*G. intermedium*) до 8,3±0,3 μm (*A. bidens*). Наибольшее количество сенсилл этого типа отмечено на базальных флагелломерах, к вершине антенны оно сокращается до одиночных сенсилл.

У одного из исследованных видов, *G. intermedium,* обнаружены **целоконические сенсиллы**. Это многочисленные мелкие структуры цилиндрической формы, 2,9±0,1 μm в диаметре, с отверстием по центру, возвышающиеся над поверхностью кутикулы менее чем на 1 μm. Они неравномерно покрывают базальные сегменты антенн самцов с первого по четырнадцатый и отсутствуют у самок.

Коронарные сенсиллы встречены у *G. intermedium, A. bidens* и *A. inaequispinosus. По структуре они такие же, как у ранее изученных таксонов, их размер* — от 5,0±0,1 до 7,5±0,2 μm у разных видов.

Стилоконические сенсиллы обнаружены на антеннах *A. bidens* и *A. inaequispinosus*. Эти структуры присутствуют в малом количестве лишь на отдельных сегментах антенны. Диаметр основания стилоконических сенсилл составляет 2,8±0,2 μm, высота порядка 1 μm.

Межвидовые структурные различия сенсорного покрова антенн у Glossosomatidae невелики. Количество однотипных сенсилл у разных видов варьирует в небольшой степени. Таким образом, более крупные представители семейства, такие как *G. dentatum*, обладают в среднем таким же количеством сенсилл, что и мелкие виды, но неспециализированные сенсиллы на их антеннах расположены более разреженно, а свободное пространство на кутикуле занимают микротрихии.

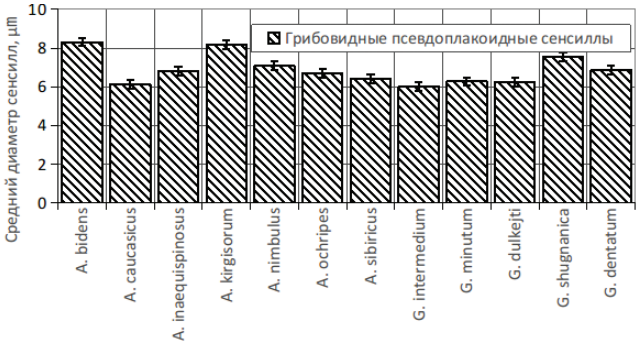
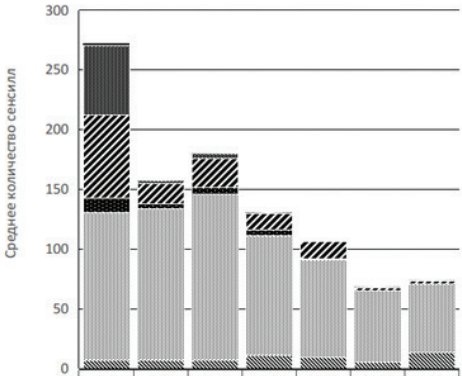


Рис. 1. Средний размер грибовидных псевдоплакоидных сенсилл у Glossosomatidae



Номер сегмента	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	>31
Коронарные	1	0	0	0	0	0	0
Целоконические	58	2	4	0	0	0	0
Псевдоплакоидные	70	17	24	14	14	2	2
Изогнутые триходные	13	4	6	4	1	0	0
Длинные триходные	124	127	139	101	82	60	58
Хетоидные	7	7	7	11	9	5	13

Рис. 2. Распределение сенсилл на флагеллуме антенны самца *G. intermedium*

Строение и расположение антеннальных структур в семействе Glossosomatidae достаточно консервативны и сохраняют признаки, свойственные другим ручейникам (Melnitsky et al., 2018) [6]. Кутикулярная часть размерами и внешним видом демонстрирует большое сходство со структурами у Rhyacophilidae (Valuyskiy et al., 2017) [7]. Основные особенности топологии сенсилл, такие как базальная локализация сенсорного разнообразия, типичное расположение сенсорных скоплений и неспециализированное распределение массовых типов сенсилл (псевдоплакоидных и длинных трихоидных), также указывают на стабильность сенсорного покрова антенн. Вместе с тем, наличие у *G. intermedium* целоконических сенсилл, которые отсутствуют у примитивных семейств Philopotamidae и Rhyacophilidae, может говорить о модификации основного плана строения, которая произошла на ранних этапах эволюции семейства. Дальнейшие изменения, вероятно, происходили в направлении уменьшения разнообразия сенсилл, поскольку у более специализированных видов отдельные типы антеннальных структур отсутствуют.

Благодарности. Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 18–04–00312 и было проведено в рамках проекта Ресурсного центра СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» 109-5339 по теме «Структура, таксономическое значение и эволюция сенсилл ручейников (Insecta. Trichoptera)».

Литература

[1] *Иванов В. П.* 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. Москва: Наука, 279 с.

[2] *Мельницкий С. И., Иванов В. Д., Валуйский М. Ю.* 2016. Строение антеннальных сенсилл у Philopotamidae (Insecta: Trichoptera). Проблемы водной энтомологии России: Материалы VI Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. СОГУ им. К.Л. Хетагурова. Владикавказ: Изд-во СОГУ. С. 78–82.

[3] *Валуйский М. Ю.* 2016. Количественная оценка антеннальных сенсилл ручейников семейства Philopotamidae (Insecta: Trichoptera). Владикавказ, Материалы VI Всероссийского Симпозиума. С. 32-38.

[4] *Ivanov V. D., Melnitsky S.* I. 2011. Structure and morphological types of the antennal olfactory sensilla in Phryganeidae and Limnephilidae (Insecta: Trichoptera). Zoosymposia № 5, Magnolia Press. P. 210–234.

[5] *Ivanov V. D., Melnitsky S. I.*, 2016. Diversity of the olfactory sensilla in caddis-flies (Trichoptera). Zoosymposia 10, Magnolia Press. P. 224–233.

[6] *Melnitsky S. I., Ivanov V. D., Valuisky M. Yu. Zueva L. V., Zhukovskaya M. I.* Comparison of sensory structures on the antenna of different species of Philopotamidae (Insecta: Trichoptera). Arthropod Structure and Development 2018 (in press).

[7] *Valuyskiy M.Yu., Melnitsky S.I., Ivanov V.D.* 2017. Structure of antennal sensilla in the caddisfly genus *Rhyacophila* Pictet (Trichoptera, Rhyacophilidae). Entomological Review 97 (6), P. 703–722.

УДК 595.745

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ФАУНЕ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЗАКАЗНИКА «УДЫЛЬ» (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ, НИЖНИЙ АМУР)

Татьяна Сергеевна ВШИВКОВА[1],
Ольга Вячеславовна КУБЕРСКАЯ[2],
Оксана Владимировна ОРЕЛ (ЗОРИНА)[1]
[1]ФГБУН ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток,
e-mail: vshivkova@biosoil.ru
[2]ФГБУ «Государственный природный заповедник «Комсомольский»,
г. Комсомольск-на-Амуре

Приводится предварительный список из 52 видов водных беспозвоночных (6 – моллюски, 8 – стрекозы, 4 – подёнки, 14 – ручейники, 20 видов – двукрылые из сем. Chironomidae) заказника «Удыль», составленный на основе авторских сборов О.В. Куберской, осуществлённых в 2017 году, и по имеющимся литературным данным для отдельных групп беспозвоночных.

Ключевые слова: *Mollusca, Insecta, Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera, Diptera (Chironomidae), Нижний Амур.*

PRELIMINARY DATA FOR THE AQUATIC INVERTEBRATE FAUNA OF NATURE RESERVED AREA "UDYL" (KHABAROVSK TERRITORY, LOWER AMUR RIVER)

T.S. VSHIVKOVA[1], O.V. KUBERSKAYA[2], O.V. OREL (ZORINA)[1]

A preliminary list of 52 species of aquatic invertebrates is given (6 – mollusks, 8 – dragonflies, 4 –mayflies , 14 – caddis flies, 20 species – Diptera of Chironomidae family) of the "Udil" Nature Reserve, compiled on the basis of author's collections by Kuberskaya O.V. carried out in 2017, and according to available literature data for some groups of invertebrates.

Key words: *Mollusca, Insecta, Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera, Diptera (Chironomidae), Lower Amur.*

Заказник «Удыль» организован решением хабаровского крайисполкома в 1978 г. как видовой заказник местного значения площадью 100,4

тыс.га. Приказом главного управления охотничьего хозяйства и заповедников РСФСР от 30.12.1988 г. №293 на основании решения Хабаровского крайисполкома от 17.03.1988 г. № 95 учрежден как республиканский зоологический заказник.

Пресноводная фауна заказника «Удыль» практически не изучена. Имеются отрывочные сведения о моллюсках (Затравкин, Богатов, 1987; Прозорова, Макаренко, Балан, 2014), стрекозах (Якубович, 2007; Haritonov, Malikova, 1998) и подёнках (Чернова, 1952; Тиунова, Горовая, 2011). В июле 2017 года сборы фауны амфибиотических насекомых на светоловушки осуществила О.В. Куберская. На основании литературных данных и сборов второго автора статьи составлен предварительный список фауны водных беспозвоночных заказника «Удыль»

Район исследований. Заказник «Удыль» расположен в Хабаровском крае, в Ульчском районе на левобережье Нижнего Амура в 26 км от русла реки и около 200 км выше устья (рис. 1). Расстояние до ближайшего населенного пункта пос. Кольчем – 5 км, также недалеко расположен г. Кади (в районах этих пунктов производились сборы стрекоз Якубовичем В.С. в 2006−2007 гг. (Якубович, 2007).

В низменности вокруг озера Удыль в устьях рек Бичи, Битки и Пильды, Большая, Средняя и Малая Силасу располагается Государственный природный заказник федерального подчинения «Удыль», водно-болотное угодье международного значения, подпадающее под действие Рамсарской конвенции.[2] Территория заказника включает крупное пресноводное озеро Удыль, полосу его прибрежья и нижние течения основных притоков: реки Бичи, Битки, Пильда, Алочка. Почти треть территории заказника заняты водными объектами; вся площадь заказника составляет около 100400 га. Координаты заказника: север — 52°25¢с.ш. 139°36¢в.д.; юг – 51°32¢с.ш. 139°40¢в.д.; восток – 52°20¢с.ш. 140°24¢в.д.; запад – 51°56¢с.ш. 139°18¢в.д (рис. 2).

Рис. 1. Место расположение заказника «Удыль» в низовье р. Амур

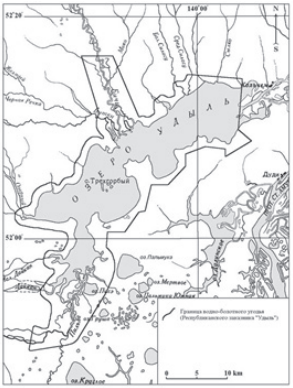


Рис. 2. Карта-схема заказника «Удыль»

Озеро Удыль – одно из крупнейших пресных пойменных озёр Нижнего Амура – главное достояние заказника, местные жители называют его «Удыльское море». Озеро Удыль располагается на Удыль-Кизинской равнине, которая входит в долину Нижнего Амура. Площадь зеркала около 330 кв.км, соединяется с левобережным Амуром протокой Ухта. Северный берег Возвышенный, местами скалистый, южный – низменный, болотистый.

В озеро впадает около 10 небольших рек и речек. Самые крупные из них Бичи и Пильда, длина и площади бассейнов которых составляют соответственно 300 и 137 км, 6290 и 2790 кв.км, остальные притоки озера значительно меньше. Реки – притоки озера Удыль – горные водотоки, они ежегодно вносят в озеро большое количество рыхлого материала, который отлагается в устьях и образует здесь многочисленные островки, заливаемые в период высокого стояния воды. Реки Бичи и Битки в устьях соединены протоками и образуют единую дельту. Озеро хорошо прогревается в тёплый период года и богато планктоном.

На территории заказника произрастает типичная растительность водно-болотного комплекса Нижнего Амура. Широко распространены лиственничные леса.

Материал и методы. Пробы отбирались с 4 по 7 июля 2017 года в основном световыми ловушками в тёмное время суток на 3 станциях в

бассейне оз. Удыль, сборщик – О.В. Куберская, к.б.н., ст.н.с. заповедника «Комсомольский»:

Станция 1. Устье р. Малая Силасу, 4 июля 2017, 23:00−24:20.

Станция 2. Берег оз. Удыль недалеко от мыса Талый берег, 5 июля 2017 г.

Станция 3. Бухта оз. Удыль в районе горы Отдельная, 7 июля 2017 г.

Систематический список водных беспозвоночных заказника «Удыль», включает 52 вида. Из них среди моллюсков отмечено 6 видов из 2 семейств и 3 родов; 8 видов стрекоз из 4 семейств и 8 родов; 4 вида подёнок из 3 семейств и 3 родов, 14 видов ручейников из 7 семейств и 12 родов и 20 видов двукрылых сем. Chironomidae из 2 подсемейств и 16 родов. Понятно, что данный список лишь небольшая часть пресноводной фауны заказника и последующие исследования добавят много новых находок в Летопись природы заказника «Удыль».

Таксоны в систематическом списке расположены в алфавитном порядке как это в последнее время используется в фаунистической литературе.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЗАКАЗНИКА «УДЫЛЬ»

Тип: МОЛЛЮСКИ − MOLLUSCA
Класс: Двустворчатые моллюски − Bivalvia
Отряд: Беззубкообразные – Unioformes
Семейство: Unionidae Rafinesque, 1820

1. *Nodularia amurensis* (Mousson, 1887): озеро Удыль.
Литература: Затравкин, Богатов (1987).
2. *Nodularia schrenki* (Westerlund, 1897): озеро Удыль.
Литература: Затравкин, Богатов (1987).

3. *Sinanodonta amurensis* Moskvicheva 1973: озеро Удыль.
Литература: Затравкин, Богатов (1987).

4. *Sinanodonta likharevi* Moskvicheva, 1973: озеро Удыль.
Литература: Затравкин, Богатов (1987).

Класс: Брюхоногие моллюски − Gastropoda
Отряд: Вивипароподобные − Viviparifomes
Семейство: Amuropaludinidae Kruglov et Pavluchenkova, 1995

5. *Amuropaludina chloantha* (Bourguignat, 1860): озеро Удыль.
Литература: Прозорова, Макаренко, Балан (2014).

6. *Amuropaludina praerosa* (Gerstfeldt, 1859): озеро Удыль.
Литература: Прозорова, Макаренко, Балан (2014).

Тип: ЧЛЕНИСТОНОГИЕ − ARTHROPODA
Класс: Насекомые − Insecta
Отряд: Стрекозы – Odonata

Семейство: Aeshnidae Bianki, 1905

7. *Aeshna crenata* Hagen, 1856: район г. Кади
Литература: Якубович (2007).

8. *Coenagrion lanceolatum* (Selys, 1872): в районе г. Кади и с. Кольччём
Литература: Якубович (2007).

Семейство: Corduliidae Karsch, 1894

9. *Cordulia aenea amurensis* Selys, 1887: в районе г. Кади и с. Кольччём.
Литература: Якубович (2007).

10. *Epitheca bimaculata sibirica* Selys, 1887: в районе с. Кольччём.
Литература: Якубович (2007) (как *Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825)

Семейство: Gomphidae Banks, 1892

11. *Shaogomphus schmidti* (Asahina, 1956): в районе г. Кади; озеро Удыль.

Литература: Якубович (2007) («по-видимому, достаточно часто встречается именно в нижнем течении Амура, достигая на севере как минимум озера Удыль (52° с. ш.)».

12. *Nihonogomphus ruptus* (Selys, 1858): в районе г. Кади,

Литература: Якубович (2007)

Семейство: Libellulidae Stephens, 1836

13. *Leucorrhinia intermedia* Bartenev, 1910: в районе г. Кади

Литература: Якубович (2007)

14. *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758: в районе г. Кади.

Литература: Якубович (2007)

Отряд: Поденки – Ephemeroptera
Семейство: Caenidae Newman, 1853

15. *Brachycercus harrisella* Curtis, 1834: р. Бичи, бассейн оз. Удыль.

Литература: Чернова, 1952 (как *Brachycercus magnus* Tshernova, 1952); Тиунова, Горовая, 2011.

Семейство: Ephemeridae *Latreille*, *1810*

16. *Ephemera* sp. 1

Материал: 1♀ im, Хабаровский край, заказник «Удыль», бухта в районе г. Отдельная, 7 июля 2017, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

17. *Ephemera* sp. 2

Материал: 3 ♀ im, 1♀, sim, Хабаровский край, заказник «Удыль», бухта в районе г. Отдельная, 7 июля 2017, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

Семейство: Ephemerellidae Klapálek, 1909

18. *Ephemerella* sp.

Материал: 6♀ im, Хабаровский край, заказник «Удыль», устье р. Малая Силасу, 4 июля 2017, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

Отряд: Ручейники – Trichoptera
Семейство: Hydropsychidae Curtis, 1835

19. *Amphipsyche proluta* McLachlan, 1872

Материал: 53♂, 123♀, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109, МЦЭМ-111); 3♂, 11♀, оз. Удыль, недалеко от мыса Талый берег, ст. 2, 5 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-110); 116♂, 196♀, бухта в районе горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

20. *Cheumatopsyche chinensis* Martynov, 1934

Материал: 1♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

Замечание: H. Malicky в 2013 синонимизировал данный вид с описанным А.В. Мартыновым же, C*h. amurensis* (Martynov, 1934) (Malicky, 2013). Однако мы считаем, что для утверждения идентичности этих двух видов следует провести молекулярно-генетические и сравнительно-морфологические исследования популяций этих видов из разных регионов обитания.

21. *Cheumatopsyche infascia* Martynov, 1934

Материал: 1♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

22. *Macrostemum radiatum* McLachlan, 1872

Материал: 3♀, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109, МЦЭМ-111); 13♀, оз. Удыль, недалеко от мыса Талый берег, 5 июля 2017, ст. 2, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-110).

Семейство: Hydroptilidae Stephens, 1836

23. Hydroptilidae indet.

Материал: 9♀, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

Семейство: Goeridae Ulmer, 1903

24. *Goera* sp.
Материал: 1♀, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

Семейство: Leptoceridae Leach, 1815

25. *Ceraclea excis*a (Morton, 1904)
Материал: 22♂, 4♀, р. Малая Силасу, устье, 4 июля 2017, ст. 1, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109, МЦЭМ-111).

26. *Ceraclea* sp.
Материал: 1♀, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

27. *Oecetis ochracea* (Curtis, 1825)
Материал: 1♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111); 1♀, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

28. *Setodes amurensis* Martynov, 1935
Материал: 3♂, 4♀, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

Семейство: Phryganeidae Leach, 1815

29. *Hagenella sibirica* (Martynov, 1909)
Материал: 2♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109, МЦЭМ-111).

30. *Oligotricha lapponica* (Hagen, 1864)
Материал: 1♀, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109).

Семейство: Polycentropodidae Ulmer, 1903

31. *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758)

Материал: 1♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111); 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

Семейство: Psychomyiidae Walker, 1852

32. *Paduniella uralensis* Martynov, 1914

Материал: 5♂, 55♀, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109, МЦЭМ-111); 15♀, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

Отряд: Двукрылые – Diptera
Семейство: Chironomidae Newman, 1836
Подсемейство: Chironominae
Триба: Chironomini

33. *Beckidia connexa* Zorina, 2006

Материал: 1♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-109); 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112); 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

34. *Chernovskiia orbicus* (Townes, 1945)

Материал: 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112); 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

35. *Chironomus* sp.

Материал: 2♀, оз. Удыль, недалеко от мыса Талый берег, ст. 2, 5 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-110).

36. *Cryptochironomus* sp.1

Материал: 2♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111); 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

37. *Cryptochironomus* sp.2

Материал: 1♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

38. *Cryptotendipes casuarius* (Townes, 1945)

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

39. *Cyphomella cornea* Saether, 1977

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

40. *Dicrotendipes orientalis* Zorina, 2006

Материал: 2♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

41. *Glyptotendipes pallens* (Meigen, 1804)

Материал: 2♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

42. *Harnischia curtilamellata* (Malloch, 1915)

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

43. *Harnischia japonica* Hashimoto, 1984

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

44. *Kloosia pusilla* (Linaeus, 1767)

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

45. *Microchironomus tener* Kieffer, 1918

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

46. *Polypedilum* (*Pentapedilum*) *sordens* (v.d. Wulp, 1874)

Материал: 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

47. *Polypedilum* (*Tripodura*) *bicrenatum* Kieffer, 1921

Материал: 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

48. *Stenochironomus* sp.

Материал: 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

Триба Tanytarsini

49. *Cladotanytarsus* (*Lenziella*) *bicornutus* Kieffer, 1922

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112, МЦЭМ-113).

50. *Cladotanytarsus* sp.

Материал: 1♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112).

51. *Constempellina brevicosta* (Edwards, 1937)

Материал: 2♂, р. Малая Силасу, устье, ст. 1, 4 июля 2017, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-111).

Подсемейство Orthocladiinae

52. *Cricotopus* sp.

Материал: 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-112); 2♂, оз. Удыль, бухта вблизи горы Отдельная, ст. 3, 7 июля 2018, на свет, сб. О. Куберская (МЦЭМ-113).

Заключение. Таким образом, в настоящее время для фауны заказника «Удыль» можно констатировать 52 вида водных беспозвоночных: 6 видов моллюсков, 8 – стрекоз, 4 – подёнок, 14 – ручейников, 20 видов – двукрылых из сем. Chironomidae. Все указанные виды – обычные виды, характерные для бассейна Среднего и Нижнего Амура. Из них *Harnischia japonica* Hashimoto, 1984 (сем. Chironomidae) − вторая находка вида в Хабаровском крае, ранее вид был отмечен в р. Мачтовая (бассейн р. Амуркан).

Дальнейшие исследования гидрофауны заказника «Удыль», основанные на долговременных, сезонных и тщательных сборах, несомненно принесут новые находки и значительно пополнят данный предварительный фаунистический список.

Литература

[1] *Затравкин М.Н., Богатов В.В.*, 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 153 с.

[2] *Прозорова Л.А., Макаренко В.П., Балан И.В.* Распространение моллюсков-живородок Viviparoidea (Caenogastropoda, Architaenioglossa) в бассейне Амура // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2014. Вып. 6. С. 543−551.

[3] *Тиунова Т.М., Горовая Е.А.* Фауна подёнок (Insecta, Ephemeroptera) Нижнего Амура и его левобережных притоков // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2011. Вып. 5. С. 522−539.

[4] *Чернова О.А.* Подёнки (Ephemeroptera) бассейна р. Амур и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб // Труды Амурской ихтиол. экспедиции. 1952. Т. 3. С. 229–360.

[4] *Якубович В.С.* Новые сведения к фауне стрекоз (Insecta, Odonata) Нижнего Амура // Животный мир Дальнего Востока. 2007. Вып. 6. С. 10−12.

[5] Haritonov A.Yu., Malikova E.I. Odonata of the Russian Far East: A Summary // Odonatologica. 1998. V. 27 (3). P. 375−381.

[5] Malicky, H. Synonyms and possible synonyms of Asiatic Trichoptera / Synonyme und mögliche Synonyme von asiatischen Köcherfliegen // Braueria. 2013. V. 40. P. 41−54.

УДК 595.745

РУЧЕЙНИКИ БАССЕЙНА РЕКИ ГИЗЕЛЬДОН (СЕВЕРНАЯ ОСЕТИЯ)

Регина Алановна ДЗЕСТЕЛОВА, Давид Васильевич КАТАЕВ,
Сослан Рамазанович НОГАЕВ,
Олег Александрович НОВАТОРОВ,
Михаил Игоревич РОМАШКИН
Северо-Осетитинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова,
г. Владикавказ

В настоящем сообщении приводится видовой состав ручейников бассейна реки Гизельдон, рассмотрены вопросы экологии ручейников.
Ключевые слова: *Гизельдон, ручейники, экология.*

THE CADDISFLIES OF THE GIZELDON RIVER BASIN (NORTH OSSETIA)

R.A. DZESTELOVA, D.V. KATAEV, S.R. NOGAEV,
O.A. NOVATOROV, M.I. ROMASKIN

In the present communication gives the species composition of caddisflies of the Gizeldon river basin, the issues of ecology of caddisflies.
Keywords: *Gizeldon, brooks, ecology.*

Введение. Водоемы являются важной составляющей жизнеобеспечения, поэтому охрана и мониторинг состояния водной среды одно из важнейших условий существования жизни. Вода имеет многоцелевое значение, и является «незаменимым экологическим фактором» [1]. Для оценки качества водной среды, выявления последствий антропогенного загрязнения широко применяется биоиндикационный метод, основным инструментом которого служат личинки амфибиотических насекомых, в том числе представители отряда ручейники.

Материал и методы. Река Гизельдон (рис. 1) - правый приток р. Ардон, длина реки – 82 км. Питание реки ледниковое. Нами обследован

правый берег реки Гизельдон и ручьи-притоки, сборы проводились в весенне-летний период и осенью 2016 - 2017 гг. Всего взято 50 количественных проб. При сборе материала мы опирались на методические рекомендации Д.А. Тарноградского, К.К. Попова [2], А.В. Якимова, М.И. Шаповалова, В.Д. Львова, С.К. Черчесовой [3]. Видовой состав трихоптерофауны приведен в таблице 1.

Рис. 1. Река Гизельдон (окрестности с. Гизель, ориг., Дзестелова, 2018)

Результаты и обсуждение. Представители отряда ручейников (Trichoptera) в наших сборах составляет - 83 % от всех собранных нами видов, и объединяет 15 видов, из 5 семейств и 10 родов, большинство которых эндемики Кавказа (8). Видовой состав ручейников представлен в таблице 1.

Таблица 1

Видовой состав ручейников реки Гизельдон

Виды	Река	Ручьи	Жизненная форма
Семейство Limnephilidae			
Anabolia brevipennis Curt.		+	ПСЛ
Limnephilus nigriceps Zett.		+	ПСЛ
Kelgena kelensis Mart.		+	ПСЛ

Potamophylax excisus Mart.		+	ПСЛ
Potamophylax stellatus Curtis	+	+	ПСЛ
Apatania subtilis Mart.		+	Л
Drusus caucasicus Ulmer	+		Л
Семейство Glossosomatidae			
Glossosoma capitatum Mart.	+		Л
Семейство Hydroptilidae			
Hydroptila femoralis Eat.		+	АЛ
Hydroptila forcipata Eat.		+	АЛ
Семейство Hydropsychidae			
Hydropsyche contubernalis Mcl.	+		Л
Hydropsyche martynovi Bot.	+		Л
Hydropsyche angustipennis Curt.	+		Л
Hydropsyche katshalovae Korn.	+		Л
Семейство Rhyacophilidae			
Rhyacophila aliena Mart.	+	-	Л

Среди ручейников, собранных нами в бассейне реки Гизельдон отмечены представители псаммолитореофильной фауны (ПСЛ), типичные литореофилы (Л) и альголитореофилы (АЛ): ПСЛ – встречаются в ручьях, Л и АЛ – как в реке, так и в ручьях, среди которых преобладают литореофильные виды (8 видов). В основном собраны личинки и куколки ручейников. Таксономическое соотношение семейств в отряде представлено на диаграмме (рис. 2).

Вопросы экологии ручейников в бассейне реки Гизельдон: экология ручьевой трихоптерофауны – дно песчано-каменистое, скорость течения 0,2 – 0,3 м/сек, значения летней температуры воды в пределах 7-13°С, глубина потока – 0,1-0,3 м. Плотность ручейников в ручьях – 150 экз./м^2.

Экология речных видов – скорость течения воды 0,6 – 1,5 м/сек, в прибрежной части реки скорость составляла 0,4 м/сек, летняя температура воды в пределах 6 - 13°С, глубина потока –0,2 - 0,6 м. Численность ручейников в реке 60 экземпляров на 1 м^2.

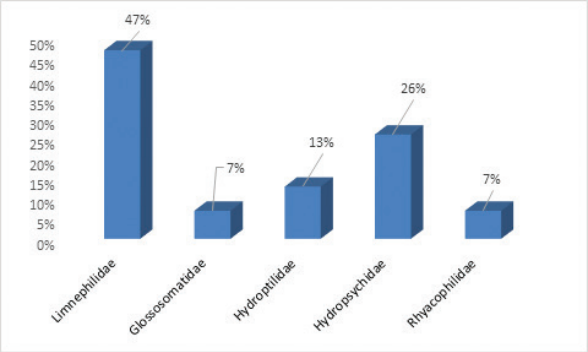


Рис. 2. Диаграмма таксономического соотношения семейств в отряде ручейники

В целом для реки установлено 6 видов из отряда ручейников, среди которых наиболее распространен вид *Hydropsyche contubernalis* (собрано 27 экземпляров), чего мы не можем сказать о таких видах, как *Drusus caucasicus, Hydropsyche katshalovae* – их можно отнести к категории редких, если не случайных (по 2 личинки каждого вида). Для ручья отмечено 9 видов, среди них типичный представитель ручьевой фауны *Apatania subtilis* (собрано более 500 экземпляров личинок и куколок); к редким мы отнесли такие виды, как *Potamaphylax excisus, Hydroptila femoralis, Hydroptila focipata*.

Следует также констатировать, что каменистый и песчано-каменистый субстрат отличаются наибольшим богатством фауны, в составе которой ведущая роль принадлежит отряду ручейники.

Таким образом, в ходе проведенных нами исследований установлены гидрологические особенности условия развития трихоптерофауны в бассейне реки Гизельдон, выявлены наиболее предпочтительные биотопы (каменистый и каменисто-песчаный), приведен видовой состав трихоптерофауны. Формирование изученных в бассейне реки Гизельдон биотопов сопряжено с режимом стока водоемов, температурой воды, однако большинство зарегистрированных видов являются реофильными, что характерно для фауны горных водотоков Кавказа.

Литература

[1] *Тарноградский Д.А., Попов К.К.* Краткая инструкция по сбору животных и растительных организмов в горных районах Северного Кавказа. Орджоникидзе, 1933. 12 с.

[2] *Черчесова С.К.* Мониторинг сообществ амфибиотических насекомых (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) бассейна реки Терек в условиях антропогенного воздействия. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва, 2004.

[3] *Якимов А.В., Шаповалов М.И., Львов В., Черчесова С.К.* О методике сбора бентоса в горных малых реках и ручьях Кавказа / В сборнике: Гидроэнтомология в России и сопредельных странах. Материалы V Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Борок. - 2013. - С. 247-250.

УДК 565.745

РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA) БАССЕЙНА РЕКИ УС, ЗАПАДНЫЙ САЯН

Валентин Владимирович ЗАИКА
Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН,
Республика Тыва, г. Кызыл. e-mail: odonta@mail.ru

Приводится список 26 видов ручейников (Insecta, Ectognatha, Trichoptera) реки Ус бассейн которой расположен на южном макросклоне Западного Саяна. Из них 3 вида и 2 рода являются новыми для Алтае-Саянского экорегиона.

Ключевые слова: *фауна, Trichoptera, Западный Саян, река Ус.*

THE CADDIS FLIES (TRICHOPTERA) OF US RIVER BASIN, OF THE WESTERN SAYAN

V.V. ZAIKA

The list of kinds of caddis flies (Insecta, Ectognatha, Trichoptera) of Us River basin, of the Western Sayan. Of these 3 species, 2 genera are new to the Altai-Sayan ecoregion.

Keywords: *fauna, Trichoptera, Western Sayan, River Us.*

Введение. Первые сведения о трихоптерофауне Алтае-Саянской горной страны относятся к началу прошлого века и связано с именами А.В. Мартынова [1, 2, 3] и С.Г. Лепневой [4, 5, 6, 7, 8]. Однако, их исследования относились только к части этой огромной территории. И в первую очередь к собственно Алтаю. После их работ последовал большой почти шестидесятилетний перерыв в изучении ручейников Алтае-Саян. Лишь в последнее время появились работы, в которых отражена информация о видовом разнообразии ручейников горных потоков Алтае-Саянского региона: В.В. Заики [9,10], С.В. Драгана [11], Н.С. Батуриной [12]. Однако водотоки южного макросклона Западного Саяна оказались не исследованными.

Следует отметить, что горные хребты, как известно, являются естественными границами для распространения насекомых, в первую

очередь со слабым полетом. Поэтому было интересно установить насколько горные хребты Алтае-Саян выполняют изолирующую роль для распространения ручейников водных экосистем таких сопряженных территорий как Горный Алтай, Тува (бассейн Верхнего Енисея) и Хакасия (бассейн р. Абакан) и насколько сходны их трихоптерофауны.

Физико-географическая характеристика района исследований. Южный макросклон Западного Саяна, связанный с Тувинской межгорной котловиной, характеризуется менее влажным и более континентальным климатом, по сравнению с северным макросклоном. Зима продолжительная и холодная. Склоны Западного Саяна имеют хорошо развитую сеть горных водотоков разного ранга: от ручьев до крупных рек. На южном макросклоне Западного Саяна выделяется одна из таких крупных рек Ус (вдоль которой проходит известный Усинский тракт, ведущий из Красноярского края в Туву). Ус — один из крупных правых притоков р. Енисей. Он берёт свое начало в Западном Саяне и течёт на юго-запад в межгорной Усинской котловине. Замерзает в ноябре, вскрывается в апреле-начале мая.

Исследованиями было охвачено среднее течение р. Ус. Питание реки смешанное — весной от таяния снега, летом от атмосферных осадков и таяния мерзлоты.

Метаритраль р. Ус, на протяжении исследованного участка находится на высоте около 900 м н.у.м. и являет собой типичную горную реку с шириной русла 10-20 метров и глубинами в летний период до 2 метров в центральной части и скоростями 1-2м/сек.

Материалы и методы исследований. В основу данной работы положены сборы автора за период 2013-2017г.г. в бассейне реки Ус. Было собрано 319 особей из 26 видов ручейников, в том числе 316 имаго и 3 личинки.

Личинки собирались по общепринятым гидробиологическим методикам для горных рек. Взрослые ручейники отлавливались на свет ультрафиолетовой лампы.

Личинки ручейников определялись по работе В.Д. Иванова с соавторами [13] и С.Г. Лепневой [14,15], а имаго по Определителю насекомых Дальнего Востока России [16]. Для сравнения фаун сопредельных территорий использовался индекс Соренсена-Чекановского. Списки видов ручейников, использованные для сравнения, взяты из работ: для

Восточного Саяна в рамках бассейна Верхнего Енисея [10], для бассейна Абакана [11], для Северного Алтая и северного макросклона Западного Саяна [12].

Результаты исследования. За пятилетний период исследований было обнаружено 26 видов ручейников относящихся к 11 семействам. Из них 3 вида были определены только до рода (самки из некоторых семейств трудно определимы до вида, а иногда и до рода) и 1 только до семейства. В ниже приведенном списке звездочками отмечены виды, которые ранее не были указаны для поверхностных вод Алтае-Саян.

Список видов веснянок бассейна реки Ус
(Западный Саян, южный макросклон)

Rhyacophilidae: *Hydatophylax soldatovi* (Mart.)*, *Rhyacophila impar* Mart., *Rh. sibirica* Mcl., *Rh. angulata* Mart., *Rh. lata* Mart., *Rh. narva* Navas. ;

Glossosomatidae: *Agapetus* sp., Electragapetus* sp?, Glossoma altaika Mart., G. intermedia* Klap., *G. ussuricum* (Mart.),

Arctopsychidae: *Arctopsyche ladogensis* (Kol.);

Hydropsychidae: *Ceratopsyche nevae* (Kol.)

Psychomyiidae: *Psychomia flavida* Hag.?

Phryganeidae *gen.?*

Brachycentridae: *Brachycentrus (Oligoplectrodes) americanus* Banks; *Micrasema sp.?*

Limnephilidae: *Annitella obscurata* (Mcl.) *Dicosmoecus palatus Mcl., Potamophylax latipennis* (Curt.), *Limnephilus rhombicus* L.

Apataniidae: *Apatania stigmatella* (Zett.),

Lepidostomatidae: *Goerodes aldarbanus* Ulmer*., *G. elongatus* Mart*.

Leptoceridae: *Ceraclea excisa* (Mort.), *Ceraclea annulicornis* Steph.

Обсуждение результатов. Как видно из приведенного списка, наибольшее количество видов представлено в семействе Rhyacophilidae, что вполне понятно, поскольку именно в этом семействе сосредоточены реофильные виды ручейников, что и отражено в самом названии семейства. Вторым по численности является семейство Limnephilidae, что также закономерно — в этом многочисленном семействе представлен наибольший спектр биотопического разнообразия мест обитания ручейников.

Самым распространенным и массовым видом оказался *Brachycentrus americanus,* численность которого достигала до 80 особей на одни ловушкосутки в период массового выплода. Это подтверждается и данными по концентрации личинок в потоках.

У четырех видов: *Arctopsyche ladogensis, Apatania stigmatella, Goerodes elongatus* и *Hydatophylax soldatovi* численность колебалась в пределах 20-30 особей на одни ловушкосутки. Остальные виды встречены в единичных экземплярах. Интересно, что последние два вида оказались сравнительно многочисленными, но до настоящего времени не были обнаружены.

При сравнении наших данных с известными списками видов с сопредельных территорий наибольшее сходство фауны ручейников реки Ус оказалось с бассейном Верхнего Енисея, относящегося к южному макросклону Восточного Саяна — 0.36, затем с северным макросклоном Западного Саяна — 0.34 и почти столько же с бассейном р. Абакан. Этот анализ позволяет предположить, что Западный Саян является своеобразным барьером, определяющим различие фаун бассейнов рек стекающих на север и рек, текущих на юг по его южному макросклону.

Наличие 3 видов и 2 родов ручейников в бассейне реки Ус, не обнаруженных раннее на территории Алтае-Саянского экорегиона, указывает на оригинальность фауны этого водотока.

Литература

[1] *Мартынов А.В.* Trichoptera Сибири и прилежащих местностей. Ежегод. Зоологического музея АН, 1910, Ч.II , т.15, с.351-429.

[2] *Мартынов А.В.* Trichoptera Сибири и прилежащих местностей 4. – IV. Подсемейства Limnophilidae // Ежег. Зоол. музея АН, 1914, – т. 19. – с. 173-285.

[3] *Мартынов А.В.* Заметки о ручейниках (Trichoptera) Минусинского края // Ежегодник государственного музея им. Мартьянова в Минусинске, 1924. – Т. 2. – Вып. 3. – С.62-98.

[4] *Лепнева С.Г.* Донная фауна горных озер района Телецкого озера // Исследования озер СССР. — Л., 1933. – вып. 3. – С. 135-169.

[5] *Лепнева С.Г.* Личинки ручейников бассейна Енисея // Изв. биол.-геогр. НИИ при Иркутск. ун-те. — Иркутск, 1948. — Т. 10. — В. 2. — С. 60–99.

[6] *Лепнёва С.Г.* К вопросу об экологической классификации ручейников текучих вод // Энтомологическое обозрение – 1949. – Т. XXX. – No. 3-4. – С. 253-265.

[7] *Лепнёва С.Г.* Личинки ручейников района Телецкого озера // Труды Зоологического института АН СССР, 1949. – Т. VII. –Вып. 4. – С. 159-192.

[8] *Лепнева С.Г.* Личинки ручейников бассейна р. Чульчи // Тр. Томского ун-та, 1950. – т. III. – С. 119-126.

[9] *Заика В.В.* Ручейники (Insecta, Trichoptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразиатский энтомологический журнал. 2009. №8. Вып.2. С. 245-248.

[10] *Заика В.В.* Фауна и население амфибионтных насекомых (Insecta, Ectognatha: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptrera, Odonata) водотоков Алтае-Саянской горной страны. Диссертация ... доктора биологических наук. 2012. Томск. 386 с.

[11] *Dragan S.V.* To the Fauna of Caddisflies (Insecta, Trichoptera) Abakan river Basin // Вестник Хакасского государственного университета. 2013. № 5. С.7-11.

[12] *Батурина Н.С.* Сообщества донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна. Диссертация…кандидата биологических наук. Новосибирск. 2015. 200 с.

[13] *Иванов В.Д., Григоренко В.Н., Арефина Т.И.* Trichoptera —Ручейники // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2001. – Т. 5. – С. 8-72, 388-455.

[14] *Лепнева С.Г.* Ручейники. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia) // Фауна СССР — М.–Л.: Наука, 1964. — Т. II. — В. 1. — 560 с.

[15] *Лепнева С.Г.* Ручейники. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integripalpia) // Фауна СССР — М.; Л.: Наука, 1966. — Т. II. — В. 2. — 560 с.

[16] Определитель насекомых Дальнего Востока России // Ручейники и чешуекрылые, 1997. — Т. V. — Ч. 1. — 540 с.

УДК 595.745:574.5(234.83)

РУЧЕЙНИКИ (INSECTA: TRICHOPTERA) РЕК СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИМАНСКОГО КРЯЖА

Ольга Александровна ЛОСКУТОВА,
Юлия Сергеевна РАФИКОВА
Институт биологии Коми научного центра УрО РАН,
e-mail: loskutova@ib.komisc.ru

Представлены результаты исследований фауны ручейников рек Северного Тимана. По собственным и литературным данным о бентосе и составе пищи рыб зарегистрировано 35 видов, приводится их список. Наиболее богаты видами семейства Limnephilidae и Leptoceridae. Указаны доминирующие виды, доля ручейников в составе зообентоса, приведены их количественные характеристики. К имеющемуся ранее списку ручейников Северного Тимана добавлено пять видов.

Ключевые слова: *ручейники, Северный Тиман, зообентос, реки, ручьи.*

THE CADDISFLIES (INSECTA: TRICHOPTERA) OF THE RIVERS OF THE NORTHERN PART OF THE TIMAN RIDGE

O.A. LOSKUTOVA, J.S. RAFIKOVA

The results of studies of the caddis fly fauna from the Northern Timan Rivers are presented. According to own and literary data from benthos and fish food 35 species are registered. The dominant species, the proportion of trichopteran larva in the composition of zoobenthos are indicated, their quantitative characteristics are given. In total 63 caddis fly species have been established from Timan rivers, five species have been added to the previously available list.

Key words: *caddisflies, Northern Timan, zoobenthos, rivers, streams.*

Введение. Несмотря на длительное изучение фауны амфибиотических насекомых Урала и Тимана, арктические горные районы европейской части России требуют более детальных исследований. Тиманский кряж представляет собой сглаженный хребет длиной 950 км с отдельными невысокими грядами, расположенный на северо-востоке Восточ-

но-Европейской равнины. Кряж протягивается от Чешской губы Ледовитого океана до истоков р. Вычегды в предгорьях Урала. В Тиманском кряже выделяют северную, среднюю и южную части. Северный Тиман представляет пологую возвышенность, состоящую из четырех гряд, высота которых достигает 303 м. С восточных склонов северной части Тиманского хребта стекает река Сула, которая прорезает Тиманский кряж и течет с запада на восток до р. Печора, впадая на 41 км от ее устья в протоку Борщевый Шар. Северная часть Тимана находится в зоне тундры и лесотундры. По древней долине Сулы тайга проникает далеко на север, образуя уникальный таежный оазис в тундре. В верховьях река покрыта сплошным «ковром» нардосмии. Ширина реки в верховьях 5-10 метров, глубина до двух метров. Грунты на быстрых перекатах валунно-галечные, на плесах – песчаные с наносами детрита. Донные отложения часто покрыты нитчатыми или сине-зелеными водорослями. Верховья р. Сула – малонаселенный труднодоступный район, ранее гидробиологами и энтомологами неисследованный. Этим обстоятельством был обусловлен выбор района исследований. В литературе имеются сведения о ручейниках рек бассейна Цильмы, расположенных в южной части Северного Тимана [1].

Объекты и методы исследования. Ручейники изучены нами в составе зообентоса р. Сула. Отбор проб проведен в верховьях реки 7-23 июля 2016 г. Температура воздуха в период работ составляла 22-30°С, вода прогревалась от 18 до 23°С. Лишь в небольших ручейках, стекающих с береговых склонов, температура воды была около 3-5 градусов. Отбор и камеральную обработку проб зообентоса проводили по стандартным методикам, принятым в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН [2]. При отборе проб с поверхности грунта использовали гидробиологический скребок с мешком из мельничного газа с ячеей 0.23 мм, площадь отбора составляла 30х30 см^2. Всего было собрано и обработано 30 проб зообентоса. Одновременно с отбором проб зообентоса осуществляли сбор личинок и куколок ручейников водным сачком и вручную. Для определения ручейников использовали определители [3, 4, 5, 6].

Результаты и их обсуждение. Личинки и куколки ручейников составляли незначительную долю в общей численности зообентоса русла р. Сула и ее притоков, однако играли заметную роль в биомассе

(табл. 1). Для рек бассейна Цильмы В.Н. Шубина [1] указывает значительно более высокую численность (1,7-7,6 тыс.экз./м^2) и биомассу (0,2-5,5 г/м^2) ручейников. Особенно велика доля ручейников р. Сула в биомассе бентоса ручьев. Количественное развитие ручейников на перекатах значительно выше такового на плесах. На перекатах численность и биомасса личинок составила 0,9±0,3 тыс. экз./м^2 и 1,5±0,6 г/м^2, на плесах – 0,04±0,01 тыс. экз./м^2 и 0,009±0,003 г/м^2. Наиболее многочисленными на перекатах были *Arctopsyche ladogensis*, Ceraclea sp. juv., Hydroptila sp; на плесах – *Apatania crymophila*, *C. annulicornis*. Наибольшая численность и биомасса ручейников зарегистрирована в русле реки на валунах с водорослевыми обрастаниями – 2,6 тыс. экз./м^2 и 3,3 г/м^2, а наименьшая – 0,01 тыс. экз./м^2 и 0,002 г/м^2 на галечном грунте без обрастаний.

Таблица 1

Средние численность и биомасса личинок ручейников и их доля в общей численности и биомассе зообентоса верховьев р. Сула (7-23.07.2016 г.)

	Средняя численность		**Средняя биомасса**	
	экз./м^2	**доля, %**	**мг/м^2**	**доля, %**
Русло реки	300	1,0	398,7	14,9
Ручьи	184,6	2,7	1194,6	45,6
Курьи	27,8	<0,1	32,7	1,1

В бассейне р. Сула выявлено 19 видов и форм (надвидовых таксонов) ручейников (табл. 2). Наиболее представлены в реках ручейники семейств Limnephilidae и Leptoceridae.

Таблица 2

Состав и распределение ручейников в бассейнах рек Сулла и Цильма (Северный Тиман)

Семейство, вид	**Бассейн р. Сула**			**Бассейн р. Цильма***	
	Русло	**Ручьи**	**Курьи**	**русла рек**	**пища рыб**
Rhyacophilidae					
Rhyacophila nubila Zetterstedt	+	–	–	+	–
Glossosomatidae					
Mystrophora (*Glossosoma?*) sp.	–	–	–	+	+
Hydroptilidae					
Hydroptila sp.	+	+	+	+	–
Oxyethira sp.	+	–	–	+	–
Arctopsychidae					
Arctopsyche ladogensis (Kolenati)	+	–	–	+	+
Hydropsychidae					
Hydropsyche newae Kolenati	–	–	–	+	–
H. pellucidula (Curtis)	–	–	–	+	+
Hydropsyche sp., juv.	–	–	–	+	+
Polycentropodidae					
Polycentropus flavomaculatus (Pictet)	+	+	–	–	+
Psychomyiidae					

Семейство, вид	Бассейн р. Сула			Бассейн р. Цильма*	
	Русло	Ручьи	Курьи	русла рек	пища рыб
Psychomyia pusilla (Fabricius)	–	–	–	+	+
Phryganeidae					
Agrypnia sp.	–	–	+	–	–
Oligotricha striata (L.)	–	–	–	–	+
Semblis atrata (Gmelin)	–	–	–	–	+
S. phalaenoides (Linnaeus)	–	–	–	–	+
Brachycentridae					
Brachycentrus subnubilus Curtis	–	–	–	+	+
Micrasema sp.	+	–	–	+	+
Apataniidae					
Apatania crymophila McLachlan	+	–	–	–	–
Apatania sp.	–	–	–	+	+
Limnephilidae					
Limnephilus nigriceps (Zetterstedt)	–	–	+	–	–
L. flavicornis (Fabricius)	–	–	+	–	–
Limnephilus sp.	–	–	–	–	+
Anabolia laevis (Zetterstedt)	+	–	–	–	–
Potamophylax latipennis (stellatus) (Curtis)	–	–	–	–	+
Halesus radiatus (Curtis)	–	–	–	–	+

Семейство, вид	**Бассейн р. Сула**			**Бассейн р. Цильма***	
	Русло	**Ручьи**	**Курьи**	**русла рек**	**пища рыб**
H. tesselatus (Rambur)	+	–	–	–	–
Chaetopterygopsis maclachlani Stein	–	+	–	–	–
Annitella obscurata (McLachlan)	+	+	–	–	–
Goeridae					
Goera sajanensis? Mart.	–	–	–	–	+
Lepidostomatidae					
Lepidostoma hirtum (Fabricius)	+	–	–	+	+
Leptoceridae					
Athripsodes bilineatus (Linnaeus)	–	–	–	+	+
Athripsodes sp.	+	–	–	–	–
Ceraclea annulicornis (Stephens)	+	+	–	+	–
C. nigronervosa (Retzius)	–	–	+	–	–
Ceraclea juv.	+	+	–	–	–
Sericostomatidae					
Notidobia ciliaris (Linnaeus)	–	–	–	–	+
Всего:	14	6	5	15	19

Примечание. Использованы данные из монографии [2].

В русле реки наиболее массовыми были *A. ladogensis* (45% всех ручейников), *C. annulicornis* (15%), Hydroptila juv. (10%). В ручьях доминировали *Potamophylax flavomaculatus* и *Annitella obscurata*. В курьях встречены единично личинки сем. Limnephilidae: *Limnephilus flavicornis* и *L. nigriceps*. В губке из курьи обнаружен ручейник *Ceraclea nigronervosa*. Этот ручейник является фито- и детритофагом, обитает в пресноводных губках, предпочитает чистые реки.

Ранее для зообентоса р. Цильма с притоками указывалось 15 видов и форм, 19 было определено из питания рыб (табл. 2). На сегодняшний день фауна ручейников Северного Тимана включает 35 видов и форм, добавлено к имеющемуся ранее списку [1] пять видов. Всего в реках Тимана на сегодняшний день установлен 63 вида и формы ручейников.

Выявленные на Северном Тимане виды ручейников имеют различное географическое распространение. Основу фауны формирует группа широкоареальных видов. Наибольшее значение имеют палеарктические виды (48%). На долю видов с европейским распространением приходится 24%. В сибирско-североевропейский комплекс видов входят *A. ladogensis*, *H. newae*, A. *crymophila* и *C. maclachlani*.

Заключение. В реках Северного Тимана личинки и куколки ручейников в летнее время составляют значительную долю в биомассе зообентоса, особенно в ручьях, несмотря на невысокую численность. Наиболее представлены в фауне виды семейств Limnephilidae и Leptoceridae. Большая часть видов имеет широкие ареалы. Наряду с европейскими, встречаются виды с сибирско-североевропейским распространением. По литературным и собственным данным фауна ручейников Северного Тимана включает на сегодняшний день 35 видов и форм.

Работа выполнена в рамках Комплексной программы УрО РАН по теме «Биоразнообразие беспозвоночных в экстремальных природно-климатических условиях Субарктики (Урала и Предуралья)» № 18-9-4-5, № гос. регистрации АААА-А18-118011390005-9.

Литература

[1] *Шубина В.Н.* Ручейники (Trichoptera) водоемов Печорского бассейна: монография. СПб.: Наука, 2012. 183 с.

[2] *Шубина В.Н.* Бентос лососевых рек Урала и Тиммана: монография. СПб.: Наука, 2006. 401 с.

[3] *Лепнева С.Г.* Ручейники: в 2 т. М.; Л.: Наука, 1964. 560 с. (Фауна СССР; Нов. сер., № 88. Т. 2, вып. 1).

[4] Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 511 с.

[5] Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокурылые). Под общ. ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2001. 836 с.

[6] *Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С.* Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра европейской России. 4-е изд., М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 219 с.

УДК 495.475

РУЧЕЙНИКИ РЕКИ АРХОНДОН (БАССЕЙН РЕКИ ТЕРЕК)

Тамара Тамбиевна МАРЗОЕВА,
Людмила Леонидовна ЦИБИРОВА,
Зарина Казбековна ЦАГАЕВА, Ия Эдиковна ДЖИОЕВА
Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова,
г. Владикавказ, e-mail: iya.osetia@yandex.ru

В статье рассмотрены особенности распространения ручейников в реке Архондон.

Ключевые слова: *ручейники, река Архондон, распространение.*

THE CADDISFLIES OF THE RIVER ARKHONDON (THE TEREK RIVER BASIN)

T.T. MARZOEVA, L.L. TSIBIROVA,
I.E. DZIOEVA, Z.K.TSAGAEVA

In article features of distribution of caddis flies in the Arkhondon river are considered.

Keywords: *caddis flies, Arkhondon River, distribution.*

Введение. Увеличение антропогенного пресса на пресноводные экосистемы, приводит к изменению качественного и количественного состава фауны, поэтому изучение динамики видового состава, плотности и распространения бентосных беспозвоночных животных, в том числе ручейников, приобретает особую актуальность. Наше внимание в этом аспекте привлекла малая горная река Архондон, которая принадлежит бассейну реки Ардон.

Материал и методы. Наши исследования реки Архондон проводились в основном летом (2016-2017гг.), река пройдена от истоков до устья. Река Архондон – правый приток реки Ардон, истоки реки расположены на северо-западных склонах Тепли-Архонского горного мас-

сива на высоте 4 431 м над уровнем моря, устье реки расположено на высоте 910 м над уровнем моря. Река течет по Архондонскому ущелью длиною 15 км. В нижнем течении река Архондон принимает несколько притоков. Длина реки составляет 14 км, ширина дна ущелья, по которому течет Архондон, не превышает 10 м [1]. Берега реки обрывистые, сложены твердыми кристаллическими породами. Площадь водосборного бассейна - 50,7 км². Всего установлено 9 станций и взято 36 проб, количество собранных личинок, куколок и имаго – 1311 экземпляров.

Результаты и обсуждение. Особенности гидрологии исследованного потока. Высокая скорость течения на всем протяжении (1-3 м/сек) и глубина потока – 0,2-0,5 м, создавали определенные сложности при сборе материала. Русло реки порожистое, сложено крупными валунами. Ширина обследованного нами русла – 5 - 6 м, вода чистая, приобретает молочный цвет на перекатах. Летняя температура воды в верхнем течении - 6^0С, в устье - 12^0С. Следует отметить, что ущелье Архондон – узкий каньон, высота отвесных склонов – 1500 м, на склонах редколесье из сосны и березы.

Рис. 1. Река Архондон

Камеральная обработка собранного материала позволила установить видовой состав и структуру амфибионтной фауны р. Архондон, всего нами зарегистрировано 53 вида, большинство из которых принадлежит классу насекомых (94%), на долю бокоплавов и водных клещей прихо-

дится 6%. Отряд ручейники представлен семействами Rhyacophilidae, Hydropsychidae, Limnephilidae, Glossosomatidae, Apataniidae. По числу видов доминируют ручейники семейств Rhyacophilidae, Hydropsychidae, семейство Glossosomatidae – по встречаемости. Количественное соотношение основных групп зообентоса р. Архондон представлен на диаграмме (рис. 2).

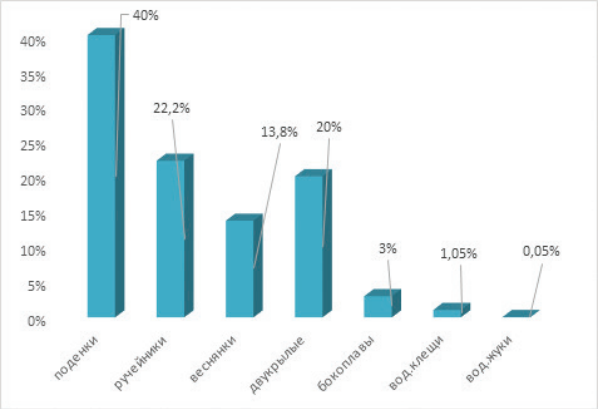


Рис. 2. Соотношение основных групп зообентоса р. Архондон

Распределение ручейников по семействам отражено на диаграмме 2 (рис.3): Rhyacophilidae – 35%, Hydropsychidae – 29%, Limnephilidae – 24%, Glossosomatidae – 6%, Apataniidae – 6%. Наибольшая численность – 150 – 300 экз./м^2 отмечена для ручейников *Glossosoma capitatum* Mart.

Полученные материалы говорят о высоком фаунистическом спектре населения реки Ахсаудон, в составе бентоса для отряда ручейники (Trichoptera) зарегистрировано 17 видов, поденок (Ephemeroptera) – 13 видов, веснянок (Plecoptera) – 7 видов, двукрылых (Diptera) - 12 видов, водных клещей (Hydracarina) – 2 вида, бокоплавы (Amphipoda) – 1вид, жесткокрылые (Coleoptera) – 1 вид.

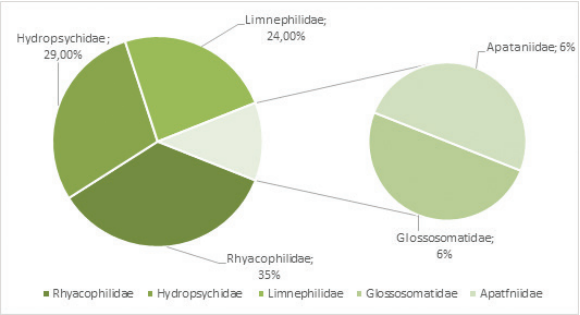


Рис. 3. Таксономический вес семейств отряда ручейников

Заключение. Река Архондон – малая горная река, население исследованного водотока принадлежат в основном к литореофильному комплексу. Эти данные подтверждают зависимость распространения амфибионтной фауны от абиотических составляющих среды – наибольшая концентрация бентосных организмов отмечается в бассейне Терека в малых горных реках и ручьях. Однако следует учитывать и тот факт, что для развития (преимагинального онтогенеза) ручейников нужна температура выше 5^0C (установленная нами температура в истоках реки составляла 6^0C). В составе отряды нами установены узкие стенотермы (2 вида), которые развиваются на участках реки с бурным течением (1,5-2 м/сек), t воды – 6 - 9^0C (*Rhyacophila forcipulata* и *Rh. fasciata*), в этой группе также выделены наиболее типичные виды в семействе риакофилид – вид *Rh. cupressorum*; в то время как - *Rh. forcipulata* в наших сборах редкий, наконец, вид Glossosoma capitatum – можно считать эврибионтным (характерен, как для рек с ледниковым питанием, так и для водотоков с грунтово-атмосферным питанием, мы отмечаем его практически во всех водотоках бассейна р. Терек. Отдельные представители отряда, встречаются только в среднем и нижнем течении водотока (t – 10-12^0C) - представители семейства Hydropsychidae (*H. angustipennis* и *H. contubernalis*).

Изучение ручейников Кавказа, особенно малых горных водотоков, остается актуальным при проведении природоохранного мониторинга водных ресурсов (индикаторы состояния водной среды), и сохранения «редких, неизвестных еще науке формах гидробионтов» [2,3].

Литература

[1] *Тавасиев Р.А.* О генезисе брекчий Архонского ущелья // Вестник Владикавказского научного центра РАН. Т. 4. Владикавказ, - 2011. - С. 44-48

[2] *Корноухова И.И.* Вопросы охраны водоемов и редких видов ручейников (Trichoptera) на Кавказе // Редкие и исчезающие виды растений и животных: тез. науч.-практ. конф. Ставрополь, 1986. - С. 104–105.

[2] *Цибирова Л.Л., Хаблиева А.А., Компанцев А.А., Черчесова С.К.* Вопросы охраны малых горных рек РСО-Алания (река Ахсаудон, бассейн Терека) // Вестник Тамбовского университета. Естественные и технические науки. 2017. - Т. 22, вып. 5. - С.1031-1034.

УДК 595.745(471.65)

РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA) В СОСТАВЕ ЗООБЕНТОСА ВОДОТОКОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

Максим Алексеевич МУКАГОВ, Антон Александрович КОМПАНЦЕВ, Манана Николаевна ШИОЛАШВИЛИ
Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова, г. Владикавказ; e-mail: Maksmukagov82@gmail.ru; anton01060@mail.ru; Компания «Хеликон» (г. Москва), manana_gursa@mail.ru

В статье представлены данные видового состава и распространения ручейников в водоемах северных склонов Центрального Кавказа.

Ключевые слова: *ручейники, северный склон, Центральный Кавказ.*

THE CADDISFLIES (TRICHOPTERA) IN THE COMPOSITION OF THE ZOOBENTHOS COMMUNITIES OF STREAMS OF THE CENTRAL CAUCASUS (NORTH OSSETIAN STATE UNIVERSITY, VLADIKAVKAZ)

M.M. MUKAGOV, A.A. KOMPANTSEV, M.N. SHIOLASHVILI

The article presents data on the species composition and distribution of caddis flies in the northern slopes of the Central Caucasus.

Keyword*: caddis flies, northern slope, Central Caucasus.*

Введение. Насекомые, в частности представители отряда ручейников, личинки которых обитают в пресных водотоках, имеют достаточно высокое значение количественных и качественных показателей, что позволяет им занимать высокий иерархический статус в гидробиоценозах Центрального Кавказа (бассейн Терека). Большинство представителей отряда Trichoptera можно отнести к достоверным маркёрам, видовой спектр и биомасса которых служат надежными показателями состояния рек исследуемого региона. Исходя из этого мы поставили перед собой цель – оценить таксономический вес отряда Trichoptera в составе зообентоса, и выявить наиболее оптимальные для развития водных фаз условия в водотоках ЦК.

Материал и методы. Для выполнении гидробиологических исследований использовались стандартные методы сбора зообентоса (в частности - ручной сбор); привлечены авторские сборы в бассейне реки Терек, проведенные в 2014 - 2017 гг., коллекционные фонды музея кафедры зоологии и биоэкологии СОГУ, а также материалы лаборатории пресноводных сообществ «Запкаспрыбвод», которые были любезно предоставлены начальником ОСП КБРО Якимовым А.В., которому мы выражаем свою благодарность. Всего собрано и обработано 310 количественных и качественных проб бентоса (более 9 тысяч экземпляров бентосных организмов). В ходе камеральной обработки материала установлено доминирующее положение представителей класса насекомых (Insecta), которые составляют более 90% всех представителей донных организмов. Места сбора материала на территории КБР и РСО-Алания приведен на рисунке 1.

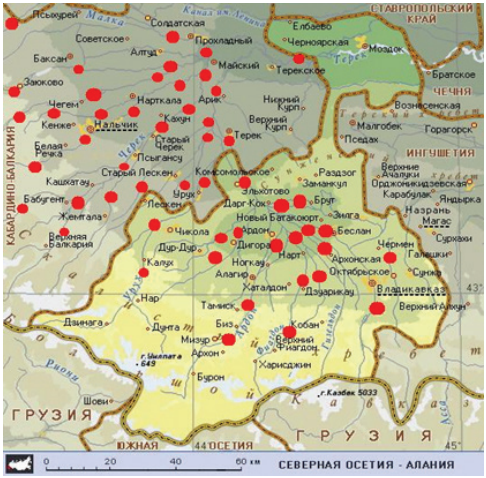


Рис. 1. Места сбора материала

Результаты и обсуждение. Анализируя данные, приведенные в работах ряда авторов [1,2,3,4], нами установлено, что несмотря на разницу качественных сборов: И.И. Корноухова для бассейна р. Терек указывает 153 вида [5]; С.К. Черчесова – 72 вида [6]; в нашей работе указано 18 видов ручейников, соотношение подотрядов у всех авторов одинаково.

Основная масса ручейников принадлежит подотряду Annulipalpia, который объединяет семейства Hydropsychidae, Rhyacophilidae, Philopotamidae, Hydroptilidae, Glossosomatidae, Psychomiidae, Polycentropodidae (7 семейств); подотряд Integripalpia - семейства Limnephilidae, Lepidostomatidae, Phrygoneidae, Beraeidae, Apataniidae, Leptoceridae (6 семейств).

В наших сборах ручейники представлены 18 видами, объединёнными 12-ю родами и 9-ю семействами. Подотряд Annulipalpia составляет 56% от общего числа видов: семейство Hydropsychidae и Rhyacophilidae – по 17%, семейство Philopotamidae – 11 %, Hydroptilidae и Glossosomatidae – по 6%. Представители семейств Psychomiidae и Polycentropodidae нами не найдены; подотряд Integripalpia составляет 44%, ему принадлежат семейства Limnephilidae – 22%, Lepidostomatidae – 11%, Apataniidae, Leptoceridae – по 6%. Семейства Phrygoneidae и Beraeidae нами не зарегистрированы.

Процентное соотношения семейств в подотрядах ручейников представлен на диаграммах 1,2).

Диаграмма 1

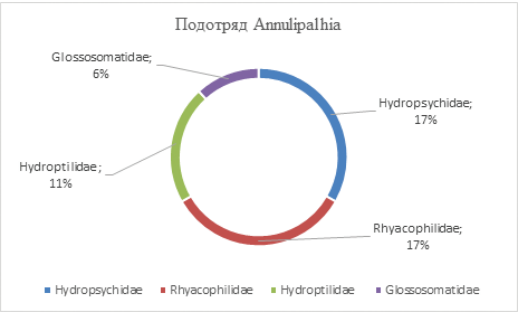


Рис. 1. Диаграмма процентного соотношения семейств в подотряде Annulipalpia

Диаграмма 2

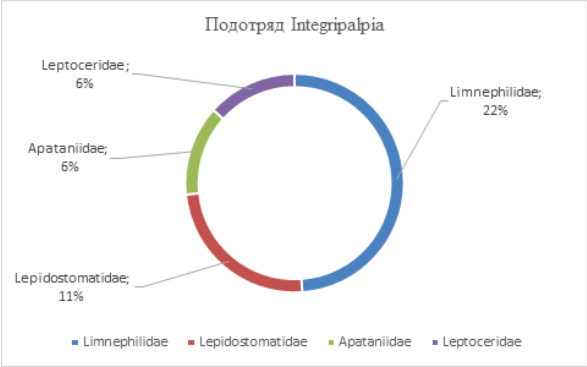


Рис. 2. Диаграмма процентного соотношения семейств в подотряде Integripalpia

В ходе работы нами получены данные, анализ которых позволил выявить, что наиболее предпочитаемыми биотопами являются небольшие речки и ручьи с подземным питанием, где плотность представителей трихоптерофауны может достигать более 500 экз/м^2. Ручейники по нашим наблюдениям, предпочитают температуру выше 5^{0}С, участки реки с более низкой температурой ручейники избегают. Оптимальная для развития трихоптерофауны скорость течения воды – до 1м/сек.

Все ручейники, за небольшим исключением – литореофилы, личинки ручейников семейства Hydroptilidae отнесены нами к группе альгофилов, пищей для некоторых представителей этого семейства служат нитчатые водорослями, нами прослежено, что появление личинок, в ряде случаев, является показателем органического загрязнения (в качестве примера можно привести высокую плотность личинок гидроптилид (1000 экз/м^2) в окрестностях станицы Александровская в реке Лескен).

Однако большинство представителей отряда ручейники, являются индикаторами загрязнения, в частности, практически все представители семейства Rhyacophilidae не выносят загрязнения.

Заключение. Условием сохранения благополучия горных рек и ручьев, которые служат основным источником питьевой воды республи-

ки, с учетом возрастания антропогенной составляющей исследуемых пресноводных экосистем, является сохранение биоразнообразия амфибиотических насекомых, функционирующих сообществ, которые адаптированы к существованию в измененных условиях окружающей природной среды. Отсюда следует, что ручейники, в составе зообентоса горных водотоков Центрального Кавказа (северные склоны), представители которого характеризуются высокой численностью, биомассой, биоразнообразием и, наконец, экологической пластичностью, выполняют важную роль в сохранении равновесия уникальных гидробиоценозов региона.

Литература

[1] *Черчесова С.К.* Мониторинг сообществ амфибиотических насекомых (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) бассейна реки Терек в условиях антропогенного воздействия // Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва, 2004.

[2] *Черчесова С.К.* Влияние экологических факторов на состав и распространение литореофильной фауны в бассейне Терека // Известия МСХА. М., вып. 3. 2002. С. 182-189.

[3] *Черчесова С.К., Катаев С.В., Бясов В.О.* К изучению фауны амфибиотических насекомых рек Северной Осетии / Известия Горского государственного аграрного университета. 2012. Т. 49. № 1-2. С. 421-423.

[4] *Якимов А.В., Львов В.Д., Шахмурзов М.М., Черчесова С.К., Шибзухова З.С.* Ручейники (Trichoptera) Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) как индикаторы качества речных вод // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 6. с. 696.

[5] *Корноухова И.И.* Ручейники (Trichoptera) Большого Кавказа: состав, происхождение, распространение Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Санкт-Петербург, 1999.

[6] *Черчесова С.К.* Амфибиотические насекомые (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) рек Северной Осетии /монография /. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. Москва, 2004.

УДК 595.745

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РУЧЕЙНИКОВ (TRICHOPTERA) СИХОТЭ-АЛИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ, ЮГ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА)

Елена Викторовна ПОТИХА
Сихотэ-Алинский государственный природный заповедник, Терней, Приморский край, Россия. Email: potikha@mail.ru

Общий список ручейников Сихотэ-Алинского государственного природного биосферного заповедника (Приморье, Юг Дальнего Востока) включает 98 таксонов, относящихся к 20 семействами 48 родам. В фауне наиболее разнообразно представлено семейство Limnephilidae (12 родов и 27 видов), остальные семейства включают от одного до четырёх родов и от одного до 13 видов. Показана роль ручейников в бентосе пресноводных экосистем заповедника. Приведены редкие и эндемичные виды. Дан краткий биогеографический анализ.

Ключевые слова: *ручейники, бентос, горнолесные заповедники, Приморье.*

ECOLOGICAL AND FAUNISTIC CHARACTERISTICS OF CADDISFLIES (TRICHOPTERA) OF THE SIKHOTE-ALIN BIOSPHERE RESERVE (PRIMORYE, SOUTH OF THE FAR EAST)

E.V. POTIKHA

Total list of caddis flies of the Sikhote-Alin State Natural Biosphere Reserve (Primorye, South of the Far East) includes 98 taxa belonging to 20 families of 48 genera. The family of Limnephilidae (12 genera and 27 species) is most diverse, the remaining families include from one to four genera and from one to 13 species. The role of caddis flies in the benthos of freshwater ecosystems of the reserve is shown. Rare and endemic species are listed. A brief biogeographical analysis is given.

Key words*: caddis flies, benthos, mountain forest reserves, Primorye.*

Введение. Сихотэ-Алинский государственный природный биосферный заповедник по географическому положению относится к горному лесному заповеднику. Его территория включает как восточные,

так и западные отроги одноимённого хребта. Реки и ручьи, стекающие с крутого восточного макросклона, впадают в Японское море, реки широкого и пологого западного склона – относятся к бассейну Амура. Горный рельеф заповедника, обилие разнообразных водотоков и водоёмов с различными гидрологическими режимами определили высокое видовое разнообразие фауны ручейников (Trichoptera) – одного из основных компонентов пресноводных экосистем. Населяя различные водные биоценозы, ручейники являются показателем их высокой продуктивности ***и*** важным звеном в трофических цепях. В лососёвых реках ***личинки и куколки*** ручейников составляют один из компонентов кормовой базы молоди лососёвых в их пресноводный период жизни. К тому же преимагинальные стадии ручейников проявляют высокие индикаторные свойства, которые широко используются в биоиндикации водоёмов. Поэтому изучение фаунистического состава ручейников, исследование распределение и сезонных изменений структуры как на охраняемых, так и на неохраняемых водотоках, испытывающих разную степень антропогенной нагрузки, представляет собой как научный, так и практический интерес.

Материал и методы исследования. Материалом послужили имагинальные и преимагинальные стадии развития ручейников собранные автором в 1980–2017 гг. более чем на 60 водотоках, трёх лагунных и двух высокогрных озерах. Для выяснения характера распределения ручейников по водным объектам, мы сгруппировали водотоки в три группы, беря за основу восходящую порядковость водотоков [1]. В первую группу (водотоки V–VI порядка) вошли основные реки заповедника: Джигитовка, Серебрянка, Заболоченная, Таёжная (басс. Японского моря) и Колумбе (басс. Амура). Вторую группу (водотоки III–IV порядка) сформировали их крупные притоки и небольшие речки. Третью группу (водотоки I-II порядка) составили ручьи и родники. Имаго собраны энтомологическим сачком и на свет, преимагинальные стадии – гидробиологическим сачком. Материал фиксировали 70 % этанолом. Для определения таксономического сходства применен коэффициент Сёренсена.

Результаты и обсуждение. Из 26 семейств ручейников, зарегистрированных на Юге Дальнего Востока России (ЮДВР) [2], на территории заповедника нами отмечено 20 семейств, включающих 98 видов и

форм из 48 родов [3, 4]. При дальнейших исследованиях список видов будет расширен и уточнен. В настоящее время ещё недостаточно полно изучена фауна приморских и высокогорных озёр, а также водотоков бассейна реки Колумбе. К тому же необходимо уточнить видовую принадлежность самок *Hydropsyche* sp., *Brachypsyche* sp., и *Rhyacophila* sp., *которые значимо отличаются от самок, ранее зарегистрированных нами видов, а* вид *Agapetus* sp. нуждается в описании [4]. Наибольшее число родов и видов включает семейство Limnephilidae (12 родов и 27 видов), остальные семейства насчитывают от одного до четырёх родов и от одного до 13 видов (семейство Rhyacophilidae) (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и распределение ручейников в водотоках и озёрах Сихотэ-Алинского заповедника

№	Таксоны	Басс. Японского моря					Басс. Амура		
		порядок водотока			озёра		порядок водотока		
		V-VI	III-IV	I-II	лагунные	горные	V-VI	III-IV	I-II
1	Сем. Apataniidae								
1	*Apatania complexa* (Martynov 1935)	+	+	+					
2	*A. crymophila* MacLachlan 1880	+		+			+		
3	*A. zonella* (Zetterstedt 1840)	+		+		+		+	
2	**Сем. Arctopsychidae**								
4	*Arctopsyche palpata* Martynov, 1934	+	+	+					
3	Сем. Brachycentridae								
5	*Brachycentrus americanus* (Banks 1899)	+	+	+					+
6	*B. japonicus* (Iwata 1927)		+						
7	*Micrasema* (*gelidum*) *primoricum* Botosaneanu 1990	+	+	+					
4	**Сем. Ecnomidae**								
8	*Ecnomus tenellus* (Rambur 1842)				+				
5	**Сем. Glossosomatidae**								

9	***Agapetus inaequispinosus* Schmid 1970**	+	+	+					
10	*Agapetus* sp. n. «levanidovae»	+		+					
11	*Electragapetus martynovi* Vshivkova *et* Arefina 1996						+		
12	*E. praeteritus* (Martynov 1934)	+	+	+					+
13	*Glossosoma schmidi* Levanidova 1979	+	+	+				+	+
14	*G. altaicum* (Martynov 1914)	+	+	+					
15	*G. angaricum* (Levanidova 1967)	+	+	+			+	+	
16	*G. intermedium* (Klapálek 1892)	+	+	+					
17	*G. ussuricum* (Martynov 1934)	+	+	+					
6	Сем. Goeridae								
18	*Archithremma ulachensis* Martynov 1935			+					
19	***Goera parvula* Martynov, 1935**		+	+					
20	***G. squamifera* Martynov 1909**	+		+					
21	*G. tungusensis* Martynov 1909	+	+	+					
7	**Сем**. Hydrobiosidae								
22	***Apsilochorema sutshanum* Martynov 1934**	+	+	+					
8	**Сем. Hydropsychidae**								
23	*Cheumatopsyche infascia* Martynov 1934	+							
24	*Hydropsyche orientalis* Martynov I934	+		+					
25	*Hydropsyche* sp.	+							
26	*Potamyia czekanovskii* (Martynov 1910)	+		+					
9	**Сем. Hydroptilidae**								
27	*Hydroptila spinosa* Arefina *et* Armitage 2003			+					
28	*Orthotrichia tragetti* Mosely 1930				+				
29	*Oxyethira ecornuta* Morton 1893				+				
10	Сем. Lepidostomatidae								
30	*Lepidostoma albardanum* (Ulmer 1906)	+	+	+					
31	*L. elongatum* (Martynov 1935)	+	+	+				+	
32	*L. sinuatum* (Martynov 1935)		+	+					
11	Сем. Leptoceridae								
33	*Ceraclea excisa* (Morton 1904)	+	+	+					

34	*C. sibirica* (Ulmer 1906)	+	+						
35	*M. bifida* Martynov 1924	+			+				
36	*Mystacides sibirica* Martynov 1935	+	+		+				
37	*Oecetis lacustris* (Pictet 1834)				+	+			
38	*O. nigropunctata* Ulmer 1908	+	+						
39	*Triaenodes unanimis* MacLachlan 1877	+			+				
40	*T. levanidovae* (Morse *et* Vshivkova 1997	+	+						
12	Сем. Limnephilidae								
41	*Asynarchus amurensis* (Ulmer 1905)			+		+			
42	*Brachypsyche rara* (Martynov 1914)		+	+					
43	*B. sibirica* (Martynov 1924)		+	+					
44	Brachypsyche sp. 1		+	+					
45	*Chilostigma sieboldi* MacLachlan 1876			+					
46	*Chilostigmodes forcipatus* Martynov 1914		+	+					
47	*Dicosmoecus jozankeanus* (Matsumura 1931)	+	+	+			+	+	+
48	*Ecclisomyia kamtshatica* (Martynov 1914)	+	+	+				+	
49	*Hydatophylax grammicus* (MacLachlan 1880)	+	+	+			+		
50	*H. nigrovittatus* (MacLachlan 1872)	+	+	+			+		
51	*H. soldatovi* (Martynov, 1914)	+	+	+					
52	*H. variabilis* (Martynov 1910)	+	+	+	+			+	
53	*Lenarchus productus* (Morton 1896)			+					
54	Limnephilus alienus Martynov 1914	+							
55	*L. correptus* MacLachlan 1880			+					
56	*L. fenestratus* (Zetterstedt 1840)				+				
57	*L. fuscovittatus* Matsumura 1904	+			+				
58	*L. picturatus* MacLachlan 1875				+				
59	*L. quadratus* Martynov 1914	+		+	+				
60	*L. sericeus* (Say 1824)	+	+	+	+				
61	*L. stigma* Curtis 1834	+		+					
62	*L.* aff. *subcentralis* Brauer 1857	+							
63	*L. tiunovae* Arefina *et* Levanidova 1996							+	

64	*Nemotaulius admorsus* (MacLachlan 1866)	+		+					
65	N. mutatus (MacLachlan 1872)	+		+					
66	Philarctus rhomboidalis Martynov 1924	+		+					
67	*Pseudostenophylax amurensis* (MacLachlan 1880)	+	+	+				+	
13	Сем**. Molannidae**								
68	Molanna moesta Banks 1906		+	+	+				
69	*M. tinctus* (Zetterstedt 1840)	+	+	+	+				
14	Сем. Philopotamidae								
70	*Dolophilodes affinis* Levanidova *et* Arefina 1996			+					
71	*D. mroczkowskii* Botosaneanu 1970			+					
72	*Kisaura aurascens* (Martynov 1934)			+					
73	*Wormaldia niiensis* Kobayashi 1985			+					
15	Сем. Phryganeidae								
74	*Agrypnia czerskyi* (Martynov 1924)	+		+	+	+			
75	*A. picta* Kolenati 1848	+							
76	*Hagenella sibirica* (Martynov 1909)	+	+						
77	*Oligothricha lapponica* (Hagen 1864)	+		+					
78	*Semblis atrata* (Gmelin 1789)	+		+		+			
79	*S. phalaenoides* (Linnaeus 1758)	+							
16	Сем**. Phryganopsychidae**								
80	*Phryganopsyche latipennis* (Banks 1906)		+	+					
17	Сем. Psychomyiidae								
81	*Metalype uncatissima* (Botosaneanu 1970)	+		+					
82	*Paduniella uralensis* Martynov 1914				+				
18	Сем. **Rhyacophilidae**								
83	***Rhyacophila angulata* Martynov 1910**	+							
84	***Rh. coreana* Tsuda 1940**	+	+	+					+
85	***Rh. depressa* Martynov 1910**	+	+						
86	*Rh. impar* Martynov 1914		+	+			+	+	
87	***Rh. kardakoffi* Navás 1926**	+	+	+					
88	***Rh. lata* Martynov 1918**	+	+	+					

89	***Rh. lepnevae* Levanidova 1977**		+	+					
90	***Rh.* aff. *manuleata* Martynov 1934**	+							
91	*Rh. monstrosa* Levanidova *et* Schmid 1977		+					+	+
92	***Rh. narvae* Navás 1926**	+	+	+				+	
93	***Rh. retracta* Martynov 1914**	+	+	+					
94	***Rh. sutchanica* Schmid *et* Levanidova 1986**			+					
95	***Rhyacophila* sp. N**			+					
19	Сем. Stenopsychidae								
96	*Stenopsyche marmorata* Navás 1920	+	+						
20	Сем**. Thremmatidae**								
97	*Neophylax relictus* (Martynov 1935)		+	+					
98	*N. ussuriensis* (Martynov 1914)	+	+	+					+
	Всего	**64**	**51**	**69**	**17**	**5**	**7**	**12**	**7**

Горный, сильно изрезанный долинами рельеф, сформировал разнообразные лотические экосистемы, представленные на территории заповедника различными по морфологии и гидрологическим условиям реки с разветвленной придаточной системой и многочисленными ручьями. Это объясняет доминирование (91 вид) в трихоптерофауне заповедника видов – потамобионтов, с разной степенью предпочтительности к скорости потока: от быстрин и перекатов горных рек, до тихих заводей родников. Только 7 видов *Ecnomus tenellus*, *Orthotrichia tragetti*, *Oxyethira ecornuta*, *Oecetis nigropunctata*, *Limnephilus fenestratus*, *L. picturatus* и *Paduniella uralensis предпочитают лентические местообитания.*

Во всех водотоках восточного макросклона (басс. Японского моря) в общей сложности зарегистрировано 88 видов ручейников. Наименьшее число видов (51 вид) отмечено в крупных притоках и небольших речках, далее идут основные реки заповедника (64 вида), и наиболее разнообразно (69 видов) представлена фауна ручейников в ручьях и родниках. Последняя, по показателю Сёренсена, близка к таковой крупных притоков и небольших речек (70.0 %), и значимо отличима от фаун основных рек (46.6 %), которая, в свою очередь, проявляет бóльшее фаунистическое сходство с фауной крупных притоков и небольших речек (66.1 %).

На западном макросклоне (басс. р. Колумбе) нами зарегистрировано пока 20 видов ручейников, и только из них: *Electragapetus martynovi и Limnephilus tiunovae не отмечены в водотоках восточного макросклона.*

Не все виды ручейников одинаково представлены в бентосных сообществах заповедника. В зависимости от сезонных условий массовое развитие (до 2333 экз./м^2 и 0.5 г/м^2) *получает небольшое число видов: Arctopsyche palpata*, *Glossosoma angaricum*, *Lepidostoma albardanum*, *L. elongatum*, *Dicosmoecus jozankeanus*, *Ecclisomyia kamtshatica*, *Hydatophylax nigrovittatus*, *H. soldatovi*, *Pseudostenophylax amurensis*, *Rhyacophila kardakoffi*, *Rh. lata*, *Rh. narvae*, *Rh. retracta* и *Neophylax ussuriensis*, личинки которых населяют разнообразные текучие воды горных и предгорных рек и ручьёв [5]. *Как правило, личинки этих видов являются неотъемлемым объектом питания для локальной ихтиофауны и входят в состав пищи молоди симы (Oncorhynchus masou*) [6].

Показатели средней численности и биомассы ручейников в бентосе основных рек и крупных притоков близки между собой и соответственно *составляют 506 экз./м*^{2} *и* 672 *экз./м*^{2}, 4.57 г/м^2 *и* 6.57 *г/м*^{2}. В небольших речках эти показатели *ниже (*113 *экз./м*^{2} *и* 2.74 *г/м*^{2}), а в ручьях значимо выше (1232 экз./м^2 *и биомасса 9.9 г/м*^{2} [7].

Оригинальность фауне придают эндемичные и редкие виды. В трихоптерофауне заповедника отмечено три эндемика Приморья (Electragapetus martynovi, Limnephilus tiunovae и Rhyacophila sutchanica), один вид (Rhyacophila monstrosa) является эндемиком ЮДВР, а ареалы 7 видов (Archithremma ulachensis, Hydroptila spinosa, Pseudostenophylax amurensis, Dolophilodes affinis, Wormaldia niiensis, Neophylax relictus и Rhyacophila aff. manuleata) в России определены ЮДВ, но отмечены и в соседних странах. Список редких видов включает более 30 таксонов ручейников. Но наибольший интерес из них заслуживают виды, не зарегистрированные на других ООПТ ЮДВР и нуждающиеся в охране: Limnephilus fenestratus, L. aff. subcentralis, Chilostigma sieboldi, Chilostigmodes forcipatus, Brachypsyche sp. 1, Rhyacophila sp. N и Hydroptila spinosa. Бóльшей частью это стенобионтные виды, населяющие зоны кренали и ритрали горных речек, ручьев и родников с низкими летними температурами.

Фауна ручейников Сихотэ-Алинского заповедника, при сравнении ее с фаунами других горнолесных ООПТ *ЮДВР*, наиболее близка к

таковым «Кедровой пади», Уссурийского и Лазовского заповедников [8].

В биогеографическом аспекте основу фауны ручейников заповедника составляют палеарктические виды и голарктические виды. Доля голарктов невысока (16 %), а палеаркты с широким типом распространения составляют 18.1 %. Своеобразие трихоптерофауне придаёт преобладание восточно-палеарктических видов (35.1 %) над палеархеарктическими (30.8 %), в то время, как в фаунах горнолесных заповедников *ЮДВР* превалируют палеархеарктические виды.

Заключение. Трихоптерофауна заповедника насчитывает 98 видов и форм из 48 родов 20 семейств и. Наибольшее число родов и видов отмечено в семействе Limnephilidae (12 родов и 27 видов), остальные семейства представлены 1–4 родами и 1–13 видами. Основу фауны ручейников формируют потамобионты (91 вид) и только 7 видов являются типичными обитателями лентических водоёмов. В водоёмах восточного макросклона зарегистрировано 88 видов ручейников. При этом более разнообразно представлена фауна ручьёв (69 видов), в основных реках отмечено 64 вида, а в крупных притоках и небольших речках – 51 вид. Для малоисследованных водоёмов бассейна р. Колумбе отмечено 20 видов. Исследования показали, что массовое развитие получает небольшое числа видов. По биомассе ручейники занимают доминирующее положение в общем бентосе, но по численности занимают подчинённое положение. Оригинальность фауне придают эндемичные и редкие виды. В фауне заповедника отмечено три эндемика Приморья, 7 эндемиков *ЮДВ* и один эндемик *ЮДВР*. Особого внимания и возможно охраны требуют 7 видов, чье нахождение на ООПТ Дальнего Востока ограничено пока только водоёмами Сихотэ-Алинского заповедника. Исследованная фауна близка к таковой других горнолесных заповедников *ЮДВР*, но отличается от них преобладанием в своём составе восточно-палеарктических видов над палеархеарктическими.

Литература

[1] *Овчаров Е. Е., Захаровская Н. Н.* Гидрология и гидрометрия. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 312 с.

[2] *Ivanov V.D.* Caddisflies of Russia: Fauna and biodiversity // Zoosymposia. 2011. Vol. 5. P. 171–209.

[3] *Потиха Е.В.* Систематический список подёнок, веснянок и ручейников (Insecta: Ephemeropera, Plecoptera, Trichoptera) Сихотэ-Алинского биосферного заповедника // Успехи наук о жизни. 10. Владивосток, 2015. С. 103–116.

[4] *Potihka E., Vshivkova T.* The caddisfly faunas (Insecta, Trichoptera) of Protected Natural Areas in southern Far East Russia // Zoosymposia. 2016. Vol. 10. P. 357–383.

[5] *Potikha Ye. V.* The Trichoptera of the Sikhote-Alin State Biosphere Nature Reserve and adjacent unprotected territories // Proc. 10th Int. Symp. Trichoptera – Nova Suppl. Ent., Keltern, 15 (2002). S. 365–374.

[6] *Колпаков Е.В., Потиха Е.В., Мирошник В.В.* Состав и биологическая характеристика массовых видов рыб нижнего течения р. Серебрянка (центральное Приморье) в зимовальный период // Материалы научно-практической конференции; п. Чегдомын, 10–12 августа 2007 г., Хабаровск: Приамурское геогр. об-во, 2007. С. 112–120.

[7] *Потиха Е.В.* Динамика биомассы и численности бентоса в малых реках Центрального Сихотэ-Алиня // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука, 2011. С. 424–445.

[8] *Потиха Е.В.* Видовое разнообразие ручейников (Insecta: Trichoptera) Сихотэ-Алинского государственного природного биосферного заповедника // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию Березинского заповедника / отв. ред. В.С. Ивкович, Минск: Белорусский Дом печати, 2015. С. 291–293.

УДК: 595.745

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ РУЧЕЙНИКОВ (TRICHOPTERA) КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Григорий Анатольевич ПРОКОПОВ[1],
Владислав Николаевич ГРИГОРЕНКО[2]
[1]Таврическая Академия Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского; Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН, prokopov@cfuv.ru;
[2]Харьковское отделение Украинского энтомологического общества, tinodes@yandex.ru

Впервые для Крыма указывается 5 видов – Hydroptila sparsa, Phryganea grandis, Limnephilus sparsus, Mystacides longicornis, Oecetis furva. Фауна ручейников Крымского полуострова насчитывает 12 семейств, 27 родов и 54 вида. Доминирующими семействами являются Limnephilidae, Hydroptilidae и Leptoceridae. В зоогеографическом отношении преобладают палеарктические и западно-палеарктические виды, составляющие 2/3 трихоптерофауны Крыма.

Ключевые слова: *фауна, Trichoptera, распределение, зоогеография, Крым.*

FAUNA OF THE CRIMEAN CADDISFLIES (TRICHOPTERA): ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL ANALYSIS

G.A. PROKOPOV, V.N. GRIGORENKO

For the first time for the Crimea 5 species of caddis flies are indicated: Hydroptila sparsa, Phryganea grandis, Limnephilus sparsus, Mystacides longicornis, Oecetis furva. Recent estimations of the Trichoptera biodiversity in the Crimea show the presence of 54 species in 27 genera of 12 families. The largest families are Limnephilidae, Hydroptilidae and Leptoceridae. In zoogeographical terms, Palearctic and West Palaearctic species predominate.

Keywords*: fauna, Trichoptera, distribution, zoogeography, Crimea.*

Ручейники – группа амфибиотических насекомых, в своем развитии тесно связанная с водными объектами. Создавая местами многочисленные скопления, и занимая разные трофические ниши, личинки ручей-

ников играют важную роль в процессах биологического самоочищения водоемов. Все это позволяет использовать их для классификации и районирования водных объектов, а также в качестве индикаторов состояния водной среды наряду с поденками (Ephemeroptera) и веснянками (Plecoptera).

В условиях ограниченности водных ресурсов Крымского полуострова, все чаще рассматриваются проекты по дополнительному зарегулированию малых рек, переброски воды в соседние водосборы, каптажу родников. Это неизбежно окажет негативное влияние на общее состояние пресноводной биоты, поэтому знания о видовом составе водных организмов, особенно амфибиотических насекомых, необходимы для отслеживания, и, где возможно, регулирования происходящих изменений.

История изучения фауны ручейников Крымского полуострова в достаточной степени освещена в ряде публикаций [1, 2, 3, 4] и неразрывно связана с историей изучения трихоптерофауны России [5]. Примечательно, что если считать отправной вехой серьезного изучения фауны ручейников Крыма работу А.В. Мартынова 1916 года [6], то в 2016 г. исполнилось 100 лет с начала изучения тихоптерофауны Крыма.

Наиболее полный список ручейников Крыма, включивший 47 видов, был составлен в 1987 г. В.Н. Григоренко [1]. В этой же работе проведен анализ фауны ручейников, который не потерял актуальности до настоящего времени. Поэтому кратко остановимся на основных публикациях, содержащих сведения о ручейниках Крыма, вышедших после 1987 г. В 1991 г. вышло описание нового вида – *Apatania irinae* Grigorenko, 1991, анонсированное в списке 1987 г. [7]. В этом же году в монографии, посвященной каналам Украины Л.В. Шевцова [8] для крымской части Северо-Крымского канала приводит виды *Ecnomus tenellus* (Rambur, 1842), *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834) и *H. ornatula* McLachlan, 1878. Указание последних двух видов относится к неверно определенным личинкам *H. bulgaromanorum* Malicky, 1977, в массе развивавшемся в Северо-Крымском канале до его перекрытия.

В процессе спелеобиологических исследований, проводимых в пещере Виллябурунской, А.Г. Коваль собрал эстивирующие имаго ручейников рода *Stenophylax*, которые были определены В.Н. Григоренко как *S. permistus* MacLachlan, 1895 и *S. meridiorientalis* Malicky, 1982 – но-

вый вид для фауны Крыма [9]. Во время экспедиции по реке Альма в границах Крымского природного заповедника, был собран материал, определенный В.Н. Григоренко, в котором оказался новый для Крыма вид – *Athripsodes albifrons* (Linnaeus, 1758) [10]. Позже этот вид был зарегистрирован в реках Ангара и Салгир.

В. Мэй (W.Mey), по просьбе Е. Дятловой, обработал сборы ручейников С. Ключко (S. Kljutschko), сделанные на Карадаге в 1993 г. и хранящиеся в коллекции Берлинского зоологического музея. В них оказались следующие виды: *Stenophylax tauricus* (Martynov, 1917), *Limnephilus hirsutus* (Pictet, 1834), *L. affinis* Curtis, 1834, *L. lunatus* Curtis, 1834 ***и*** *L. flavospinosus* (Stein, 1874) – еще один вид, новый для фауны Крыма [11]. Одновременно Е. Дятлова сообщает о находке *Hydropsyche instabilis* (Curtis, 1834) в Крыму [12] без указания места и времени находки. Данное указание представляется сомнительным и нуждается в проверке, поэтому мы считаем включение данного вида в список трихоптерофауны Крыма преждевременным [2, 13].

Появившиеся сообщения о находке крымского эндемика *Plectrocnemia intermedia* Martynov, 1917 в Турции [14] и на Кавказе [15], нуждаются в подтверждении. Пока мы сохраняем за ним статус эндемика.

Кроме того, в различных публикациях указывались виды ручейников, нахождение которых в Крыму сомнительно и дальнейшими исследованиями не подтвердилось: *Agapetus oblongatus* Martynov, 1913*, Silo proximus* Martynov, 1913, *Plectrocnemia latissima* Martynov, 1913 [16]*, Rhyacophila fasciata* Hagen, 1859, *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834) [17].

Исследования трихоптерофауны Крыма, продолжавшиеся в последние десятилетия позволили уточнить видовой состав и характер распространения видов на полуострове. В результате к опубликованным находкам, добавилось еще 5 видов:

1. Hydroptila sparsa Curtis, 1834, р. Черная 700 м ниже с. Хмельницкое, 13.06.1992, 6 лич., 28 кук. и предкук., В.Н. Григоренко;

2. Phryganea grandis Linnaeus, 1758 (в списке 1987 г. не был определен до вида), Симферополь, пруды в Гагаринском парке, В.Н. Григоренко;

3. Limnephilus sparsus Curtis, 1834, одно из мест сбора – безымянный ручей, впадающий справа в р. Джалман в 8 км от устья, 15 лич., 32

кук, 24.06.1992, В.Н. Григоренко. В целом вид весьма обычен в ручьях I порядка в зоне буковых и, отчасти, дубовых лесов в интервале высот 450-900 м;

4. Mystacides longicornis (Linnaeus, 1758), 5.06.2008, Симферопольский район, окр. села Краснолесье, 1 экз. (leg. Савчук В.В., det. Кайгородова Н.С.); 25.07.2012, 1 самка, там же, (leg. Кайгородова Н.С., Савчук В.В., det. Кайгородова Н.С.); 19-22.07.2013, 1 самка, там же, (leg. Кайгородова Н.С., Савчук В.В., det. Кайгородова Н.С.).

5. *Oecetis furva* (Rambur, 1842) (в списке 1987 г. был указан как сомнительный, но возможный), р. Бол. Салгир 300-400 м ниже плотины вдхр., 1 самец 11.08.2012 и многочисленные куколочные домики 28.08.2012; Симферополь, р. Бол. Салгир у гостиницы «Москва», 1 самка, 6.08.2017, В.Н. Григоренко; кроме того серия имаго была собрана А.Г. Ковалем у пруда в с. Ново-Павловка Красноперекопского района.

Таким образом, современная фауна ручейников Крыма насчитывает 12 семейств, 27 родов и 54 вида (табл. 1). Наиболее представлено в фауне полуострова семейство Limnephilidae, включающее 5 родов и 18 видов, что составляет треть от всего списка видов. Следующим по обилию стоит семейство Hydroptilidae, включающее 4 рода и 12 видов. Следует также отметить семейство Leptoceridae, представленное 5 родами и 8 видами. Такое распределение видов по семействам в целом, соответствует закономерностям, выявленным при анализе структуры трихоптерофауны России [15]. Семейства Hydropsychidae и Phryganeidae представлены соответственно 4 и 3 видами. В семействах Psychomyidae, Polycentropodidae по 2 вида. В оставшихся пяти семействах по одному виду.

Таблица 1

Таксономическая структура фауны ручейников Крыма

№	Семейство	Количество родов / %	Количество видов / %
	Glossosomatidae	1 / 4	1 / 2
	Hydroptilidae	4 / 15	12 / 22
	Psychomyidae	2 / 7	2 / 4
	Ecnomidae	1 / 4	1 / 2
	Polycentropodidae	2 / 2	2 / 4

	Hydropsychidae	1 / 4	4 / 7
	Phryganeidae	3 / 11	3 / 6
	Goeridae	1 / 4	1 / 2
	Apataniidae	1 / 4	1 / 2
	Limnephilidae	5 / 19	18 / 33
	Lepidostomatidae	1 / 4	1 / 2
	Leptoceridae	5 / 19	8 / 15
	Всего	27 / 100	54 / 100

Анализ плотности видов ручейников из расчета числа видов на 1 км^2 в ключевых причерноморских регионах, показал, что в соответствии с современным уровнем изученности, наибольшая плотность характерна для Болгарии и Крымского полуострова (табл. 2). Учитывая, что в Крыму 50 видов из 54 встречаются в горной части, занимающей 1/3 от всей площади полуострова, то плотность возрастает в 3 раза.

Таблица 2

Соотношение числа видов ручейников важнейших причерноморских горных регионов

Регион	Число видов / плотность видов, (число видов / км^2) x 10^{-4}	Площадь, км^2	Источник
Кавказ	215 / 6,03	356 482	[18, 19, 25]
Турция	449 / 5,73	783 562	[20, 21]
Карпаты	266 / 14,15	188 000	[1, 22]
Болгария	258 / 23,24	110 994	[23]
Крым	54 / 20,00	27 000	Наши данные

Биотопическое распределение ручейников анализировали путем сопоставления встречаемости видов в пределах подзон, выделенных И. Иллиесом и Л. Ботошеняну в лотических местообитаниях [24], а также в пределах лентических биотопов. Наибольшим разнообразием характеризуются небольшие и временные водоемы Горного Крыма – 23 вида, относительно бедны видами средние и крупные водоемы, представленные в Крыму различными водохранилищами с аллохтонной фа-

уной. Из лотических местообитаний наиболее разнообразны сообщества метаритрали – 19 видов. По мере приближения к кренали и эпипотамали число видов закономерно уменьшается (рис. 1).

Биогеографические комплексы ручейников полуострова не отличаются высоким разнообразием. Наиболее представлены широко распространенные палеарктические и западно-палеарктические виды (36 видов), составляющие 2/3 трихоптерофауны Крыма. Несколько выделяются восточно-средиземноморский комплекс (5 видов, 9%) и горно-крымский эндемичный с голарктическим (по 4 вида, по 7% соответственно).

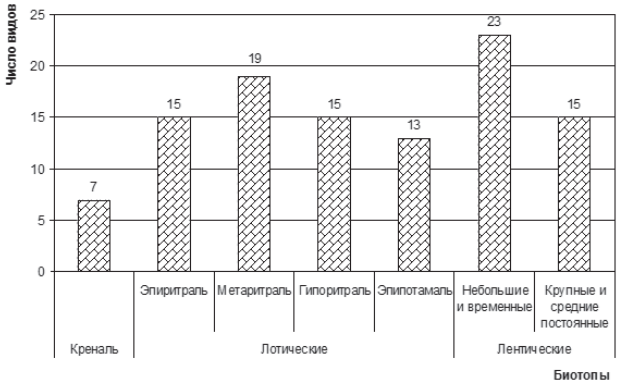


Рис. 1. Распределение ручейников Крыма по биотопам

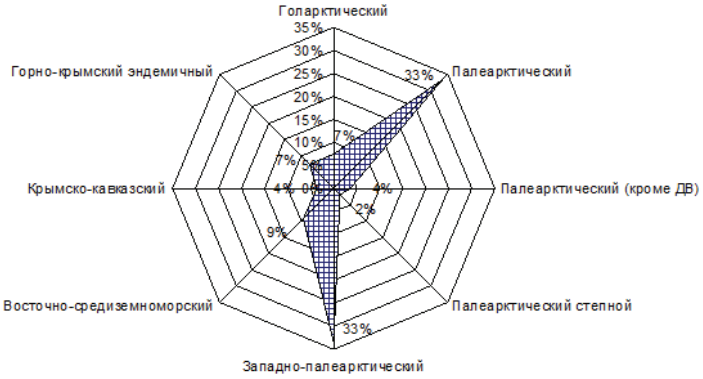


Рис. 2. Биогеографические спектры ручейников Крыма (в %)

Следует отметить, что основная масса широко распространенных видов населяет лентические местообитания, а также участки рек в предгорьях и в равнинном Крыму. В этом плане наиболее интересным представляется немногочисленный комплекс видов, населяющих креналь и эпиритраль крымских рек. Здесь наблюдается выраженный сдвиг в сторону доминирования видов горно-крымского эндемичного комплекса (4 вида, 27%), также широко представлен западно-палеарктический комплекс (рис. 3). Несколько меньше – восточно-средиземноморский комплекс (3 вида, 20%) и крымско-кавказский (2 вида, 13%). Таким образом, данный фаунистический комплекс на 60% представлен средиземноморскими видами и на 40% широко распространенными, что свидетельствует о его относительной древности и уникальности.

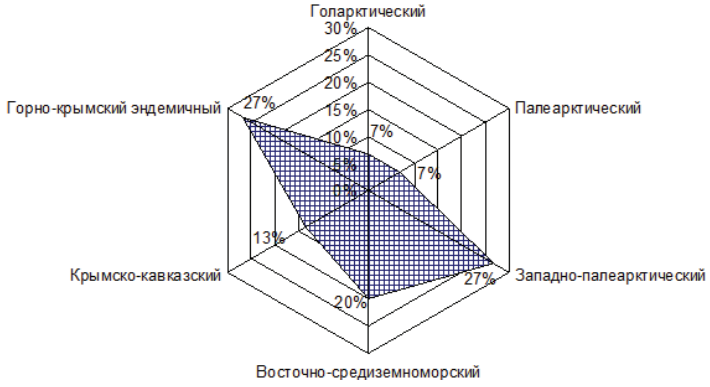


Рис. 3. Зоогеографические спектры ручейников кренали и эпиритрали рек Крыма (в %)

Таким образом, за последние 30 лет список трихоптерофауны Крыма увеличился на 7 видов (13%) и составляет 54 вида. При этом, по крайней мере, для 7 видов ручейников, упоминавшихся за этот период в литературе, нахождение в Крыму сомнительно и они не включены в общий список.

Доминирующими семействами являются Limnephilidae, Hydroptilidae и Leptoceridae, что отражает общие закономерности, выявленные для фауны России.

Ручейники населяют практически все основные типы пресноводных местообитаний Крыма, но наибольшим видовым богатством характеризуются фаунистические комплексы небольших и временных водоемов, а также метаритрали.

В зоогеографическом отношении преобладают палеарктические и западно-палеарктические виды, составляющие 2/3 трихоптерофауны Крыма.

Однако особый интерес представляет фаунистический комплекс верховьев крымских рек, который на 60% представлен средиземноморскими видами, при этом эндемичный блок составляет 27% видов.

Авторы выражают искреннюю благодарность Владимиру Савчуку за предоставление данных о находке *Mystacides longicornis*.

Литература

[1] *Григоренко В. Н.* Состав фауны ручейников Крыма // Латвийский энтомолог. 1987. Вып. 30. С. 76-89.

[2] *Szczęsny B., Godunko R. J.* Catalogue of caddisflies (Insecta: Trichoptera) of Ukraine. Lviv, SMNH NAS Ukraine, 2008. 103 pp.

[3] *Прокопов Г.А.* Макрозообентос малых рек Горного Крыма: история изучения и современное состояние // Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, биология, охрана» (Борок, 1821 ноября 2008 г.) Борок: ООО «Принтхаус», 2008. С. 238-241.

[4] *Білокур Д. О., Говорун О. В.* Історія дослідження волохокрильців (Insecta, Trichoptera) України // Природничі науки : збірник наукових праць / Міністерство освіти і науки України, Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка. Суми : СумДПУ імені А. С. Макаренка, 2013. Вип. 10. С. 3-8.

[5] *Иванов В.Д., Мельницкий С.И.* Фауна ручейников (Trichoptera) России: к 100-летию изучения // Энтомологическое обозрение. 2011. Т. 90. № 4. С. 867-880.

[6] *Мартынов А. В.* Заметка о фауне Trichoptera Крыма // Ежегодник зоологического музея Академии наук. 1916. Т. 21. С. 165−199.

[7] *Ivanov V., Grigorenko V.* New Species of Apatania (Trichoptera, Limnephilidae) from the USSR // Latvijas Entomologs. 1991. Vol. 34. P. 46-53.

[8] *Шевцова Л. В.* Донные животные каналов различных зон. Киев: Наукова думка, 1991. 220 с.

[9] *Коваль А.Г.* Фауна Виллябурунской пещеры в Крыму // Пещеры: Межвузовский сборник научных трудов. Пермский университет. 2001. Вып. 27-28. С. 129-134.

[10] *Прокопов Г.А.* К познанию распределения гидрофауны реки Альма в пределах Крымского природного заповедника // Ученые записки ТНУ. Серия: Биология. 2003. Т. 16 (55), № 3 С. 177-186.

[11] *Mey W.* A propos caddisflies from Ukraine // Trichopteron. Biuletyn Secji Trichopterologicznej. 2007. T. 24. P. 7.

[12] *Dyatlova E.* Sprawozdanie ze stażu w Olsztynie // Там же. P. 6-7.

[13] *Мельницкий С.И., Иванов В.Д.* Дополнения к каталогу ручейников (Insecta: Trichoptera) фауны России // Актуальные проблемы химии, биологии и биотехнологии. Материалы XI Всероссийской научной конференции. Северо-Осетинский государственный университет имени К. Л. Хетагурова. 2017. С. 170-172.

[14] *Sipahiler F.* Three new species and new records of Trichoptera from Turkey and Spain (Philopotamidae, Beraeidae, Leptoceridae) // Braueria. 2001 Vol. 28. P. 21-23.

[15] *Ivanov V.D.* Caddis-flies of Russia: fauna and biodiversity // Proceedings, 13th International Symposium on Trichoptera, Białowieża, Poland, June 22-27, 2009. Zoosymposia, 2011. Vol. 5. P. 171-209.

[16] *Чертопруд М. В., Песков К. В.* Географические параллели организации литореофильных сообществ малых рек Восточной Европы и Северной Азии // Журн. общ. биол. − 2003. − Т. 64, № 1. − С. 78−87.

[17] *Чертопруд М. В., Песков К. В.* Биогеография реофильного макробентоса Юго-Восточной Европы // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 1. С. 52-63.

[18] *Григоренко В. Н., Иванов В. Д., Мельницкий С. И.* Новые данные по фауне ручейников (Trichoptera) Кавказа // Проблемы водной энтомологии России и современных стран: Материалы III Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2007. С. 74-84.

[19] *Корноухова И. И.* Географические предпосылки генезиса фаун ручейников (Trichoptera) Большого Кавказа и Закавказского нагорья и сопоставление систематического состава этих фаун // Проблемы водной энтомологии России и современных стран: Материалы III Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2007. С. 149-151.

[20] *Sipahiler F.* Zoogeographical characteristics of the Trichoptera Fauna of Turkey // Ferrantia. Proceedings of the first conference on faunistics and zoogeogra-

phy of European Trichoptera (Luxembourg 2nd-4th September 2005). Luxembourg, 2008. Vol. 55. P. 93-109.

[21] *Darilmaz M.C., Salur A.* Annotated Catalogue of the Turkish Caddisflies (Insecta: Trichoptera) // Munis Entomology & Zoology. 2015. 10 (Suppl.): 521-734.

[22] *Ujvárosi L., Robert S. C., Neu P. J., Robert B.* First revision of the Romanian caddisflies (Insecta: Trichoptera) Part 1: Systematic checklist (updated: 12/2005) // Ferrantia. Proceedings of the first conference on faunistics and zoogeography of European Trichoptera (Luxembourg 2nd-4th September 2005). Luxembourg, 2008. Vol. 55. P. 110-124.

[23] *Kumanski K.* Second addition to volume 15 (Trichoptera: Annulipalpia) and volume 19 (Trichoptera: Integripalpia) of Fauna bulgarica. Historia naturalis bulgarica, 2007. 18. P. 81-94.

[24] *Illies J., Botosaneanu L.* Problems et methodes de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtoutdu point de vue faunistique // Mitt. internat. Verein. Limnol. 1963. № 12. S. 1-57.

[25] *Черчесова С.К.* Мониторинг сообществ амфибиотических насекомых (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) бассейна реки Терек в условиях антропогенного воздействия. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва, 2004.

УДК 495.475

ИСКОПАЕМЫЕ СМОЛЫ КАВКАЗА

Ирина Дмитриевна СУКАЧЕВА
ФГБУН «Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской Академии Наук (ПИН РАН), г. Москва; e-mail: martapopowa@gmail.com

Дается краткая характеристика двух местонахождений (В. Агджакенд и Шаваршаван) ископаемых смол на территории Кавказа. Обсуждаются особенности захоронения органических включений в смолы.

Ключевые слова: *Кавказ, ископаемые смолы, насекомые, хелицеровые.*

FOSSIL RESINS OF THE CAUCASUS

I.D. SUKATHEVA

Two localities of Cretaceous amber (Caucasus Mountains - Agdzhakend and Shavarshavan) briefly characterized. Burial features of organic inclusions in fossil resins are discussed.

Keywords*: Caucasus, fossil resins, Insects, Chelicerata.*

Весь Кавказский регион в настоящее время отличается очень интересной и своеобразной природой. Как растительный, так и животный мир региона уникальны, в том числе и беспозвоночные животные. Такое своеобразие было здесь и в прошлые геологические эпохи, что наглядно подтверждают многочисленные палеонтологические находки. Как известно, древние организмы сохраняются обычно или в виде отпечатков на горных породах, или в виде включений в ископаемых смолах. Отпечатки встречаются во всех основных типах осадочных пород, как континентального, так и морского генезиса. Однако рассказать в одной статье обо всех найденных на Кавказе ископаемых просто невозможно. Мы ограничиваемся только континентальными отложениями, а среди ископаемых беспозвоночных – только членистоногими. Особенно интересная, необычная фауна беспозвоночных сохраняется в ископаемых смолах, которые могут считаться настоящими окнами в древние миры.

Смолы – это бесценный инструмент для реконструкции биоты и обстановок прошлого и динамики былого биоразнообразия. Однако надо всегда помнить, что фауна, захороненная в смолах, как ископаемых, так и современных, составляет всегда весьма специфическую выборку. Реконструкция биоты, основанная на подобных выборках, является сложной задачей, поскольку состав включений в них существенно отличен от состава членистоногих в сообществах прошлого, откуда эти включения происходят. Причины таких отличий многообразны. Во-первых, захоронение происходит в наземной, а не в водной среде, как обычно. Соответственно, экологическая селективность захоронения благоприятствует сохранению наземных организмов, обитающих в лесах, в первую очередь древесных насекомых и других члнистоногих. Во-вторых, физические свойства смолы делают возможным захоронение лишь мелких объектов. На вероятность захоронения в смолах могут влиять также особенности поведения животных, например, склонность присаживаться на стволы для отдыха. Кроме того, важны условия произрастания смолопроизводящих деревьев и условия фоссилизации самой смолы, в частности, свойства почвы, куда первоначально попадает смола с включениями, и время пребывания в ней до того, когда река размоет почву и перенесет смолу к месту окончательного захоронения (Жерихин, Сукачева, 1989) [1]. Соответственно, при анализе фауны ископаемых смол необходимо учитывать все особенности захоронения инклюзов.

Как уже говорилось, на территории Кавказа имеется очень много находок ископаемых членистоногих, всего известно 24 местонахождения: одно карбоновое, одно юрское, два меловых, 4 палеогеновых, 12 неогеновых и 4 четвертичных (Сукачева, Еськов, 2007) [2]. К сожалению, в большей части кавказских местонахождений сделаны лишь единичные находки. Одно из исключений – миоценовая фауна насекомых Вишневой Балки (Ставропольский край). Это одно из самых изученных кайнозойских энтомофаун бывшего СССР (Беккер-Мегдисова, 1964; Длусский, 1981; Сукачева, Еськов, 2007; Сукачева, 2013; Сукачева, Василенко, 2013, Сукачева и др., в печати) [3,4,2,5,6,7]. Другим исключением являются два довольно богатых местонахождения древних смол мелового периода, на которых мы остановимся подробнее. Одно из них находится на территории Азербайджана, на левом берегу р. Чаран-Чай

(= Кара-Чай) у села Верхний Агджакенд. Ископаемые смолы (ретиниты) залегают здесь в верхнемеловых глинах и песчаниках (нижний сеноман, около 100 млн лет назад) лагунного и дельтового генезиса (Жерихин, 1978) [8]. Характеристика разреза смолоносной толщи дана в работах В.П. Ренгартена (1959) [9], О.Б. Алиева (1967) [10] и других, а характеристика самих смол и их распространение в толще породы дана в работе В.В. Жерихина (1978) [8]. Поэтому мы остановимся только на фаунистическом составе и количестве инклюзов. Выяснилось, что в материале, собранном экспедицией Палеонтологического Института АН СССР в 1974 году, необычайно высоко содержание органических включений (инклюзов). Примерно в 170 г полупрозрачных и прозрачных смол содержится свыше 100 остатков беспозвоночных. Более точное определение затруднено тем, что смолы по большей части мутные и недостаточно прозрачные, а найденные остатки по большей части фрагментарны. Среди насекомых до семейств определены лишь тараканы, равнокрылые, полужесткокрылые, сеноеды, трипсы, жесткокрылые, двукрылые и перепончатокрылые. Из хелицеровых определены только пауки и клещи (Жерихин, 1978) [8]. К сожалению, фауна смол Агджакенда все еще слабо изучена, и дать ее экологическую характеристику пока затруднительно. Вероятно, смолы транспортировались водой с возвышенностей и в основном происходят с деревьев, росших вдоль рек. Наиболее обильны в них двукрылые, также многочисленны Homoptera и Coleoptera, а Hymenoptera на удивление редки (Rasnitsyn et al., 2016) [11]. Пока можно лишь отметить некоторые особенности смол Агджакенда и сохранности в них инклюзов. Так, В.В. Жерихин (1978) [8] отмечает, что янтари Агджакенда весьма необычны в тафономическом отношении – в них аномально высокая доля крупных насекомых, что создает дополнительные проблемы с корректным сопоставлением их фауны. Интересно, что несмотря на довольно обильные сборы, в фауне этих смол не найдены остатки ручейников, достаточно обычные в других меловых смолах, например на Таймыре. Кроме того, нередко наблюдаются признаки разложения инклюза, нечастые в других смолах (Жерихин и др., 2008: С. 204) [12]. Очевидно, эти процессы происходили вскоре после попадания животного в смолу. Они могут свидетельствовать об относительно низкой бактерицидной активности агджакендской смолы.

Второе местонахождение находится в Армении, в районе с. Шаваршаван (= Котагех), где ископаемые смолы (ретиниты) залегают в песчанистых глинах с редкими фрагментами обугленной древесины и раковинами моллюсков (Богачев, 1937) [13]. Возраст смолоносной толщи Шаваршавана также считается раннемеловым и относится к коньякскому ярусу (Алиев, 1977) [14]. Собраны эти смолы были так же в 1974 г. экспедицией Палеонтологического Института АН СССР и по предварительным определениям докт. г.-м. наук С.С. Савкевича (ВСЕГЕИ) не идентичны по составу смолам из Агджакенда (личн. сообщ.). Точное определение материала затруднено сильным окислением поверхностей образцов. Характеристика смол также дана в работе В.В. Жерихина (1978) [8]. В отличие от смол Агджакенда, инклюзы в смолах Шаваршавана довольно редки, но не исключено, что часть из них была не найдена из-за малой прозрачности образцов. К настоящему времени из насекомых найдены лишь единичные сеноеды и двукрылые, а из хелицеровых единственный остаток паука. На основании таких малочисленных сборов сказать что-либо конкретное о фауне смол Шаваршавана пока невозможно.

Новые материалы из этих двух очень интересных и необычных местонахождений должны пролить свет на особенности меловой фауны Кавказа.

Литература

[1] *Жерихин В.В., Сукачева И.Д.* Закономерности захоронения насекомых в смолах. // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. Межд. геол. конгр. XXVIII сессия. Докл. сов. геол. М.: Наука. 1989. С. 84 – 92.

[2] *Сукачева И.Д., Еськов К.Ю.* Ископаемые энтомофауны Кавказа// В сб. «Актуальные проблемы экологии». Матер. конф. «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия», Владикавказ, 2007. С.57-65.

[3] *Беккер-Мегдисова Е.Э.* Третичные равнокрылые Ставрополья // Тр. ПИН, 1964. Т. 104. С. 1-114.

[4] *Длусский Г.М.* Миоценовые муравьи (Hymenoptera, Formicidae) фауны СССР. в: В.Н. Вишнякова, Г.М. Длусский, Л.Н. Притыкина. Новые ископаемые насекомые с территории СССР. Тр. ПИН, 1981. Т. 183. С. 64-82.

[5] *Сукачева И.Д.* Особенности фауны ручейников (Trichoptera) миоцена Ставрополья (с учетом данных по другим группам насекомых) // Проблемы во-

дной энтомологии России / Мат. X (2) Трихоптерол. симпоз. Владикавказ, 2013. С. 54-60.

[6] *Сукачева И.Д., Василенко Д.В.* Ручейники (Trichoptera) в лимнической фауне с юры по миоцен // Матер.V Всеросс. симпоз. по амфибиот. и водным насекомым. Борок. 2013. С. 200-206.

[7] *Сукачева И.Д., Иванов В.Д., Мельницкий С.И., Аристов Д.С.* Ручейники (Trichoptera) из среднего миоцена Ставрополья // Палеонтологический журнал (в печати).

[8] *Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). // Тр. Палеонтол. Инст. Т. 165. 1978. 197 с.

[9] *Ренгартен В.П.* Стратиграфия меловых отложений Малого Кавказа // В кн.: Региональная стратиграфия СССР. Т. 6. М.: Изд-во АН СССР. 1959. 540 с.

[10] *Алиев О.Б.* Стратиграфия и фауна меловых отложений северо-восточной части Малого Кавказа (междуречье Кошкаргай – Тертер) (Азербайджанская ССР). // В кн.: Стратиграфия меловых отложений северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджанская ССР). Баку. Изд-во АН Аз ССР. 1967. С. 127–132.

[11] *Rasnitsyn A.P., Bashkuev A.S., Kopylov D.S., Lukashevich E.D., Ponomarenko A.G., Popov Yu.A., Rasnitsyn D.A., Ryzhkova O.V., Sidorchuk E.A., Sukatsheva I.D., Vorontsov D.D.* Sequence and scale of changes in the terrestrial biota during the Cretaceous (based on materials from fossil resins). Cretaceous Research 61. 2016. P. 234 – 255.

[12] *Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П.* Введение в палеоэнтомологи // М.: КМК. 2008. 371 с.

[13] *Богачев Г.В.* Месторождение копала в Иджеванском районе. // Мин. сырье, № 7 – 8. 1937. С. 72 – 75.

[14] *Алиев О.Б.* Новые данные о возрасте копалоносной свиты на Малом Кавказе. // Изв. АН Аз ССР. Сер. наук о землях. №. 1. 1977. С. 3–10.

УДК 595.745

РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA) В БИОЦЕНОЗЕ РЕКИ ХАЗНИДОН (БАССЕЙН Р. ТЕРЕК, СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

Людмила Андреевна ХАЗЕЕВА,
Инна Ивановна КОРНОУХОВА
Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова,
г. Владикавказ. e-mail: xazeeva_07@mail.ru

В статье приводится видовой состав ручейников реки Хазнидон, наряду с отрядами поденок, веснянок и двукрылых. Также отмечена необходимость проведения в дальнейшем мониторинга.

Ключевые слова: *ручейники, река Хазнидон, мониторинг.*

THE CADDISFLIES (TRICHOPTERA) IN THE BIOCENOSIS OF THE HAZNIDON RIVER (THE TEREK RIVER BASIN, NORTH CAUCASUS)

L.A. HAZEEVA, I.I. KORNOUKHOVA

The article presents the species composition of the amphibiotic insects of the river Haznidon, including the members of the order Trichoptera. The necessity of further monitoring was also noted.

Key words*: caddis flies, Haznidon river, monitoring.*

Река Хазнидон – левый приток р. Ираф (Урух) – формируется в ледниках и снежниках Северного Склона Сугана – Дигорского хребта, на высоте более 3000 м.

Общая протяжённость реки 44 км, площадь её водосборного бассейна – 232 км2, впадает в реку Урух. Питание в основном ледниковое. Нижнее течение реки Хазнидон выходит на предгорную равнину [1]. Самой многоводной река бывает в июне-июле. В этот период расход воды реки достигает 12 и более м3/сек, а к осени постепенно уменьшается. По данным многолетних наблюдений февраль самый маловодный месяц, когда средний месячный расход воды падает до 0.40 м^3/сек. [3].

Наблюдения за рекой Хазнидон ведутся с 1976 - 1999гг. И.И. Корноуховой, а 2003 Л.А. Хазеевой [2]. Наши исследования проводились в горном районе, на высоте 1000 м. над уровнем моря, в основном в весеннее-летний период, экспедиционным методом.

Температура воды в истоках реки довольно низкая 3-6 градусов, что обычно для рек с ледниковым питанием. Скорость течения реки 1,3 – 1,5 м.3 сек. Дно реки каменистое.

От общего количества выявленных нами амфибионтов – 22 вида из 4 отрядов, 11 семейств и 15 родов – ручейники составляют 36,4 процента – 8 видов принадлежащих к 4 родам и 4 семействам – Rhyacophila aliena Mart., *Rhyacophila subnubila* Mart., Rhyacophila nubile Zett., *Hydropsyche martynovi* Bots., *Hydropsyche pellucidula* Curt., *Hydropsyche sciligra* Mal., *Glossosoma capitatum* Mart., *Drusus caucasicus* Ulm.. Ручейники (Trichoptera), как и подёнки (Ephemeroptera) превалируют в биоценозе реки Хазнидон. А факт обнаружения видов ручейников принадлежащих сем. Rhyacophilidae говорит об исключительной чистоте водоёма.

В биоценозе реки Хазнидон нами также установлены – Подёнки (Ephemeroptera) – 36,4 процента; Веснянки (Plecoptera) – 18,2 процента; Двукрылые (Diptera)– 9,0 процентов от общего числа видов. Данные сведены в таблицу 1.

Таблица 1

Систематический состав амфибиотической энтомофауны реки Хазнидон

Семейства	**Виды**
Отряд Trichoptera – Ручейники	
Сем. Rhyacophilidae	
	Rhyacophila aliena Mart.
	Rhyacophila subnubila Mart.
	Rhyacophila nubila Zett.
Сем. Glossosomatidae	
	Glossosoma capitatum Mart.

Сем. Hidropsychidae	
	Hydropsyche martynovi Bots.
	Hydropsyche pellucidula Curt.
	Hydropsyche sciligra Mal.
Сем. Limnephilidae	
	Drusus caucasicus Ulm.
Отряд Ephemeroptera – Подёнки	
Сем. Baetidae	
	Baetis rhodani Pictet
	Nigrobaetis pumilus (Burm.)
	Nigrobaetis niger (L,)
Сем. Heptageniidae	
	Ecdyonurus venosus (Fabr.)
	Rhithrogena laciniosa Sinit.
	Iron znojkoi Tshernova
	Iron caucasicus (Tshernova)
	Iron fuscus Sinit.
Отряд Plecoptera – Веснянки	
Сем. Capniidae	
	Capnia nigra Pictet
Сем. Perlodidae	
	Perlodes microcephala (Pict.)
	Isoperla caucasica Balin.
Сем. Perlidae	
.	*Perla caucasica* Guer.-Men
Отряд *Diptera* –Двукрылые	
Сем.Blepharoceridae	
	Blepharocera fasciata West.
Сем. Chironomidae	
	Diamesa insignipes Kieffer

Анализируя таб.1 можно отметить: 8 видов подёнок (Ephemeroptera) относящихся к 5 родам и 2 семействам; веснянок (Plecoptera) 4 вида, из 4 родов и 3 семействам; двукрылые (Diptera) нами установлены в количестве 2 видов, из 2 родов и 2 семейств.

По особенностям экологии отмечаемые нами виды являются стенотермными, стенооксибионтными, олигосапробами и литореофилами.

Гидробионты бассейна реки Хазнидон имеют большое значение для дальнейшего экологического исследования. Необходимо продолжать вести мониторинг, как гидрофауны, так и экологии в верховьях реки и на всей её протяжённости, а также её притоков.

Литература

[1] *Корноухова И.И., Хазеева Л.А.* Амфибиотические насекомые бассейна реки Урух (Северный Кавказ) //Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран» Материалы III Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым (2007). – Воронеж 2007. – С.152-158.

[2] *Корноухова И.И., Хазеева Л.А.* Амфибиотические насекомые бассейна реки Хазнидон. //Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России». – Владикавказ, 2005. – С. 96-98.

[3] *Дз.М. Пхалагова Пхаллагова Д.М.* Химическая характеристика воды рек Северной Осетии // Известия ин-та. истории, экономики и литературы при Совете Министров СО АССР. Орджоникидзе, 1973. 360 с.

УДК 595.745 (470.6)

РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA) В СОСТАВЕ ЗОБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ВОДОТОКОВ БАССЕЙНА РЕКИ БЕЛАЯ (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

Максим Игоревич ШАПОВАЛОВ,
Максим Александрович САПРЫКИН,
Роман Камильевич САДЫКОВ
Адыгейский государственный университет, г. Майкоп,
e-mail: maksimshapovalov1@rambler.ru; trichodina@mail.ru

Фаунистический список зообентоса водотоков бассейна реки Белой включает 196 видов. Амфибиотические насекомые являются центральным фаунистическим и биоценотическим компонентом зообентоса обследованных водотоков (83%). Ручейники в изученных водотоках представлены 26 видами. Представлены количественные показатели развития (численность и биомасса) ручейников в изучаемых водотоках.

Ключевые слова: *ручейники, зообентос, численность, биомасса, река Белая, Северо-Западный Кавказ.*

THE CADDISFLIES (TRICHOPTERA) IN ZOOBENTHOS COMMUNITIES OF THE WATERCOURSES OF THE RIVER BELAYA BASIN (NORTH-WEST CAUCASUS)

The faunistic list of zoobenthos in the Belaya river basin includes 196 species. Amphibiotic insects are the Central faunal and biocenotic component of zoobenthos in the surveyed watercourses (83%). Brooks in the studied watercourses are represented by 26 species. Quantitative indicators of development (number and biomass) of Brooks in the studied watercourses are presented.

Keywords: *caddis flies, zoobenthos, abundance, biomass, Belaya river, Northwest Caucasus.*

Река Белая – левый приток реки Кубани второго порядка, с высоким расходом воды. Общая длина реки – 277 км. Течение реки определяется границей Западного и Северо-Западного склонов на Большом Кавказе. Истоки р. Белая находятся на склонах горного массива Фишт-Оштен.

Река Белая принимает более 3000 притоков с различным режимом стока. Особое значение для природно-ландшафтного комплекса в бассейне р. Белая имеют малые реки и ручьи, общей протяженностью ~ 7000 км. Исследованные нами водотоки располагаются в предгорной и низкогорной зонах. Отличительной особенностью малых рек является непостоянный водный режим, который достигает максимума весной. Гидрологические характеристики водотоков - ширина русел в пределах 0,5- 4м, максимальная глубина - 0,3 м. Характерным для бассейна является неравномерность гидрографической сети: наибольшей густоты речная сеть достигает в горных зоне: коэффициент густоты речной сети - 1,5 км/км² (в среднем по зоне 0,7-0,9 км/км²); в предгорной зоне - 0,6-0,7 км/км² и, наконец, на равнинном участке снижается до 0,2 - 0,5 км/км² [1].

Материалом для настоящей работы, послужили качественные и количественные пробы зообентоса собранные в период 2008-2017 гг. Пробы отбирались на мониторинговых станциях на реках Белая, Курджипс, Пшеха и 26 основных притоках. Объем собранного материала составил: количественные пробы – 504, качественные пробы – 14526 экз. Качественные сборы зообентоса проводили гидробиологическим сачком. Количественные пробы бентоса отбирались бентометром конструкции Садовского [2], с площадью покрытия дна 0,05 м², высота 50 см. Данный бентометр удобно использовать в условиях мелководных быстротекущих рек. Показатели средней численности и биомассы таксономических групп зообентоса определяли на основе всех проб собранных за период исследований, исключая периоды паводков, во время которых значительно меняется фоновый состав и структура зообентосных сообществ.

В ходе проведенных исследований в составе бентофауны р. Белой и ее притоков (2008 – 2017гг.) зарегистрировано 16 макротаксонов зообентоса: Turbellaria, Gordiacea, Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Amphipodae и Decapodae, Hydrachnida, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Heteroptera, Odonata, Coleoptera, Neuroptera, Diptera. Всего определено 196 видов беспозвоночных. Биоразнообразие бентосных организмов исследованных водотоков поддерживается представителями амфибиотических и водных насекомых (83%). Амфибиотические насекомые - центральный фаунистический и биоценотический компонент зообентоса в изученных нами водотоках бассейна р. Белой. Это

высокоадаптированные, с высокой частотой встречаемости и массовым развитием организмы, способные успешно развиваться «даже в экстремальных условиях горных потоках». Среди представителей зообентоса в бассейне р. Белая доминируют представители следующих отрядов: веснники (Plecoptera) - 23 вида, поденки (Ephemeroptera) - 21 вид, ручейники (Trichoptera) -26 видов, жесткокрылые (Coleoptera) - 27 видов, двукрылые (Diptera) - 44 вида.

Ручейники входят в число ведущих групп гидробионтов исследованных рек, в бентосе присутствуют в стадии личинки и куколки. В составе зообентоса водотоков бассейна реки Белая, зарегистрировано 26 видов ручейников. Наибольшее число видов отмечено из семейств Limnephilidae (7 видов), Hydropsychidae (3 вида), Rhyacophilidae (3 вида), Hydroptilidae (3 вида). Другие семейства представлены 1-2 видами (таблица 1).

Таблица 1

Видовой состав ручейников водотоков бассейна реки Белая

Семейство	Род	Вид
Rhyacophilidae	*Rhyacophila* Pictet, 1834	1. *R. fasciata* Hagen, 1859
		2. *R. nubila* Zetterstend, 1840
		3. *R. subovata* Martynov, 1913
Glossosomatidae	*Glossosoma* Curtis, 1834	4. *G. capitatum* Martynov, 1913
Hydroptilidae	*Hydroptila* Dalman, 1819	5. *H. angustata* Mosely, 1939
		6. *H. forcipata* Eaton, 1873
	Agraylea Curtis, 1834	7. *A. sexmaculata* Curtis, 1834
Philopotamidae	*Wormaldia* McLachlan, 1865	8. *W. khourmai* Schmid, 1959
	Wormaldia McLachlan, 1865	9. *W. joosti* Kumanski, 1980
Psychomyiidae	*Psychomyia* Latreille, 1829	10. *P. pussilla* (Fabricius, 1781)
Polycentropodidae	*Plectrocnemia* Stephens, 1836	11. *P. latissima* Martynov, 1913
	Polycentropus Curtis, 1835	12. *P. auriculatus* Martynov, 1926
Hydropsychidae	*Hydropsych*e Pictet, 1834	13. *H. acuta* Martynov, 1909
		14. *H. angustipennis* Curtis, 1834
		15. *H. sciligra* Malicky, 1977
Brachycentridae	*Micrasema* MacLachlan, 1876	16. *M. bifoliatum* Martynov, 1925

Apataniidae	*Apatania* Kolenati, 1848	17. *A. subtilis* Martynov, 1909
Limnephilidae	*Grammotaulius* Kolenati, 1848	18. *G. nitidus* (Muller, 1764)
	Drusus Stephens, 1837	19. *D. simplex* Martynov, 1927
	Limnephilus Leach, 1815	20. *L. decipiens* (Kolenati, 1848)
		21. *L. flavicornis* (Fabricius, 1787)
		22. *L. microdentatus* Martynov, 1913
		23. *L. peculiaris* McLachlan, 1875
	Potamophylax Wallengren, 1891	24. *P. latipennis* (Curtis, 1834)
Sericostomatidae	*Schizopelex* MacLachlan, 1876	25. *S. cachetica* Martynov,1913
Goeridae	*Silo* Curtis, 1830	26. *S. proximus* Martynov, 1913

Количественные показатели развития ручейников в изучаемых водотоках представлены в таблице 2.

Таблица 2

Численность и биомасса личинок ручейников в мониторинговых водотоках бассейна реки Белой (в экз./м²) (2008-2017 гг.)

Водоток	**Численность (экз./м²)** min-max / ср.	**Биомасса (г/м²)** min-max / ср.
Майкопская	10-42 / 19	0.02-2.5 / 0.4
Лучка	10-140 / 72	0.17-1.14 / 0.47
Бзыха	10-460 / 106	0.01-1.5 / 0.46
Сюк	5-65 / 20	0.027-2.1 / 0.48
Коваленко	10-55 / 31	0.02-2.6 / 1.03
Хамышинка	5-310 / 92	0.005-2.2 / 0.75
Мишоко	5-115 / 50	0.06-1.2 / 0.4+

Липовая	5-25 9	0.01-1.0 0.32
Фюнтв	10-185 72	0.1-1.8 0.46
Дах	5-10 8	0.01-0.3 0.14

В отдельных водотоках значительной численности достигали личинки Trichoptera (в среднем 106 экз./м²), на отдельных участках р. Бзыха численность данной группы организмов могла доходить до 460 экз./м². Высокая численность данной группы беспозвоночных отмечена также в р. Хамышинка (310 экз./м²).

Литература

[1] *Мельникова Т.Н., Комлев А.М.* Водоносность рек Северо-Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во «Качество», 2003. 132 с.

[2] *Якимов А.В., Шаповалов М.И., Львов В.Д., Черчесова С.К.* О методике сбора бентоса в горных малых реках и ручьях Кавказа // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах: материалы V Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым / Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Издательство «Филигрань», 2013. С. 247-250.

УДК 595.745 (470.64)

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ЛИЧИНОК BERAEA ROSTRATA MARTYNOV, 1913 (BERAEIDAE) НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

[1]Андрей Владимирович ЯКИМОВ,
[2]Инна Ивановна КОРНОУХОВА,
[2]Сусанна Константиновна ЧЕРЧЕСОВА,
[3]Владимир Дмитриевич ЛЬВОВ

[1]КБРО по рыболовству и сохранению ВБР Западно-Каспийского филиала ФГБУ «Главрыбвод», e-mail: yakimov_andrei@mail.ru;
[2]Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова, Владикавказ, e-mail: cherchesova@yandex.ru;
[3]Чегемский форелевый рыбоводный завод филиала ФГБУ «Главрыбвод»

Приведены сведения о новой находке ручейника Beraea rostrata Martynov, 1913 (Trichoptera: Beraeidae) в пределах Кабардино-Балкарской Республики. Приведено краткое описание личинок данного вида.

Ключевые слова: *ручейники, семейство Beraeidae, Beraea rostrata Martynov, водоемы, Кабардино-Балкарская Республика.*

ON THE DISTRIBUTION OF LARVAE OF BERAEA ROSTRATA MARTYNOV, 1913 (BERAEIDAE) IN THE NORTH CAUCASUS

A.V. YAKIMOV, I.I. KORNOUKHOVA,
S.K. CHERCHESOVA, V.D. L'VOV

The information about the new discovery of the caddis flies Beraea rostrata Martynov, 1913 (Trichoptera: Beraeidae) in the Kabardino-Balkarian Republic is given. A brief description of the larvae of this species is given.

Keywords*: caddis flies, Beraeidae family, Beraea rostrata Martynov, reservoirs, Kabardino-Balkaria Republic.*

Введение**.** Отряд амфибиотических насекомых Ручейники (Trichoptera) – приметный компонент бентофауны рек, ручьев и реже озер, стариц и водохранилищ [1]. Они широко распространены практически

на всех континентах (кроме Антарктиды), архипелагах и островах [2]. Стоит отметить, что только на территории горной страны Кавказ их известно более 250 видов [3-5]. При этом лишь для 1/3 из них известны предимагиальные стадии развития [5].

Данное исследование – итог таксономической обработки специально отобранных проб, в результате которого были обнаружены неописанные личинки ручейника *Beraea rostrata* Martynov (семейство Beraeidae), известные только по имагиальным стадиям развития [2].

Следует отметить, что имаго семейства Beraeidae для фауны Кавказа известны еще с начала XX века и указаны в работах А.В. Мартынова (цит. по: И.И. Корноухова) [4]. Имаго *Beraea rostrata* Martynov, 1913 было описано из проб, собранных по Военно-Грузинской дороге.

Впервые в Российской Федерации он зарегистрирован в 1988 году (Геленджикский район, р. Джанхот, 1,5 км выше с. Прасковеевка; сборщик: Григоренко, 09.06.1988 г.»; 2 ♂♂, 2 ♀♀) [5].

Всего для данного семейства из водоемов Кавказа указано 4 вида, из которых 3 принадлежат роду Ernodes. При этом личинки описаны только для 1 вида – *E. palpatus* (Martynov, 1909).

Материал и методы исследования**.** Материалом для статьи послужил таксономический анализ гидрологических сборов, произведенных при помощи сети Киналева (рис. 1) при оценке негативного воздействия головного водозаборного сооружения Баксанской ГЭС (с.п. Заюково, Баксанский муниципальный район Кабардино-Балкарской Республики, высота 624 м над ур.м.; 43º35›, 43º17›). При проведении отбора количественных проб для обоснования необходимости устройства рыбозащитных сооружений на головном сооружении Баксанской ГЭС устанавливалась сеть Киналева с экспозицией 10, 15, 20 минут, в зависимости от времени года. В ходе специальных исследований по оценке степени негативного воздействия на водные биологические ресурсы реки Баксан было отобрано 7 количественных и 23 качественных проб.

Гидробионты фиксировались 4% раствором формалина или 70º этиловым спиртом. Определение беспозвоночных производилось при помощи современных справочных пособий [2, 7]. Фотографирование водных беспозвоночных производилось при помощи цифровой фотокамеры «Samsung 630».

Рис. 1. Установка сети Киналева в меженный период для количественной оценки дрифтующих организмов

Результаты исследования. В результате камеральной обработки дрифтерных проб была обнаружена ларвальная стадия развития одного из редких и эндемичных видов ручейников Северного Кавказа – *Beraea rostrata* Martynov (семейство Beraeidae). Основные признаки личинки отображены на рисунках 2-4.

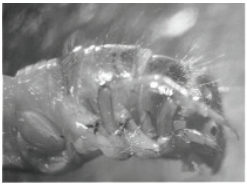


Рис. 2. Cephalon, torax и 1 сегмент abdomen личинки Beraea rostrata Martynov (ориг.)

Рис. 3. Передний конец тела личинки Beraea rostrata Martynov, дорзально (ориг.)

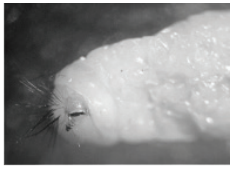


Рис. 4. Задний конец тела личинки Beraea rostrata Martynov, латерально (ориг.)

Личинки *B. rostrata* Martynov найдены 23.03.2008 г. в дрифте реки Баксан, у головного сооружения Баксанской ГЭС (с.п. Заюково) (рис. 5). Характерные признаки следующие: длина тела 7,8-9,2 мм; домики узкие, длинные из мелких песчинок, слегка изогнутые (16-18 мм длиной); голова практически одноцветная красно-коричневой окраски (рис. 2, 3); абдоминальные жабры не развиты; коготок анальной ножки с 2 торчащими добавочными крючками (рис. 4).

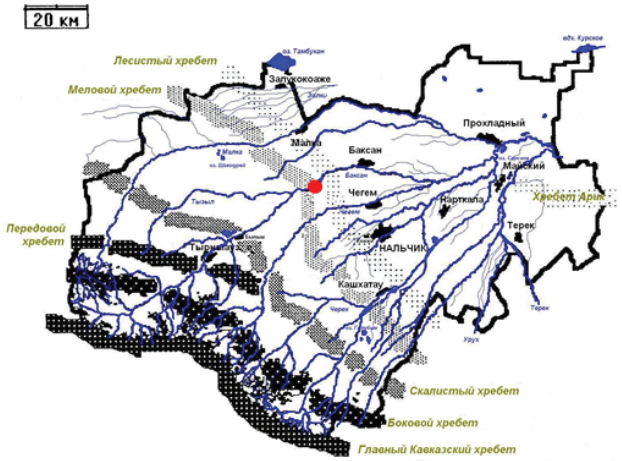


Рис. 5. Место обнаружения личинок *Beraea rostrata* Martynov
(Картографическая основа по: А.В. Купцова)

Заключение. В результате таксономического анализа специально отобранных гидробиологических проб была установлена личиночная стадия развития одного из редких эндемичных видов ручейников – *B. rostrata* Martynov. По имаго он известен в основном из Грузии и Северной Осетии. Наша находка свидетельствует о более широком распространении *B. rostrata* Martynov. Ограниченность материала по данному виду пока не позволяет установить границы ареала и выявить особенности биологии изучаемого вида ручейника. Куколочная стадия развития *B. rostrata* Martynov также остается не исследованной.

Литература

[1] *Корноухова И.И.* Фауна ручейников Кавказа // Latvijas Entomologs. № 29. Riga: Zinatne, 1986. С.60-84.

[2] *Иванов В.Д., Григоренко В.Н., Арефина Т.И.* Ручейники (Trichoptera) / Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. СПб: ЗИН РАН, 2001. С.54-55, 432-433.

[3] *Касымов А.Г.* Пресноводная фауна Кавказа. Баку: ЭЛМ, 1972. 300 с.

Корноухова И.И. Ручейники Большого Кавказа. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: ЗИН, 2002. 40 с.

[4] *Григоренко В.Н., Иванов В.Д., Мельницкий С.И.* Новые данные по фауне ручейников (Trichoptera) Кавказа // Проблемы водной энтомологии России и современных стран: Материалы III Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2007. С.74-84.

[5] *Черчесова С.К., Катаев С.В., Бясов В.О., Бзыков А.В., Джиоева И.Э.* К изучению фауны амфибиотических насекомых рек Северной Осетии // Известия Горского государственного аграрного университета. Т. 49, №№. 1-2. Владикавказ: Горский государственный аграрный университет, 2012. С.421-423.

[6] *Лепнева С.Г.* Ручейники. Личинки и куколки подотряда Цельнощупиковых (Integripalpia) / Фауна СССР. М.-Л.: Изд-во «Наука». Т II, вып. 2. 1966. С.11, 518-530.

УДК 595.745 (470.64)

РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA) ПРЕДГОРЬЯ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ

[1]Андрей Владимирович ЯКИМОВ, [2]Владимир Дмитриевич ЛЬВОВ, [3]Розалина Альбертовна КЯРОВА [4]Диана Валерьевна ТАМАНОВА, [4]Анжела Мерабовна ПУХАЕВА

[1]КБРО по рыболовству и сохранению ВБР Западно-Каспийского филиала ФГБУ «Главрыбвод», г. Нальчик, e-mail: yakimov_andrei@mail.ru;
[2]Чегемский форелевый рыбоводный завод филиала ФГБУ «Главрыбвод»;
[3]МКОУ СОШ 4, п. Чегем. 4Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова, Владикавказ

В статье приведены сведения о современном состоянии фауны ручейников предгорья Кабардино-Балкарской Республики (КБР). Приведен перечень установленных видов ручейников. Даны эколого-биологические сведения о выявленных видах ручейников.

Ключевые слова: *трихоптерофауна, реки, ручьи, старицы, Кабардино-Балкарская Республика.*

THE CADDISFLIES (TRICHOPTERA) IN THE FOOTHILLS OF THE KABARDINO-BALKARIAN REPUBLIC

A.V. YAKIMOV, V.D. L'VOV, R.A. KIAROVA, D.V. TAMANOVA, A.M. PUHAEVA

The article contains information about the current status of caddis flies in the foothills of the Kabardino-Balkarian Republic (KBR). The list of established species of caddis flies is given. There are given ecological and biological information about the identified species of caddis flies.

Keywords*: trichoptera fauna, rivers, streams, old people, Kabardino-Balkaria Republic.*

Введение. Ручейники – сравнительно небольшой по количеству видов отряд насекомых, в основной своей массе населяющих реки и ручьи. Они, в отличие от большинства других гидробионтов, устраивают ловчие сети или конструируют домики.

Значительная часть видов ручейников – эндемики той или иной речной системы горных стран, к коим относится и Кавказ. Так, по данным трихоптерологов [1-8], на Кавказе отмечено более 300 видов ручейников, из которых более 60 % – обитают только в Северо-Кавказском регионе. Несмотря на уникальность, фауна ручейников Кавказа до сих пор слабо изучена. Достаточно отметить, что у большинства «кавказских» видов ручейников ни личиночная, ни куколочная стадии развития не изучены или вообще неизвестны [4, 8]. Вышеизложенное можно отнести и к фауне ручейников КБР, которая исследована отрывочно.

Материал и методы исследований. Материалом для работы послужили сборы ручейников, проведенных на различных участках основного русла основной реки предгорной зоны КБР р. Нальчик и ее многочисленных притоках за 2005-2017 гг. Определение ручейников велось по соответствующим справочным пособиям [4-8].

Река Нальчик – приток II порядка р. Черек и V – р. Терек. Ее исток-родник расположен на северном склоне Скалистого хребта на высоте 2660 м над ур.м. Длина реки 54 км. Площадь водосбора 440 км^2. Верховье протекает по буковому лесу и носит название «Хара». В нижнем течении русло реки и пойма претерпела значительные изменения: древесно-кустарниковая растительность практически сведена, русло спрямлено, борта реки одамбированы. Питание родниковое, с паводковым режимом в весенне-летнее время.

Результаты исследования. Анализ материала позволил установить 15 видов из 9 семейств (Hydropsychidae, Limnephilidae, Goeridae, Sericostomatidae, Hydroptilidae, Glossosomatidae, Rhyacophilidae, Ecnomidae и Polycentropodidae). Это Hydropsyche contubernalis, H. instabilis, H. pellucidula, Drusus simplex, Kelgena kelensis, Halesus digitatus, Limnephilus flavicornis, Goera pilosa, Schizopelex cachetica, Hydroptila femoralis, Glossosoma capitatum, Agapetus oblongatus, Rhyacophila subovata, Ecnomus tenellus и Plectrocnemia latissima. Практически ½ выявленных видов – эндемики и субэндемики Кавказа (D. simplex, K. kelensis, H. digitatus, S. cachetica, A. oblongatus, Rh. subovata, P. latissima), также имеются переднеазиатские элементы (G. capitatum). Остальные – широко распространенные палеаркты.

Основная масса ручейников КБР приурочена к родниковым ручьям предгорья, к лесному и лесостепному поясу. Это хорошо просматрива-

ется в фауне ручейников р. Нальчик. В верховьях реки, в буковых лесах и ольшаниках наблюдается скопление всех перечисленных видов. Однако среди ручейников имеются различия в выборе биотопов. Так, в родниковых ручьях с заиленным дном обитают личинки L. flavicornis, находящие здесь питание и строительный материал для домика. В основном русле реки, на каменисто-галечниковом субстрате обитает большинство видов. Доминируют все виды гидропсихид и гидроптила, отдавая предпочтение каменисто-галечному субстрату.

В мелководных родниковых ручьях, заросших макрофитом Veronica becabunga, в массе отмечены D. simplex, K. kelensis, H. digitatus, G. pilosa, S. cachetica, G. capitatum и A. oblongatus.

В курортных озерах г.п. Нальчик обнаружен только ручейник-стагнофил – E. tenellus, предпочитающий крупные стоячие водоемы с заиленным дном. В русле р. Нальчик и ее притоках не отмечен.

Общее количество личинок и куколок ручейников на отдельных участках р. Нальчик и родниковых притоков может доходить до 4-5 тысяч экземпляров на квадратный метр дна. При этом численность отдельных видов сильно колеблется. Так, численность риакофилы – самого крупного вида ручейника в изучаемом водоеме не превышает и 100 экз./м^2, что объясняется не только его относительно крупными размерами, но хищническим образом жизни. Гидропсихи – наиболее массовые из кольчатощупиковых ручейников в реках и ручьях предгорья и равнины КБР. Численность личинок может доходить до 1-1,5 тыс. экз./м^2, а биомасса – 22,5 и более г/м2.

Мелкие виды ручейников – G. pilosa, S. cachetica, G. capitatum и A. oblongatus, обитающие в родниках-притоках, образуют значительные скопления – до 8-9 тыс. экз./м2. Однако биомасса их не велика – до 1-3 г/м^2.

Среди ручейников преобладает группа детрито- и фитофагов, поедающих детрит и водные растения. Из альгофагов следует отметить гидроптилу. Типичный детрито-ксилофаг (потребитель древесных растительных остатков – листвы и ветвей) – лимнефилус. Риакофила и гидропсихи – хищники, причем первый ведет поиск кормовых организмов, а гидропсихи строят ловчие сети.

Практически все ручейники – превосходные строители. Из подручного материала личинки ручейников изготавливают переносные домики–чехлики, где проводят значительную часть своей жизни. Риакофила

строит свой домик из частиц в 5-20 мм, где происходит окукливание. Гидропсихи изготавливают домик из частиц до 3-5 мм. У лимнофилуса домик из раковин моллюсков и кусочов растений. Гидроптила делает свой домик, уплощенный с боков, из нитчатых водорослей. Мелкие виды ручейников, обитающих в родниковых ручьях, строят свои домики их мелких и крупных песчинок. Однако форма их различна и видоспецифична – от изогнутой трубочки (у S. cachetica, D. simplex), до полусферического (у G. capitatum).

Врагами ручейников на водных стадиях развития являются рыбы, в частности ручьевая форель и быстрянка терская – типичные обитатели верховий р. Нальчик. На личинок охотится оляпка (Cinclus cinclus), обычная оседлая птица среднего и верхнего течений р. Нальчик. Имаго ручейников – добыча птиц, пауков и насекомых-энтомофагов. Из паразитов ручейников пока известен только волосатик (Gordius aquaticus), выявленный у семи личинок рода Hydropsyche.

Заключение. 1. В экосистеме реки Нальчик и системе придаточных водоемов установлено обитание 15 видов ручейников (H. contubernalis, H. instabilis, H. pellucidula, D. simplex, K. kelensis, H. digitatus, L. flavicornis, G. pilosa, S. cachetica, H. femoralis, G. capitatum, A. oblongatus, Rh. subovata, E. tenellus и P. latissima), входящих в состав двух подотрядов, 9 семейств и 13 родов.

2. В трихоптерофауне КБР ½ выявленных видов – эндемики и субэндемики Кавказа. Гидроптила, все три вида гидропсихид, лимнофилус и гера – широко распространенные палеаркты, а глоссосома – переднеазиатский вид.

3. Самыми массовыми видами являются все виды гидропсихид, гидроптилида и гера, остальные виды в р. Нальчика и ее притоках обычны или редки.

4. Большинство выявленных видов ручейников – обитатели чистых и холодных вод родниковых ручьев. Только H. femoralis может выдерживать значительное загрязнение поверхностных вод р. Нальчик.

5. В верхнем течении р. Нальчик и примыкающей системе родниковых ручьев обнаружено совместное обитание личинок и куколок всех 15 видов ручейников. Лишь два вида (H. contubernalis и H. femoralis) встречаются на всем протяжении р. Нальчик. Проникновение вверх по течению последнего связано с нарастающим загрязнением воды в реке.

Литература

[1] *Касымов, А.Г.* Пресноводная фауна Кавказа. – Баку: ЭЛМ, 1972. – 300 с.

[2] *Корноухова, И.И.* Ручейники / Ресурсы живой фауны. Природные ресурсы и производительные силы Северного Кавказа. Т.2. Насекомые. – Изд-во РГУ. – 1984. – С.111-113.

[3] *Корноухова, И.И.* Ручейники Большого Кавказа. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – СПб.: ЗИН, 2002. – 40 с.

[4] *Лепнева, С.Г.* Ручейники. Кольчатощупиковые. Фауна СССР. Новая серия. № 88. – М.-Л., 1964. Т.1. – 560 с.

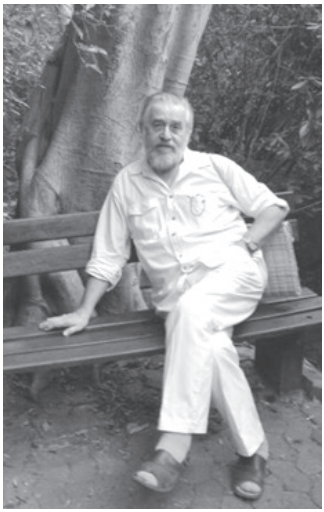
[5] *Лепнева, С.Г.* Ручейники. Цельнощупиковые. Фауна СССР. Новая серия. № 95. – М.-Л., 1966. Т.2. – 560 с.

[6] *Мартынов, А.В.* Ручейники. Определитель по фауне СССР. – Л., 1934. Т.13, ч.1. – 343 с.

[7] *Черчесова, С.К.* Амфибиотические насекомые рек Северной Осетии. Ручейники. – М.: Изд-во МСХА, 2004. – 238 с.

[8] Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.5. Высшие насекомые /под ред. С.Я. Цалолихина/. – СПб.: Наука. – 2001. – 838 с.

INVITED LECTURE



Александр Георгиевич ПОНОМАРЕНКО, доктор биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории артропод Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН, г. Москва.

УДК 574.5/575.8

ЭКОСИСТЕМЫ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ ПРОШЛОГО

Александр Георгиевич ПОНОМАРЕНКО
Палеонтологический институт имени А. Борисяка РАН, г. Москва,
E-mail: aponom@paleo.ru

Континентальные водоемы существуют на Земле с раннего докембрия, до установления в океанических бассейнах постоянной солености водоемы на континентальной и океанической коре вообще не отличались. До появления высшей растительности эрозия была очень сильной, результатом чего был плоский рельеф, отсутствие постоянных водотоков, доминирование «блуж-

дающих рек» и поверхностного стока, характеризующихся значительной мутностью. Водоемы конечного стока, часто плайя-подобные, соленые и содовые озера были необычно многочисленны, мелководны, не имели выраженной береговой линии. Морские и континентальные водоемы мало отличались по морфологии, солености и экосистемам. Первичным биоценозом и в море и в континентальных водоемах были плавающие и донные прокариотические маты и пленки. Появление эвкариотических и многоклеточных организмов мало изменило ситуацию, миллиарды лет они оставались минорным компонентом экосистем и первично распространялись в планктоне. Маты осуществляли большую часть продукции биомассы, не уступая по удельной продуктивности другим фотосинтетикам, редукция мортмассы внутри мата была весьма совершенной, хотя пастбищные трофические цепи практически отсутствовали и главными были детритные; трофическая организация древнейших экосистем была ближе к наземному типу, чем к водному. Глинистые частицы мутных водотоков при частых разливах изолировали мат от света, после чего, значительная его часть погибала. Захоронение неокисленной органики матов вело к обогащению атмосферы кислородом. Стабилизация водных бассейнов начинается после распространения в девоне высших растений, вытеснявших маты из мелководий и стабилизировавших береговую линию. Высокая мутность воды, убийственная для матов, для вертикально стоящих гелофитов была только полезна. Процесс становления водоемов современного типа был медленным и постепенным.

Ключевые слова: *экосистемы, континентальные водоемы, эволюция, маты.*

ECOSYSTEMS OF CONTINENTAL WATER BODIES OF THE PAST

Continental water bodies exists on Earth since the Early Precambrian, prior to establishing of constant salinity in ocean basins, water bodies of continental and oceanic crust were no different. Before appearence of higher plants, erosion was very strong, which results in flattened relief, lack of permanent water channels, overall dominance of wandering rivers and surface run-off characterized by high turbidity. Water bodies of ultimate drain, often playa-like, saline and soda lakes, were notably numerous, they appears to be rather shallow and did not have established coastal lines. Marine and continental reservoirs were not very different in terms of morphology, salinity and ecosystems. Primary biocenoses in both marine and continental reservoirs were represented by floating and bottom prokaryotic mats and films. Appearance of eukaryotic and multicellular organisms did not change the situation fundamentally, for milliards of years they remain minor components

in ecosystems and originally were spreading as plankton. Mats were main source of biomass production, not yielding in relative productivity to other photosynthetics, reduction of mortmass inside of mat was quite complete, thought pasture trophic chains were almost absent and main were detrital ones; trophic organization of most ancient ecosystems was closer to terrestrial type rather than to an aquatic. Clay particles of muddied water flows often isolate mats during often floods, and then main poritions of it died. Burial of non-oxidized organics from mats leads to oxygenation of atmosphere. Stabilizing of water basins started after spreading of higher plants in Devonian, which dislodged mats from shallow waters and stabilized coastline. High water muddiness, deadly for mats, was an advantage for vertically-oriented halophytes. The process leading to appearance of modern type water bodies was slow and gradual.

Keywords: *ecosystems, continental reservoirs, evolution, mat.*

Настоящая публикация подготовлена по заказу в качестве замены моей лекции на ту же тему, которая не состоялась из-за прискорбного состояния моего здоровья. Она и представляет собой лекцию, поскольку в основном содержит краткое изложение концепции эволюции водных экосистем, более подробно изложенных ранее (Дмитриев и др., 1996; Пономаренко1995, 2004, 2005, 2007, 2010, 2014, 2016, 2017). В этих работах можно найти более обширную библиографию. За последнее время не появилось существенно новых фактов, требующих пересмотра изложенных в этих публикациях гипотез, хуже того, не появились попытки их фальсификации. Заранее извиняюсь за неизбежное в данной ситуации неумеренное самоцитирование и использование отдельных текстов из предшествующих публикаций.

Эволюция экосистем до настоящего времени остается наименее разработанной частью эволюционных построений. Почти всегда соображения об эволюции экосистем сводятся к обсуждению состава соответствующей биоты, причем обычно лишь ее части, какой-нибудь конкретной группы. Конечно, изменение во времени состава биоты это тоже часть эволюции экосистем, но при этом в стороне обычно остаются именно их системные, собственные характеристики, характер трофических и иных, в частности информационных, управляющих связей и взаимоотношений внутри нее. Сказанное относится и к эволюции экосистем континентальных водоемов. Так, объемистая сводка под редакцией Дж. Грей (Gray, 1988), почти полностью состоит из описания

геологического распространения таксонов неморской биоты. Настоящая работа представляет собой попытку рассмотреть в первую очередь эволюцию именно системных свойств неморских водных экосистем, развитие “от процесса к системе” (Маргалеф, 1992). Основное внимание будет уделено древнейшим этапам развития водных экосистем, наименее знакомым гидробиологам.

Вопрос о предмете данной работы далеко не так прост, как кажется на первый взгляд. Наше понимание древних экосистем неизбежно зависит от наших знаний о строении и функционировании экосистем современных. Без использования этих знаний (актуализм) нам ничего не понять в комплексах осадочных отложений и содержащихся в них ископаемых остатках древней биоты. Однако этот перенос наших знаний о современной биоте на биоту древнюю часто перерастает в униформиатизм - молчаливое признание того, что всегда было так, как сейчас. Такой подход кажется непродуктивным. Представляется, что целесообразнее исходить из презумпции, что всегда в прошлом характер биосферы был отличен от современного, пока и поскольку не доказано обратное. Следует отметить, что в последнее время среди палеонтологов расширяется понимание нежелательности лобового униформизма, в частности и в интерпретации строматолитов (Сергеев и др., 2007). Древние и современные строматолиты оказались существенно разными, причем не только в составе биокомпонента, но в первую очередь в способе его взаимодействия с косной составляющей.

Наши представления о континентальном водоеме сложились под влиянием того, что ныне это почти исключительно реки, болота и пресноводные проточные озера. Большая часть лимнологии сформировалась при изучении расположенных на непрогибающемся дне ледниковых по происхождению озер Северной Европы. Отложения таких озер относятся к инфрафациям и почти никогда не сохраняются в геологической летописи. Древние континентальные водоемы должны были разительно отличаться от современных. Прежде всего, наиболее распространенным водоемом на континентальной коре были, если не по числу, то, по площади, эпиконтинентальные моря. При слабой связи с океаном (если уже существовал океан), они часто должны были опресняться. Озера, наоборот, в прошлом гораздо чаще, чем ныне становились конечными водоемами стока и осолонялись. Плоские, плайевые,

осолоненные или пересольные, часто содовые озера должны были быть распространены необыкновенно широко. Провести границу между разными типами водоемов на континентальной коре весьма трудно и тем труднее, чем глубже мы продвигаемся в геологическую историю. Осадки опресненных морских заливов весьма сходны с осадками озер, и их природу понять нелегко. Вопрос о морской или пресноводной природе многих палеозойских водных позвоночных остается открытым, несмотря на многолетнюю дискуссию. Тем более, это касается наиболее древних, докембрийских водоемов, осадки которых *a priori* считаются морскими без специального рассмотрения. Все это накладывает значительные ограничения на наши попытки понять и осветить историю биоты континентальных водоемов. Ниже мы будем рассматривать историю водоемов, располагавшихся на континентальной коре, обычно с существенно отличной от нормальной морской соленостью. В соответствии с принятым словоупотреблением они часто называются пресноводными, хотя некоторые из них реально были гипергалинными.

В своём анализе эволюционных изменений мы будем исходить из холистических представленийо том, что в ходе эволюции подвержены отбору не только популяции и виды, но и экосистемы, причем отбираются те экосистемы, которые способны в большей степени замыкать круговорот вещества и энергии. Поскольку в водоеме попадание на дно значительного количества органики неизбежно приводит к появлению здесь асфиксии, переработка значительной части этой органики и возвращение ее в круговорот становится невозможной, она захороняется в донных осадках и теряется для экосистемы. Поэтому будут отбираться водные экосистемы с более совершенным выеданием, т.е. более олиготрофные по первоначальному смыслу, предложенному для этого понятия А. Тинеманом (Thienemann, 1921).

Следует также обратить внимание на то, что водные экосистемы лишь в незначительной степени способны определять свою дальнейшую судьбу за счет кондиционирования среды в ходе экогенетической сукцессии. Неморские водные экосистемы могут делать это в несколько большей степени, так как вся их водная масса и большая часть связанной энергии их собственная, а не проходящая через систему, как в море. В то же время, континентальные водоёмы в гораздо большей степени контролируются тектоническим режимом и степенью эрозии

окружающей суши. Нельзя также забывать, что с точки зрения сукцессионной системы суши, экосистема водоёма лишь одна из начальных стадий гидросерии и, в этом смысле, не имеет самостоятельного характера в эволюции. Ниже мы попытаемся показать, что именно развитие противоэрозийной деятельности наземных растений было наиболее действенным фактором эволюции экосистем континентальных водоёмов, но в указанном выше смысле это внутренний фактор целостной экосистемы суши, включающей и континентальные водоёмы.

Рассмотрена будет почти исключительно история озер, сведения о других типах водоемов слишком отрывочны. Однако и озера недостаточно полно представлены в геологической летописи. Сохраняются почти исключительно отложения крупных озер, особенно озер рифтовых зон. Осадки небольших озер сохраняются лишь в активно прогибающихся обширных осадочных бассейнах или в составе аллювиального ряда. На ранних этапах сохраняются почти исключительно отложения ультрафаций, но ландшафтная зона ультрафаций была необычайно широкой.

Ниже будет предпринята попытка соотнести с геологическими и палеонтологическими данными следующие представления о ранних этапах эволюции экосистем контитнентальных водоемов. Эти представления не являются полностью оригинальными, скорее они являются лишь систематизацией представлений многих исследователей, из которых на автора наибольшее влияние оказали Д. Грей, Г.А. Заварзин и В.Н. Сергеев, хотя автор далеко не во всем с ними согласен. Эти представления в основном сводятся к следующему:

Водоемы на континентальной коре существуют со времени формирования самой континентальной коры, и их отложения сохранились достаточно хорошо для последовательного изучения, которое, однако, еще не было осуществлено.

Характер сохранившихся осадков свидетельствует о широком распространении глубоко эродированных выположенных ландшафтов с нечеткой границей между неглубокими водоемами и сушей.

Условия существования в водоемах были суровыми, но допускали существование биоты с самого раннего времени существования континентов, задолго до появления озонового экрана.

Продукция древнейшей биоты и ее захороненная часть были достаточны для формирования «кислородных оазисов», а затем и для оксигенизации всей атмосферы.

Биота континентальной и морской частей гидросеры была существенно единой по крайней мере до времени морской «аграрной революции» близь границы фанерозоя. Первая специфически пресноводная группа – эвтикарциноиды - известны уже в конце кембрия.

На континентах «аграрная революция» задержалась по сравнению с морями. Ее начали олигохеты и членистоногие, а завершили трахеофиты с образованием в конце девона почвенного покрова современного типа и лесных экосистем.

Фауна почвенных беспозвоночных почти сравнилась по эволюционному уровню с современной раньше, чем на Земле в заметном количестве появились сосудистые растения. «Входа на сушу», в действительности, не было.

Водоемы плакатов каменноугольного и раннепермского времени представляли собой вымершую экосистему, в которой роль гелофитов играли деревья высотой в десятки метров. Поверхность водоемов была покрыта толстой губчатой торфоподобной массой из веток, листьев и коры лепидофитов, на которой обитала значительная часть биоты того времени. Из ее представителей многие были способны обитать и в воздушной и водной среде.

В средней-поздней перми и в раннем триасе в результате термических кризисов на месте сплошной сплавины возникают отдельные плавающие острова, роль каракасов которых играли полушниковые плауны метровой размерности. Крупные хвощи оставались гелофитами.

В триасе разнообразие и обилие наяд постепенно нарастает и в самом его конце они начинают доминировать в ориктоценозах. Плавающие острова, судя по размерам плаунов-каракасообразователей, становятся меньше по размерам, но они еще составляли большую часть биомассы водоемов. Биомасса плавающих островов составляла основу питания динозавров-завропод. Среди насекомых увеличивалось разнообразие нектических форм.

Распространение семенных и, особенно, покрытосеменных растений стабилизировало стоки поступление в водоемы биогенов, морфометрия водоемов и береговая линия стабилизировались. Биота все плотнее заселяла толщу воды, а затем и дно. Судя по строению зубных систем, утконосые и рогатые динозавры перешли на питание прибрежными гелофитами.

Важный вопрос в понимании эволюции пресноводной биоты – это время возникновения ее специфики, время когда сформировалась специфическая для этого типа водоемов экосистема. Есть основания полагать, что это произошло только в фанерозое, хотя история водоемов на континентальной коре уходит глубоко в криптозой. Мы можем говорить о специфике озерной биты только для менее одной пятой всего времени существования континентальных бассейнов.

Поскольку публикация рассчитана не только на палеонтологов, представляется целесообразным кратко описать геологическую историю Земли. Земля как планета возникла более 4,5 миллиардов лет, всего через несколько десятков миллионов лет после возникновения солнечной системы. К этому времени прекращается бомбардировка Земли крупными планетозималями и начинается формирование земной коры. Древнейший период эволюции жизни традиционно называется докембрием или криптозоем, временем скрытой жизни. Он занимает почти 7/8 времени существования Земли как планеты. Ныне это название является анахронизмом, мы очень многое, хотя и меньше, чем хотелось бы, узнали о древнейших этапах эволюции жизни. Отрезок времени с 3,6 до 2,5 млрд лет называется археем, за археем идет протерозой, он заканчивается рифеем, а верхний рифей называется эдиакарием или вендом, С 0,54 млрд лет назад начинается фанерозой, время явной жизни, подразделяющийся на палеозой, мезозой и кайнозой, в палеозое часто выделяют ранний палеозой в составе кембрийского, ордовикского и силурийского периодов, поздний палеозой начинается с девонского периода.

Протоконтиненты появляются на самых ранних стадиях формирования земной поверхности и в архее они составляли уже до 10% площади современной коры. На поверхностях кратонов возникали осадочные бассейны, значительную часть времени в них существовали обширные водоемы и в их осадках сохранились остатки их обитателей. Даже знаменитое золото Витватерсранда предстает в виде бактериоморфных псевдоморфоз. Так что можно считать, что геоморфологически озерные бассейны существовали уже в палеоархее. Однако весь криптозой их обитатели не отличались от обитателей морей. Во всяком случае, их отличия неизвестны.

Распространенность континентального седементогенеза в криптозое сильно недооценивается. В качестве примера приведем протеро-

зойские континентаьные отложения, известные только из протерозоя одного района – Канадского щита и орогена Уопмей на Северо-Западных Территориях. Раннепротерозойская супергруппа Большого Невольничьего Озера в///ключает континентальные седементационные и субаэральные вулканогенные отложения, супратидальные сабхи, отложения равнинных блуждающих рек, озерные и плайевые отложения, а для формации Вестерн-Ривер показано присутствие палеопочв, найдены эоловые песчаники и прослои водорослевых известняков, которые могут быть озерными. Особенно сильно недооценивается распространенность континентальных по происхождению пород в сильно метаморфизованных толщах, даже тогда, когда она может быть оценена по присутствию эвапоритов. Можно констатировать, что дофанерозойские отложения континентального генезиса достаточно хорошо представлены, но часто не диагносцируются. Многие толщи считаются морскими, даже если они имеют свидетельства континентального происхождения. Существенно, что все эти водоемы мелководны.

Ландшафтные условия в это время сильно отличались от существующих ныне (Холодов, 1993; Заварзин, 1993; Сергеев, 1993, Сергеев и др. 2007). Сильная эрозия суши при отсутствии высшей растительности приводила к выровненности рельефа, отсутствию постоянных водотоков, плоским чашам водоёмов, не имевших отчетливой береговой линии. Граница между морем и сушей также была плохо выражена. Многие водоёмы становились конечными водоёмами стока, были солоноватоводными и гипергалинными. Большой объем сноса приводил к эфемерности существования водоёмов из-за быстрого заполнения его осадками. Объем собственно континентального осадконакопления был незначительным, большая часть осадков отлагалась в виде “равнинного пролювия” на очень слабо наклонных плоских равнинах вдоль морей, почти не имевших выраженной береговой линии. Именно эту широкую переходную от моря к суше полосу занимали те строматолиты, для которых предполагалось континентальное положение (Крылов, Заварзин, 1988). После образования выровненных поверхностей эрозия и снос резко замедлялись и, поскольку площадь осадконакопления оказывалась очень большой, мощности и морских и лимнических терригенных осадков оказывались незначительными. Реки с единым руслом практически отсутствовали. Вместо них были распространены т.н. «блуж-

дающие» реки – системы многочисленных соединяющихся и разветвляющихся русел, занимающие широкие плоские долины. Фактически большая часть реки по строению напоминала дельту. Здесь начали возникать обогащенные органикой и биофильными элементами образования, которые описываются как почвы, хотя строго говоря почвой, как единым биокосным телом они еще не являлись. В Южной Африке описаны неоархейски е(2.7-2.6) палеопочвы, обогащенные органическим веществом, образованным, судя по соотношению биофильных элементов, микробным матом (Watanabe et al., 2000).

Водоемы были в условиях докембрия весьма неблагоприятными для жизни. Часто утверждается, что в докембрии в субаэральных условиях и на мелководье жизнь была невозможна из-за жесткого ультрафиолета (280-320 nm). Однако, время появления атмосферы, достаточной для образования озонового экрана, отодвигается все глубже в докембрий и может достигать нескольких миллиардов лет. Впрочем, мелководье могло заселяться и задолго до этого. В последних работах Г.А.Заварзин предложил гипотезу омбофильного происхождение жизни, протобионты возникали и первично существовали в дождевых лужах. В ныне можно видеть реанимацию панспермии. Однако такой подход представляется непродуктивным, все равно ведь жизнь где-то произошла или была сотворена.

Архейские образования, рассматриваемые как примитивные строматолиты, известны из супратидальных сабх групп Овервахт и Фиг-Трее, Южная Африка, возрастом более 3,4 млрд лет, т.е. фактически со времени появления первых следов жизни. Трудно допустить, что сабховый водоем был достаточно глубок, чтобы защищать от ультрафиолета, по-видимому, уже первые живые системы имели какие-то защитные приспособления: пигменты, аноксиданты, защитные слизистые покровы. Минерализованный мат, вернее биопленка толщиной до 7μm, покрытый толстым слоем гликокаликса описан из эвапоритовой толщи зеленокаменного пояса Барбетрон. Ниже расположен слой керогена с δC13 в 22,7-26,8‰, что рассматривается как свидетельство фотосинтеза. Присутствуют и свидетельства работы сульфоредукторов. Отложения не могут быть глубоководными, следует полагать, что плотный гликокаликс достаточно защищал мат от ультрофиолета. Предполагается, что кероген отложений архейских аллювиальных долин в Южной

Африке происходит из органического вещества бактриальных матов, как и кероген неоархейских палеопочв. Следует также полагать, что древние бактериальные маты, подобно современным матам аридных местообитаний, имели защитные приспособления против высыхания. Таким образом, древнейшие наземные ландшафты нельзя считать недоступными для жизни.

Наиболее заметными следами жизнедеятельности в криптозое были строматолиты - прикрепленные к субстрату слоистые литифицированные карбонатные постройки, разрастающиеся от места появления. Сначала их считали неорганическими образованиями, затем органогенными, причем организменного уровня. Основываясь на современных строматолитах, и при актуалистическом, вернее униформистском, подходе, их считают органогенными, возникшими в результате жизнедеятельности водорослей, причем в образовании их главная роль принадлежала цианобактериям. В кремнях строматолитовых толщ были найдены филаменты, которые были интерпретированы как остатки цианобактерий. Такие находки известны уже с архея, 3,3 млрд лет, зеленокаменный пояс Барбетон, Южная Африка). Однако такой подход ограниченно допустим для раннего докембрия, строматолиты могли образовываться не только цианобактериями, но и термофильными серными бактериями типа Chloroflexus, морфология серных бактерий и цианобактерий сходна. В дорифейских отложениях присутствуют многочисленные образования, сходные со строматолитами, которые ныне считаются хемогеными. Нет единого мнения и о роли организмов в образовании строматолитов. Часть исследователей считает, что водорослевые пленки играли пассивную роль, между ними просто застревали зерна кальцита, выпадавшие из насыщенного раствора карбонатов. В экспериментах строматолитоподобные структуры не образуются, если концентрация карбоната в растворе далека от насыщения. По другим представлениям роль водорослей активна. Колебания ph и Eh за счет смены фотосинтеза на дыхание и обратно приводит к выпадению карбонатов. При этом выпадение карбоната при действии водорослей, все равно прокариотических и эвкариотических, происходит внеклеточно, тогда как организмы с внутренним карбонатным скелетом осаждают карбонат внутри клеток. Показано, что в образовании современных строматолитов важную роль играет гликокаликс – внеклеточная сли-

зистые клейкие выделения, состоящие главным образом из полисахаридов (Decho et al., 2008). Кроме строматолитов изучаются бактериоморфные структуры, сохранившиеся в кремнях и силикокластических породах. Встречаются и псевдоморфозы по микроорганизмам, замещенным фосфатами, кремнеземом, карбонатами и другими веществами и сохранившимися объемно. Эти остатки изучаются в сканирующем электронном микроскопе. Из обогащенных органикой тонкослойчатых глинистых пород извлекаются уплощенные органикостенные остатки, в основном принадлежащие покоящимся стадиям одноклеточных водорослей, акритархам. Остатки, заключенные в кремнях, изучаются в прозрачных шлифах. Исследуются биомаркеры – характерные химические вещества, свидетельствующие о существовании в данное время тех или других организмов. Крайне желательно, чтобы все эти виды исследований шли параллельно, но это наблюдается довольно редко.

В процессе жизнедеятельности организмы фракционируют углерод. Они охотнее включают в состав своего тела легкий углерод C_{12} по сравнению с тяжелым C_{13}. Органическое вещество легче, чем неорганический карбонат. По дефициту C_{13} (δC_{13}) можно оценить интенсивность жизненных процессов. Следует, однако, учитывать, что обогащение легким углеродом свидетельствует не столько об уровне продуктивности, сколько о скорости оборота органики, и зависит от источника изучаемого углерода. Мортмасса гетеротрофов сильнее обогащена легким водородом, чем мортмасса продуцентов. Фото- и хемосинтетики слабее «облегчают» синтезируемую органику, чем организмы, ее перерабатывающие, например метанотрофы. При изучении ископаемых остатков организмов и хемофоссилий важнейшей является проблема загрязнения современным материалом. Микроорганизмы могут очень быстро замещаться веществами окружающей породы, они неоднократно описывались как древние фоссилии.

Первичной формой экосистем были донные и плавающие водорослево-бактериальные маты, следы деятельности которых и дошли до нас в основном в виде известковых строматолитов, из чего однако не следует, что не литифицированные маты в лревности сильно уступали по расространенности литофицированным.С созданием этих построек решалось сразу несколько важных экологических задач. Микроорганизмы в матах и биопленках превращались в макроскопический объект,

и, что весьма важно, фиксированный на строматолите. Планктонный микроорганизм не имеет возможности выделиться из окружающего объема воды, он быстро потреблял из него все биогены, а поступление новых могло быть осуществлено только весьма медленным процессом диффузии. Макроскопический или фиксированный на субстрате объект не связан этими ограничениями. Даже при минимальной подвижности среды через его местоположение проходят все новые порции воды, доставлявшие необходимые биогены. Строматолит не был частью живого образования, как скелет кораллов и известковых водорослей. Он был лишь местом, на котором фиксировалась пленка цианобактерий.

Водорослево-бактериальные маты были весьма продуктивным сообществом. По удельной продуктивности они не уступают листьям высших растений. Однако продуктивность на единицу поверхности субстрата у них существенно меньше: мат двумерное, а листва трехмерное образование. Еще больше сокращает общую продуктивность биосферы ограниченная возможность распространения матов, практически им доступны только горизонтальные поверхности, хотя есть основание предполагать большую распространенность таковых в докембрии и начале палеозоя.

Представляется, что для древних экосистем переоценивается распространенность донных матов. Гораздо более распространенными были плавающие водорослево-бактериальные агрегаты. Характерные слизистые чехлы для микроорганизмов такого образования ничуть не менее нужны, чем для донного. В процессе фотосинтеза его плавучесть увеличивалась за счет газовых пузырей и значительная часть агрегата оказывалась над поверхностью воды и подвергалась иссушению и воздействию ветра и солнечного света.

Объединение продуцентов и редуцентов в мат позволяли организовать процесс редукции органического вещества и препятствовали резким колебаниями биомассы, неизбежно приводящим к заморам. Одноклеточные водоросли теряют до половины синтезированной органики, что не только ведет к уходу ее значительной части из круговорота, но и вызывает асфиксию из-за потребления кислорода на окисление растворенной органики без всякой пользы для экосистемы. Поэтому для осмотрофных организмов необходимо возможно более близкое объединение продуцентов и редуцентов, так что такой мощный механизм увеличения

стабильности, как возможно большее разделение центров фотосинтеза и дыхания (Маргалеф, 1992), для них оказывается недоступным. Уровень организации мата практически не уступает таковой лишайника, так что его вполне можно считать весьма высокоорганизованным организмом.

Будучи весьма совершенными и устойчивыми, биологически, маты, и плавающие и донные, были весьма уязвимыми по отношению к абиотическим воздействиям. Они гибли от высыхания при спаде воды или будучи выброшены на берег волнами, да и в воде донные маты гибли, если на них выпадала муть, прекращавшая фотосинтез. Многие цианобактерии способны к движению и могли выходить на поверхность осадка, но большая часть биомассы все-таки терялась. Из-за этого потери органического вещества были значительны, тем более, что редукция органики вне мата была слаба. Темп накопления каустобиолитов был очень высок (Закруткин, 1993), по сравнению с современными экосистемами захоранивалась значительно большая часть созданной органики, углерод оставался не окисленным. Поэтому, несмотря на невысокую биомассу, маты весьма эффективно насыщали атмосферу кислородом. Таким образом можно утверждать, что водораслево-бактериальные маты докембрия были способны создать оксигенную атмосферу.

Эволюционный сценарий В.Н. Сергеева и других (2007,) представляется в настоящее время наиболее обоснованным. Наши знания о древнейших биотах все еще остаются недостаточными. Около 3,9 млрд известны находки фракционированных изотопов углерода, что указывает на существование жизни. В то же время утверждается, что Исуа и Акилия (Гренландия), которые считались древнейшими (>3,7 млрд лет) супракрустальными породами Земли, являются метасоматитами, а описанные отсюда цианобактерии – современными контаминатами (Myers, 2004; Leland et all, 2004). Возраст древнейших находок остатков прокариот около 3,5 млрд лет. Точное систематическое их положение неизвестно. Среди них могут быть фотоавтотрофы, серные и литотрофные бактерии. Описанное высокое разнообразие органикостенных форм в архее (например, Тимофеев, 1982) не подтвердилось, реально присутствуют лишь мелкие сфероиды Leiominuscula и колониальные коккоидные Mixococcoides (Сергеев, 2006).

Строматолиты распространялись на новые территории и новые стации, примерно с 3 млрд лет началась эпоха массового строительства

биостромов, что С.М.Аврамик назвал первой эволюционной биотой (Awramik, 1999), предшествующей трем остальным, кембрийской, палеозойской и мезокайнозойской, предложенным Дж.Сепкоски. Остатки несомненных цианобактерий появляются в строматолитах только около 2,5 млрд лет назад.

В протерозое находки строматолитов и другого прокариотического бентоса, прокариотического и эвкариотического планктона многочисленны, но в конце протерозоя – венде можно видеть резкое падение разнообразия и обилия эвкариотического планктона. Одновременно появляются макроскопические организмы неясного систематического положения и, судя по следам, уже существовали настоящие многоклеточные билатерии. Около 1 млрд устанавливается нормальный солевой режим морской части гидросферы, с этого времени можно говорить и о пресноводных водоемах. После протерозоя начинается фанерозой и уже в древнейшем, кембрийском периоде появляются первые группы, специфические для континентальных водоемов. До этого состав обитателей морей и континентальных водоемов не отличался. В древнем палеозое (кембрий-силур) основными продуцентами были планктон и водорослево-бактериальные маты, в позднем палеозое и мезозое их постепенно вытесняют высшие растения-эмбриофиты. Современная организация биоты текучих вод устанавливается, по-видимому, уже в конце палеозоя (древнее 250 млн лет), тогда как в стоячих водоемах только в кайнозое (30-25 млн лет).

Особенно большая древность приписывается грибам. Животные представлены хуже. Первая раковинная амеба имеет возраст 0,75 (Porter, Knoll, 2000). Древнейшие многоклеточные это эмбрионы из фосфоритов Китая 0,6 (Xiao et al., 1998). Для Udokania (2.2-1.9) показано, что они являются сложно построенными колониями бактерий, грибов и водорослей.(Терлеев и др., 2006). По данным геномики первые эвкариоты уже существовали около 4 млрд лет назад, однако такая цифра кажется завышенной. Их биомаркеры не обнаружены древнее 2,7 млрд лет назад, по данным самой геномики массированный дрейф генов, сопровождавший симбиотическое происхождение евкариот, происходил около 2.7 (Hedges et al., 2001). Появление евкариот и даже многоклеточных растений существенно не изменило ситуацию в континентальных водоемах. Основными продуцентами оставались маты, которые теперь

включали и зеленых водорослей, пастбищные цепи сильно уступали детритным. Следы обскребывания мата можно видеть только в самом конце протерозоя.

О ранних стадиях эволюции в континентальных водоемах планктонных организмов известно очень мало, однако, учитывая лишь относительное различие в это время “пресноводных” и “морских” бассейнов, она вряд ли сильно отличалась от таковой морского планктона, где, начиная со среднего рифея, фитопланктон увеличивается в размерах, отражая появление выедавших его простейших. В позднем рифее среди фитопланктона распространяются максимальные по размерам и шипастые формы. Это расценивается как реакция на появление крупных протистов или первых многоклеточных животных и, наконец, в позднем венде резко сокращается разнообразие крупных и шипастых фитопланктонных организмов с появлением совершенных подвижных фильтраторов размерного класса копепод. Выедание оставалось несовершенным, потери органики были весьма высоки. Большие потери синтезированной органики одноклеточными водорослями часто вызывали дефицит кислорода, заморы приводили к резким колебаниям численности планктонных организмов. Экосистема оставалась весьма неустойчивой, и в ней существовали преимущественно r-стратеги. Положение изменилось с появлением в начале кембрия фильтраторов-членистоногих (Пономаренко, 2004)

Известные кембрийские озерные отложения мало отличаются от протерозойских. В бассейне Officir, Южная Австралия, найдены отложения раннекембрийского соленого плайяподобного озера со строматолитами, брекчированными осадками альгальных платформ и водорослевыми ламинитами с небольшим количеством битуминозного материала, указывающим на наличие галобактерий и-или других фотосинтетиков таких как цианобактерии и пурпурные фотосинтезирующие бактерии. Остатки многоклеточных животных не найдены. Водорослевые платформы и строматолиты, как полагают, образовались на мелководье или поверхности высохшей плайи, а брекчии - это результат высыхания поверхностных корок. В отложениях другой раннекембрийской плайи в Британской Колумбии, Канада никакие остатки не были описаны.

Первые известные членистоногие из нижнекембрийских отложений, рассматриваемых как неморские, происходят из Paseky Shale,

Brady Mt, Czech Chlupač et al, 1995). Они описаны как эвриптериды и ракообразные, найдены также следы, приписанные мелким эвриптеридам. Ни эвриптериды, ни ракообразные не известны из других местонахождений нижнего кембрия. Судя по рисункам и описаниям, остатки принадлежат членистоногим на стадии «артроподизации» (Пономаренко, 2004), когда не удается выделить не только современные подтипы и классы, но и направления к ним, а в строении большинства животных можно видеть сочетания признаков, входящих в стойкие синдромы разных крупных таксонов и, соответственно, ныне вместе не встречающиеся. Они находятся примерно на той же ступени эволюции, что и членистоногие из известного нижнекембрийского местонахождения Чендзян. Бассейн интерпретируется как солоноватоводная лагуна, а не озеро собственно, и его обитателей следует считать не жителями настоящего континентального водоема, а членистоногими, живущими в переходной зоне, из которых рекрутировалась континентальная фауна. Интересно, что в местонахождении не указаны остатки трилобитов, которых, в отличие от остальных подтипов членистоногих, никогда не находили в пресноводных местонахождениях.

Из верхнего кембрия Аргентины описаны остатки эвтикарциноидов и следы, приписываемые им же (Vaccari et all., 2004). Все более поздние находки этой группы происходят из пресноводных отложений, так что эти эвтикарциноиды должны считаться первой специфически пресноводной группой и могли быть первыми макроскопическими обитателями континентальных водоемов, где они питались водорослевыми агрегатами. В дальнейшем эвтикарциноиды становятся важнейшими гразерами и деструкторами в континентальных водоемах и гидроморфных почвах, особенна велика их роль в девоне и карбоне. Уже с кембрия континентальные водоемы начинают приобретать свою специфику и поздний кембрий- ранний силур может рассматриваться как первый этап развития собственно континентальных водоемов.

Кембрийские морские организмы слагают первую эволюционную фауну Сепкоского и, несмотря на краткость ее существования, за это время происходят значительные эволюционные изменения. Уже в самом начале кембрия в геологической летописи появляется большинство типов животных, а в конце мы уже видим и первые специфические группы пресноводных обитателей. Кроме найденных эвтикарциноидов

и «многоножек», должны были присутствовать разнообразные протозои, олигохеты, ракообразные.В то же время, основу трофической пирамиды по-прежнему составляли водорослево-бактериальные маты и биопленки. Таким образом, на первом этапе пресноводные экосистемы имели смешанную организацию – продукционная часть оставалась в сущности той же, что и в конце протерозоя, а консументы и в пастбищной и в детритной цепях были совершенно новыми, основную роль здесь играли эвтикарциноиды. Потребление ими биомассы уменьшало потери биотического круговорота, но еще большее значение имело потребление захороненной осадками мортмассы. Делая ходы в «слоеном пироге» чередующихся захороненной органики и алевропелитовых осадков, многоножкообразные эвтикарциноиды вместе с дождевыми червями перемешивали органику и неорганическую матрицу и превращали «пирог» в единое биокосное образование – прапочву. Ходы доставляли внутрь прапочвы кислород и обеспечивали деятельность грибов, бактерий и протозоев.

С ордовика начинается время второй, палеозойской эволюционной фауны Сепкоского. Общее разнообразие увеличивается почти вдвое, вместе с этим увеличивается устойчивость экосистем. Членистоногие теряют положение основных фильтраторов в морских экосистемах, зато распространяются в континентальных, где становятся основными декомпозерами органики. Перерабатывая живое и захороненное органическое вещество матов и перемешивая его с продуктами выветривания, они, вместе с олигохетами, становятся важнейшими факторами почвообразовательного процесса. Важно подчеркнуть, что это происходит еще до появления сосудистых растений, с которым обычно связывают начало почвообразовательного процесса. В криптозое захороненное органическое вещество перерабатывалось бактериями-редуцентами или обугливалось и сохранялось в виде лигнитов. И в том и в другом случае энергия и биогены терялись экосистемой. Положение изменилось с появлением олигохет и унирамийных членистоногих - эвтикарциноидов, архидесмид, кампекарид, ногохвосток и клещеобразных хелицеровых. Существовали и совершенно особые червеобразные животные, подобные описанному из карбона Шотландии Polyurida, которого не удается отнести ни к одной группе животных. Все они начали перерабатывать органику матов, перемешивая ее с продуктами выветривания. Возник-

шие таким способом древнейшие гидроморфные прапочвы с ходами известны с верхнего ордовика (Retallack, Feakes, 1987).

Начинается новый этап развития континентальной, и пресноводной и наземной, биоты, активное вытеснение водорослево- бактериальных матов с их прежних местообитаний в экологические неудобья. К этому времени почвенная фауна, состоявшая из бактерий, протозоев (раковинные амебы), грибов и беспозвоночных (олигохеты, эвтикарциноиды, « многоножек», клещей и других паукообразных) была уже практически сформирована, с появлением сосудистых растений почвообразовательный процесс заметно ускорился. В эутрахеофите (ранний девон- средина перми, 398-256 млн. л.) сосудистые растения (Rhyniopsida и плаунообразные) заняли практически все местообитания водорослево-бактериальных матов. С распространением сосудистых растений в экосистемах увеличилось производство трудноразложимого детрита – целлюлозы и лигнина. Столь характерный для наземных экосистем круговорот вещества и энергии с сильным преобладанием детритных цепей над пастбищными (Shurin et all, 2005) начал складываться уже в это время.

Структура силурийских экосистем усложнилась. Среди фитофагов и декомпозеров распространяются наравне с эвтикарциноидами многоножки и наверняка присутствовавшие клещи. Трудно предполагать их отсутствие при наличии тригонотарбов. Главными сестонофагами в пресных водах были рыбообразные бесчелюстные. Трофическая пирамида была надстроена активно плавающими хищниками акантодами, засадчиками эвриптеридами и донными хищниками меростомовыми. Филлокариды выступали в качестве всеядных фильтраторов, потребляя и одноклеточные водоросли и мелких животных

Девон относится к длительной термоэре между ордовикской и пермокарбоновой гляциоэрами. Для термоэр характерны очень слабая зональность и значительное сходство биомов по всей территории. Площадь аридизованных ландшафтов в термоэры заметно превосходит гумидные. В результате широко распространяются красноцветные и пестроцветные отложения временных водоемов и конечных водоемов стока. Для них характерна повышенная минерализация вод, изменчивая во времени и пространстве. И терригенный материал и растворенные вещества, приносимые в водоемы участвовали в осадконакопле-

нии. Чаши водоемов оставались плоскими, небольшая глубина снижала энергию волн, прибрежная зона была затишной. Недостаток осадка на плакорах задерживал химическое выветривание, как и малое производство на них органики. Происходило преимущественно термическое и механическое разрушение материнских пород и в водоемы поступал преимущественно терригенный окисленный материал. Общее снижение растворенного вещества приводило и к уменьшению поступления в водоемы биогенов, продукция водорослей в водоемах не была высокой, и уменьшение заморов способствовало хорошей аэрации водной массы. Это создавало преимущество жабродышащим организмам. Значительное производство органики существовало в мелководных прибрежных частях водоемов, где водорослево-бактериальные маты были вытеснены первичными трахеифиты. Медленно разлагающиеся стволики, богатые лигнином и клетчаткой создавали постоянный уровень доступного консументам питания вместо резко колеблющегося поступления органики водорослей. Условия становились все более благоприятными для существования крупных К-отобранных медленно развивающихся форм, обеспечивая активную прогрессивную эволюцию и надстройку верхних ярусов экосистем. В этих прибрежных условиях с большим объемом медленно разлагающейся органики аэрированность воды была малой, так что многие организмы обзаводились дополнительными органами воздушного дыхания. Возможности плавания, особенно крупных форм, были ограниченны и рыбы стали обзаводиться признаками амфибий. Процесс тетраподизации шел параллельно многими стволами.

Известные озера девонского периода много более многочисленны и среди них представлены разные типы водоемов. Большинство озер образовались на континентальных окраинах и в тектонических бассейнах, которые время от времени сообщались с морем.

Характерной особенностью девона было почти полное отсутствие в девонских отложениях остатков насекомых или их прямых предшественников. Это тем более странно, что в раннем карбоне уже существовали совершенно типичные для карбона крылатые насекомые. Все находки сводятся к кутикуле фасеточного глаза и грудному сегменту в Джилбоа и остатку, похожему на тизанур из Райни. Происхождение насекомых пытаются связать с находкой в морских Хунсрюкских от-

ложениях остатка, описанного как Devonhexapodus и имевшего три пары ходильных ног. Впереди от них изображают три пары коротких придатков, не имеющих никаких признаков превращения в ротовые органы. Особенно важно отсутствие мандибул, уже существовавших у эвтикарциноидов. Скорее всего, это еще один прямой потомок «артроподизации». Отсутствие насекомых при многочисленности находок других групп является сильным аргументом против гипотез о водном происхождении насекомых.

Ранние этапы эволюции насекомых проходили на фоне исключительного обилия хелицеровых. Мечехвосты, бывшие в палеозое несравненно мельче, чем ныне, становятся в конце палеозоя преимущественно пресноводными животными, а частично могли жить и на суше. Известны находки мечехвостов, «замаскированных» опавшими листьями лепидофитов. Подобным образом, и эвриптериды передвигаются из морей в пресные воды, а в позднем карбоне и перми и на сушу, насколько можно судить по очень длинным задним ногам. Также и скорпионы из морских становятся пресноводными, а затем и наземными, с карбона мы встречаем исключительно наземных скорпионов с характерными для них парными коготками. Во всех этих группах мы видим постепенный переход к обитанию в пресных водах и на суше. Иной была история паукообразных. Уже в позднем силуре мы встречаемся с полностью сформированными тригонотарбами, в раннем девоне с клещами современного типа и пауками. К этому времени паукообразные уже прошли достаточно длительный период почвенного существования и были полностью сформированными наземными животными. В девоне и карбоне тригонотарбы были наиболее массовыми пауообразными. Они не имели таких специальных приспособлений как паутинные бородавки и ядовитые хелицеры и, скорее всего, были всеядными формами.

Со времени раннего девона сообщества сосудистых растений распространились по всем континентам В раннем и среднем девоне они заняли заливаемые низины, вытесняя водорослево-бактериальные маты. Постепенно появлялись формы, близкие к ликопсидам и хвощеподобным. Все они были гелофитами, которыми зарастало дно обширных плоских водоемов плаккатной части ландшафта, тогда как на плакоре растительности практически не было, и эрозия все еще была очень сильна. Большинство водоемов были мелкими с плоскими чашами и за-

росли гелофитов могли занимать значительную, если не большую часть их площади. В водоемах густо заросших гелофитами и заваленных их остатками плавание было затруднено и рыбы стали обзаводиться ногами, превращаясь в амфибий. Существовали рыбы с головами стегоцефалов, как у пандерихта, и амфибии с жаберными крышками, чешуей, и рыбьим хвостом, как ихтиостега. Многоножкоподобные формы с их длинным гибким телом были хорошо приспособлены к обитанию в этих условиях. Их многочисленные следовые дорожки свидетельствуют о водном образе жизни этих животных. В карбоне высокоствольные ликопсиды и каламиты создали в этой части ландшафта характерный «карбоновый лес», однако в конце девона произошла не эта смена, а появились археоптерисовые птеридоспермы с их весьма примитивной генеративной сферой и листвой папоротникового типа, но с весьма совершенным пикноксилическим стволом и развитой корневой системой. Они начали подниматься на плакор по долинам рек, удерживая от эрозии берега и создавая уже настоящую почву. Развитие почвы и корневых систем поглощало потенциальные биогены и зацикливало их в экосистемах. С увеличением размеров растений и развитием более мощных корневых систем, корни проникали все глубже, делая биогены все более доступными и для озер. Идет постепенный процесс стабилизации озер вследствие уменьшения скорости эрозии и более равномерному поступлению биогенов в озера. Как свидетельство стабилизации может рассматриваться появление в девоне в континентальных водоёмах двустворчатых моллюсков - длительно живущих организмов, не способных переносить асфиксию, а, тем более, пересыхание водоёмов. Интересно, что разнообразие семейств пресноводных моллюсков сохраняется стабильным почти за всю палеозойскую и мезозойскую историю, что указывает на узость их экологической ниши. Вторым подобным компонентом фауны водоемов стали многочисленные и разнообразные рептантные ракообразные и более редкие водные хелицеровые - эвриптериды и скорпионы. Для этого времени характерно наибольшее разнообразие членистоногих (за исключением насекомых и остракод) за палеозой и мезозой.

Водоемы плаккатов каменноугольного и раннепермского времени представляли собой вымершую экосистему, в которой роль гелофитов играли деревья высотой в десятки метров. Их еще нельзя считать

настоящими деревьями из-за слабого развития скелетных элементов. Неоднократно высказывались предположения о том, что карбоновые «деревья» были постоянно (или почти постоянно) залиты водой почти по крону, однако они никогда не рассматривались достаточно серьезно. Поверхность водоемов была покрыта толстой губчатой торфоподобной массой из веток, листьев и коры лепидофитов, на которой обитала значительная часть биоты того времени. Из ее представителей многие были способны обитать и в воздушной и водной среде. Основными хищниками были паукообразные хелицеровые и многоножки, появляются первые летающие хищники –стрекозы. Они весьма многочисленны и многие были самыми крупными стрекозами в истории, при этом есть только одна находка , описанная как нимфа стрекозы. Нимфы насекомых, описанных как поденки, вообще не найдены. Нет отчетливых водных адаптаций и у описанных нимф веснянкообразных насекомых. Зато у насекомых, описанных как личинки с полным превращением, присутствуют структуры, которые могут быть интерпретированы как приспособления к водно-воздушному образу жизни. Растительноядные насекомые этого времени были в основном связаны с генеративной, а не с вегетативной сферой.

В самом конце ранней перми стабилизация водоемов заметно возрастает, в них появляются наяды насекомых типично водного облика. Сначала появляются наяды веснянок и в средней перми они довольно многочисленны и разнообразны. К концу перми в некоторых местонахождениях появляются и наяды поденок, однако нимфы стрекоз попрежнему отсутствуют в захоронениях. Среди водных жуков появляются представители ныне живущих семейств. В средней-поздней перми и в раннем триасе в результате термических кризисов на месте сплошной сплавины возникают отдельные плавающие острова, роль каракасов которых играли полушниковые плауны метровой размерности. Крупные хвощи оставались гелофитами. Пермские кризисы, вызвав радикальные изменения морской фауны мало повлияли на пресноводную биоту. Местонахождения раннего триаса отличаются очень низким разнообразием, но в самом начале среднего триаса биота восстанавливается почти в том же виде, что была в терминальной перми. Морскую биоту вымирание затронуло почти целиком, пресноводная сохранилась в горных рефугиях (Пономаренко, 2017).

В триасе разнообразие и обилие наяд постепенно нарастает и в самом его конце они начинают доминировать в ориктоценозах. Плавающие острова, судя по размерам плаунов-каракасообразователей, становятся меньше по размерам, но они еще составляли большую часть биомассы водоемов. Биомасса плавающих островов составляла основу питания динозавров-завропод. Среди насекомых увеличивалось разнообразие нектических форм. Таким образом и водная масса осваивалась биотой постепенно намного позднее, чем эни местообитания осваивались морской биотой, как и предполагал А. Протасов (2011).

Распространение семенных и, особенно, покрытосеменных растений стабилизировало стоки поступление в водоемы биогенов, морфометрия водоемов и береговая линия стабилизировались. Биота все плотнее заселяла толщу воды, а затем и дно. Судя по строению зубных систем, утконосые и рогатые динозавры перешли на питание прибрежными гелофитами. Кризис на границу мела и палеогена снова почти не затронул пресноводную биоту, которая уже с позднего мела было очень похожа на современную. Мезозойская фауна дожила только до границы раннего и позднего мела.

Литература

Алексеев А. С., Дмитриев В. Ю., Пономаренко А. Г. Эволюция таксономического разнообразия. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 2001, Вып. 5. М. : ГЕОС. 125 с.

Дмитриев В. Ю., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Динамика разнообразия семейств пресноводных организмов // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С. 51-62.

Заварзин Г. А. Развитие микробных сообществ в истории Земли // А.Ю. Розанов, ред. Проблемы доантропогеновой эволюции биосферы. М. Наука. 1993. С. 212-222.

Заварзин Г. А. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 16-24.

Закруткин В. Е. О масштабах накопления органического вещества в докембрии и фанерозое // А.Ю.Розанов, ред. Проблемы доантропогеновой эволюции биосферы. М. Наука. 1993. С. 202-212.

Крылов И. Н., Заварзин Г. А. Условия образования карбонатных толщ в верхнем рифее Южного Урала // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300. № 5. С. 1213-1215.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука. 1992. 214 с.

Пономаренко А. Г. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ГЕОС. 2004. Вып. 6. С. 7-22.

Пономаренко А. Г. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих. Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира // Ред. Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. С. 146-155.

Пономаренко А.Г. Эволюция экосистем континентальных водоёмов // Материалы третьего Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. ВГУ. 2007. С. 228-259.

Пономаренко А. Г. Эволюция фитофагии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. С. 257-270.

Пономаренко А.Г. Членистоногие в эволюции континентальных водоемов // Вестник Российской Академии Наук. 2010. Т. 80, № 10. С. 880-889.

Пономаренко А. Г. Насекомые во временных окрестностях пермотриасового кризиса // Палеонт. журн. 2016. № 2. С. 174-186.

Пономаренко АГ. Наземная экология во временных окрестностях пермотриасового кризиса // Палеонт. журн. 2017. № 6. С. 53-58.

Пономаренко А. Г., Прокин А. А. Насекомые в древних озерах Монголии. В: Лимнология и палеолимнология Монголии. // Труды совместн. Российско-Монгольской компл. биол. эксп. Т. 60 М. 2014. С. 285-309.

Сергеев В. Н. Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы // А.Ю.Розанов, ред. Проблемы доантропогеновой эволюции биосферы. М. Наука, 1993. С. 254-265.

Протасов А. А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академпериодика. 2011. 704 с.

Сергеев В. Н., Семихатов М. А., Федонкин М. А. и др. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 1. Архей и ранний протерозой // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2007. Т. 15 № 2. С. 25-46.

Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А. и др. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 2. Поздний протерозой // Стратиграфия. Геол. корреляция.. 2010. Т. 18 № 6. С. 3-34.

Терлеев А. А., Постников А. А., Кочнев Б. Б. и др. Раннепротерозойская биота из удоканской серии западной части Алданского щита (Россия) // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во научн. Изданий КМК. 2006. С. 33-40

Тимофеев Б. В. Микрофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука. 1982. 128 с.

Холодов В. Н. К проблеме эволюции осадочного процесса в истории Земли // А.Ю.Розанов, ред. Проблемы доантропогеновой эволюции биосферы. М. Наука. 1993. С. 123-167.

Awramik S. M., 1999. Proterozoic stromatolites: the first marine evolutionary biota // Historical Biol. V. 13. N 2. P. 241-253.

Chlupáč I., Kraft J. Kraft P. 1995. Geology of fossil siteswith the oldest Bohemian fauna (Lower Cambrian, Barrandien area). Journ. Czech Geol. Soc. V. 40. P. 1-8.

Decho A. W., Visscher P. T. Braissant O., Dupraz Ch., Seen Norman R., Reid R. P., Stolz J. F. 2008. An Emerging Framework for Understanding Marine Stromatolite Formation. Geobiology of Stromatolites // International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Abstract Volume and Field Guide to Excursion. Universitätsdrucke Göttingen, 2008. P. 21-22.

Gray J. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1988. V. 62. P. 1-214

Gray J., ed. Paleolimnology: Aspects of freshwater paleoecology and biogeography // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1988. 62. P. 1-623.

Hedges S. B., Chen H., Kumar S. et al. A genomic timescale for the origin of eucaryotes // Evol. Biol. 2001. V. 1. № 4. P. 1-10.

Lepland A., Whitehouse M., Layne G. D. et al. Do early Archean Isua and Akili rocks contain tracks of life? // Astrobiol. Sci. Conf. Moffet Field, California. 2004. P. 41-42.

Logan G. A., Hayes J. M., Hieshioma G. B., Summons R. E. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // Nature. 1995. 376. P. 53-56.

Myers I.S. Isua enigmas: illusive tectonic, sedimentary, volcanic and organic features of the >3.7 GaIsua greendtone belt, southwest Greenland // The Precambrian Earth: temps and events. Develop. Precambrian geol. 2004. V. 12. P. 66-74.

Ponomarenko A.G. Evolution of continental aquatic ecosystems // Paleontol. J., 1996. V. 30 N 6. P. 705-709.

Porter S. M., Knoll A. N. Testate amebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vaseshaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon // Paleobiology. 2000. V. 26. P. 360-385.

Retallack G, Feakes C. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land // Science. 1987. V. 235. P.61-63.

Shurin J. B., Gruner D. S., Hillebrand H. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // Proc. Roy. Soc. London. B. 2006. V. 273. P. 1-9.

Thieneman A. Seetypen // Naturwissenschaften. 1921. Bd 18. P. 343-346.

Vaccary N. E., Edgecombe G. D., Escudero C. Cambrian origin and affinities of an enigmatic fossil group of arthropods // Nature. 2004. V. 430. P. 554-557.

Watanabe Y., Martini J. E. J., Ohomoto H. Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billions years ago // Nature. 2000. V. 408. P. 576-578.

Watanabe Y., Stewart B. W., Ohomoto H. Organic and carbonate-rich soil formation 2.6 billions years ago at Schagen, East Transvaal district, South Africa // Geochim. Cosmochim. Acta. 2004. V. 68. N 9. P. 2129-2151.

Научное издание

**РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTRERA) РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

Материалы Всероссийского научного семинара (с международным участием), посвященного 85-летию известного российского трихоптеролога Инны Ивановны Корноуховой

Компьютерная верстка **Е. В. Осипова**

Подписано в печать 18.04.2018. Лицензия ЛР № 020218.
Формат бумаги 60×84 1/16. Бум. офс. Гарнитура шрифта «Times».
Печать на ризографе. Усл.п.л. 8,75. Уч.-изд.л. 8,13.
Тираж 50 экз. Заказ № 7. С 2.

Издательско-полиграфический центр Северо-Осетинского государственного университета имени К. Л. Хетагурова, 362025, г. Владикавказ, ул. Ватутина, 46.