

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО  
ХОЗЯЙСТВА И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ  
МИНИСТРОВ РСФСР

ИНВ. № 6850

ТРУДЫ  
ГОСУДАРСТВЕННОГО  
ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»

# ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ

КРАСНОЯРСК, 1980



ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО  
ХОЗЯЙСТВА И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ  
МИНИСТРОВ РСФСР

ТРУДЫ  
ГОСУДАРСТВЕННОГО  
ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»

Выпуск XII

# ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ

Красноярское  
книжное  
издательство  
1980

## ФАУНА ВЕСНЯНОК (PLECOPTERA, INSECTA) И ИХ РОЛЬ В ПРИРОДЕ ВОДОЕМОВ СИБИРИ

В результате продолжительных работ, как полевых, так и камеральных по изучению отряда веснянок, было выявлено на территории Сибири 122 вида, принадлежащих двум подотрядам, 8 семействам и 45 родам. Основные сборы были произведены с 1971 по 1975 г. во время специальных исследований в государственных заповедниках «Столбы», Байкальском, Баргузинском, Алтайском и их смежных участках по теме «Фауна и экология веснянок горно-таежных водоемов Сибири». Кроме того, начиная с 1948 г., авторами во время гидробиологических и ихтиологических работ проводились также сборы веснянок в разных водоемах Сибири. В процессе всей работы были использованы как сборы многих ученых и научных учреждений, переданные нам для определения видового состава, так и коллекции, хранящиеся в отдельных институтах и университетах Сибири. Авторы пользовались сборами Амурского отделения Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (полученные от И. М. Леванидовой и О. Я. Байковой), Камчатского отделения этого же института (от И. М. Леванидовой), Дальневосточного филиала АН СССР (от А. И. Куренцова и Д. Г. Кононова), Биологического института СО АН СССР (от Г. С. Золотаренко и В. Д. Патрушевой), Иркутского (от А. А. Томилова и Р. А. Гольшкиной) и Томского (от Б. Г. Иоганзена) государственных университетов, Красноярского отделения института рыбного хозяйства (от В. Н. Грезе и Н. В. Вершинина), Новосибирского отделения этого же института (от А. А. Благовидовой) и от отдельных ученых: Б. Ф. Белышева, В. М. Ермоленко, В. Н. Надеева, В. Я. Жарова, Е. Н. Савченко, Е. М. Черникина и др. Мы имели также полную возможность ознакомиться с коллекциями веснянок Зоологического института АН СССР (около 4 тыс. взрослых особей), собранных из разных мест Сибири. С 1971 по 1975 г. нами было обследовано 108 водоемов в бассейнах Оби, Енисея и Байкала. Основные исследования по изучению фауны веснянок проводились в горной и предгорной областях верхней половины этих рек с их притоками, находящимися между 50 и 60° сев. широты, где было сделано 2296 сборов. Всего в общей сложности обработано свыше 6 тыс. сборов веснянок.

Систематическое изучение веснянок Сибири в основном началось только с 1960 г. К уже имевшимся отдельным спискам видов веснянок было впервые прибавлено 49 видов, в том числе описано новых для науки 1 род и 39 видов; приведены новые данные по

биологии этих насекомых; обращено особое внимание на специфичность сибирских условий их обитания.

В табл. 1 приводится список всех известных по литературным и нашим данным видов веснянок Сибири по состоянию на 1978 г. Многие из них были описаны после 1921 г. и более половины приводят в своих статьях Ю. И. Запекина-Дулькейт (1955-1977), Л. А. Жильцова (1971-1978) и И. М. Леванидова (1970-1978). В табл. 1 знаком «+» отмечены виды веснянок, встреченные в данном регионе, знаком «—» — не найденные. В графу «Западная Сибирь» внесены биогеографические округа: европейско-западносибирская тундра, западносибирский таежный и часть Казахстанского; в графу «Восточная Сибирь» — восточносибирский таежный и монгольский; в графу «Дальний Восток» — охотский, маньчжурский и сахалино-хоккайдский. В пятой и шестой графах соответственно указаны виды, встречающиеся в Монголии и Европе. Зоогеографически фауна веснянок во второй графе приводится для водоемов бассейна Оби, в третьей — главным образом, для бассейна Енисея, и Байкала, в четвертой — для нижней части бассейна Амурса, а также бассейна Усури, рек Приморья, Охотского побережья, Сахалина, Камчатки, Чукотки и Курильских островов.

Таблица 1

### Видовой состав веснянок Сибири

Виды	Сибирь			Монголия	Европа
	Западная	Восточная	Д. Восток		
1	2	3	4	5	6
<b>TAENIOPTERYGIDAE</b>					
<i>Taenionema frigida</i> (Navas), 1930	+	+	+	—	—
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linne), 1758	+	+	+	—	+
<i>T. araneoides</i> Klapalek, 1902	—	+	—	—	+
<i>Strophopteryx rickeri</i> Zhiltzova, 1976	—	—	+	—	—
<b>NEMOURIDAE</b>					
<i>Amphinemura borealis</i> Morton, 1894	+	+	+	+	+
<i>A. standfussi</i>	+	+	+	+	+
<i>A. verrucosa</i> Zwick, 1973	—	—	+	—	—
<i>A. quadribranchiata</i> Zhiltzova, 1977	—	—	+	—	—
<i>Nemoura arctica</i> Esben-Petersen, 1910	+	+	+	+	+
<i>N. avicularis</i> Morton, 1894	+	+	—	—	+
<i>N. cinerea</i> (Retzius), 1783	+	+	+	+	+
<i>N. despinosa</i> Zhiltzova, 1977	—	—	+	—	—
<i>N. dulkeiti</i> Zapekina-Dulkeit, 1975	+	+	—	—	—
<i>N. levanidovae</i> Zwick, 1974	—	—	+	—	—
<i>N. sahlbergi</i> Morton, 1941	—	+	—	+	+

1	2	3	4	5	6
<i>N. asakawae</i> Kohno, 1941	—	—	+	—	—
<i>N. fulva</i> (Samal), 1921	—	—	+	—	—
<i>N. papilla</i> Okamoto, 1922	—	—	+	—	—
<i>N. kuwajama</i> Kawai, 1966	—	—	+	—	—
<i>N. sachalinensis</i> Matsumura, 1911	—	—	+	—	—
<i>Nemoura</i> sp.	—	—	+	—	—
<i>Podmosta weberi</i> Ricker, 1952	—	+	+	—	—
<i>Nemurella picteti</i> Klapalek, 1900	—	+	—	—	+
LEUCTRIDAE					
<i>Leuctra fusca</i> (Linne), 1758	+	+	+	+	+
<i>Paraleuctra cercia</i> (Okamoto), 1922	—	—	+	—	—
<i>P. gracilis</i> Kawai, 1967	—	—	+	—	—
<i>P. zapekinae</i> Zhiltzova, 1974	+	+	+	—	—
<i>Perlomyia secunda</i> (Zapekina-Dulkeit), 1955	+	—	+	—	—
<i>P. kiritshenkoi</i> Zhiltzova, 1974	—	—	+	—	—
<i>Rhopalopsale insularis</i> Zhiltzova, 1975	—	—	+	—	—
<i>R. levanidovae</i> Zhiltzova, 1975	—	—	+	—	—
<i>R. martynovi</i> Zhiltzova, 1975	—	—	+	—	—
<i>R. mahunkai</i> Zwick, 1973	—	—	+	—	—
<i>R. smithae</i> (Nelsen et Hanson), 1973	—	—	+	—	—
CAPNIIDAE					
<i>Baikaloperla elongata</i> Zapek.-Dulk. et Zh., 1973	—	+	—	—	—
<i>B. kozhovi</i> Zapek.-Dulk. et Zhiltzova, 1973	—	+	—	—	—
<i>Capnia ahngeri</i> Koponen, 1949	+	+	+	—	—
<i>C. variabilis</i> Klapalek, 1920	—	+	+	+	+
<i>C. aligera</i> Zapekina-Dulkeit, 1975	—	+	+	—	—
<i>C. alternata</i> Zapekina-Dulkeit, 1975	+	+	—	—	—
<i>C. atra</i> Morton, 1896	—	+	—	—	+
<i>C. bargusinica</i> Zapekina-Dulkeit, 1975	—	+	—	—	—
<i>C. endemica</i> Zapekina-Dulkeit, 1955	+	—	—	—	—
<i>C. kurnakovi</i> Zhiltzova, 1978	—	—	+	—	—
<i>C. lepnevae</i> Zapekina-Dulkeit, 1960	+	+	—	—	—
<i>C. levanidovae</i> Kawai, 1969	—	—	+	—	—
<i>C. nigra</i> Pictet, 1833	+	+	+	+	+
<i>C. rara</i> Zapekina-Dulkeit, 1970	—	+	+	—	—
<i>C. pygmaea</i> Zetterstedt, 1840	+	+	+	—	+
<i>C. tshukotica</i> Zhiltzova et Levanid., 1976	—	—	+	—	—
<i>C. vidua</i> Klapalek, 1904	—	+	—	—	+
<i>C. altaica</i> Zapekina-Dulkeit, 1955	+	+	—	—	—
<i>C. nearctica</i> Banks, 1918	—	—	+	—	—
<i>Capnopsis schilleri</i> (Rostock), 1892	—	+	—	—	+
<i>Capniella nodosa</i> Klapalek, 1920	—	+	+	—	—
<i>Eucapnopsis brevicauda</i> Claassen, 1924	+	+	+	+	—
<i>Isocapnia arcuata</i> Zhiltzova, 1975	—	+	+	—	—
<i>I. guentheri</i> (Joost), 1970	+	+	+	+	—
<i>I. kudia</i> Ricker, 1959	—	—	+	—	—
<i>I. orientalis</i> Zhiltzova, 1975	—	+	+	—	—
<i>I. sibirica</i> (Zapekina-Dulkeit), 1955	+	+	—	+	—
<i>Paracapnia sikhotensis</i> Zhiltzova, 1978	—	—	+	—	—
<i>P. khorensis</i> Zhiltzova, 1972	—	—	+	—	—
<i>Takagripopteryx nigra</i> Okamoto, 1922	—	—	+	—	—

1	2	3	4	5	6
PTERONARCIDAE					
Allonarcys reticulata (Burmeister), 1839	+	+	+	—	—
A. sachalina (Klapalek), 1908	—	—	+	—	—
PERLODIDAE					
Arcynopteryx altaica Zapekina-Dulk., 1960	+	+	+	+	—
A. amurensis Zhiltzova et Levanid., 1971	—	—	+	—	—
A. compacta (M <sup>ac</sup> Bian), 1872	+	+	+	+	+
A. dichroa (Mfeschlan), 1872	—	+	—	—	—
A. sajanensis Zapekina-Dulkeit, 1960	—	+	+	—	—
Megarcys ochracea Klapalek, 1912	+	+	+	+	—
Pictetiella asiatica Zwick et Levanid., 1971	+	+	+	—	—
P. zwicki Zhiltzova, 1976	—	—	+	—	—
Skwala brevis (Koponen), 1949	+	+	+	+	—
Stavsolus japonicus (Okamoto), 1912	—	+	+	—	—
Filchneria furcifera Navas, 1936	—	—	+	—	—
Diura bicaudata (Linne), 1758	—	+	+	—	+
D. majuscula Klapalek, 1912	+	+	+	+	—
D. nanseni (Kempny), 1900	+	+	+	—	+
Isoperla altaica Samal, 1939	+	+	—	+	—
Isoperla asiatica Rauscher, 1968	+	+	+	+	—
I. eximia Zapekina-Dulkeit, 1975	+	+	+	—	—
I. kozlovi Zhiltzova, 1972	—	+	—	+	—
I. lunigera (Klapalek), 1923	+	+	+	—	—
I. maculata Zhiltzova, 1977	—	—	+	—	—
I. mongolica Zhiltzova, 1972	+	+	—	+	—
I. obscura (Zetterstedt), 1840	+	+	+	+	+
Kaszabia spinulosa Rausser, 1968	—	+	+	+	—
Mesoperlina potanini Klapalek, 1921	—	+	—	+	—
PERLIDAE					
Oyamia amurica Klapalek, 1921	—	—	+	—	—
Paragnetina flavotincta (McLachlan), 1872	+	+	+	+	—
Phasganophora brevipennis (Navas), 1912	+	+	+	+	—
P. extrema (Navas), 1912	—	+	+	+	—
Perla leteicauda (Klapalek), 1921	+	+	+	+	—
P. tibialis (Pict.), 1841	—	—	+	—	—
Neoperla geniculata (Pictet), 1841	—	—	+	—	—
Claassenia brachyptera Brinck, 1954	—	+	+	—	—
Acroneuria sp.	—	—	+	—	—
CHLOROPERLIDAE					
Alloperla acietata Zapekina-Dulkeit, 1975	+	+	—	—	—
A. deminuta Zapekina-Dulkeit, 1970	+	+	+	+	—
A. mediata (Navas), 1925	+	+	+	—	—
A. kurentzovi Zhiltzova et Zapek.-Dulk., 1977	—	—	+	—	—
A. kurilensis Zhiltzova, 1978	—	—	+	—	—
A. rostellata (Klapalek), 1923	+	+	+	—	—
A. sapporensis Okamoto, 1912	—	—	+	—	—

1	2	3	4	5	6	
Haploperla lepnevae Zhiltzova, et Zwick, 1971	+	+	+	+	—	
H. ussurica Navas, 1934	—	—	+	—	—	
H. maritima Zhiltzova et Levanidova, 1978	—	—	+	—	—	
Triznaka diversa (Frison), 1935	—	—	+	—	—	
T. longidentata (Rausser), 1968	+	—	—	+	—	
Suwallia kerzhneri Zhiltzova et Levanidova, 1971	—	—	+	+	—	
S. sachalina Zhiltzova, 1978	—	—	+	—	—	
S. teleclojensis (Samal), 1939	+	+	+	+	—	
S. asiatica Zhiltzova et Levanidova, 1978	—	—	+	—	—	
S. talalajensis Zhiltzova, 1976	—	—	+	—	—	
S. decolorata Zhiltzova et Levanidova, 1978	—	—	+	—	—	
Sweltsa insularis Zhiltzova, 1978	—	—	+	—	—	
Sw. illiesi Zhiltzova et Levanidova, 1978	—	—	+	—	—	
Sw. colorata Zhiltzova et Levaniova, 1978	—	—	+	—	—	
Paraperla lepnevae Zhiltzova, 1970	—	—	+	—	—	
Utaperla orientalis Nelsen et Hanson, 1969	—	—	+	—	—	
Абс.	122	45	67	98	32	20
%	100	37	55	80	26	16,5

Анализ данных таблицы показывает увеличение числа видов веснянок по мере продвижения с запада на восток, где количество видов удваивается. Особенно это заметно для южной части Дальнего Востока, там было обнаружено настоящее обилие видов веснянок. При этом 51 вид встречается только здесь. В то же время на Дальнем Востоке насчитывается всего 8 видов свойственных всей Сибири, Монголии и Европе: *Amphinemura borealis*, *A. standfussi*, *Nemoura arctica*, *N. cinerea*, *Leuctra fusca*, *Capnia nigra*, *Arcynopteryx compacta* и *Isoperla obscura*. Все эти виды известны давно и обычны всюду.

В регионе бассейна Оби из 45 видов веснянок, свойственных ему, был найден только один, который не встречается в других местах. Это *Capnia endemica* — обитатель родников, выходящих в литораль Телецкого озера.

В регионе бассейна Енисея оказалось 4 вида, не найденные в других районах Сибири; *Baikaloperla kozhovi*, *B. elongata*, *Capnia bargusinica* и *Arcynopteryx dichroa*. Веснянки рода *Baikaloperla* известны только на оз. Байкал.

Типично центральносибирскими видами, неизвестными пока для Дальнего Востока, а также для Монголии и Европы, можно считать только *Nemoura dulkeiti*, *Capnia alternata*, *C. altaica*, *C. lepnevae* и *Alloperla acietata*. Такой европейский вид, как *Nemoura avicularis*, был найден на Телецком озере, а также в р. Вихоревке бассейна Ангары. В Енисее у г. Красноярска был найден европейский *Tae- niopteryx araneoides*. Вообще только из Восточной Сибири и Евро-

пы известны *Nemurella picteti*, *Capnia atra*, *C. vidua* и *Capnopsis schilleri*, а из Монголии также *Nemoura sahlbergi*, *Isoperla kozlovi* и *Mesoperlina potanini*.

Рассматривая видовой состав веснянок, обитающих в отдельных комплексах водоемов, в первую очередь остановимся на фауне веснянок бассейна оз. Байкал. Два вида, о которых мы уже говорили, держатся только в литорали самого озера, 38 видов найдены нами в южных притоках озера и 22 — в его северо-восточных притоках. Всего 46 видов. В то же время европейские веснянки были встречены в южных притоках в количестве 10 видов, а в северо-восточных — всего 5 видов: *Amphinemura standfussi*, *Nemoura arctica*, *N. cinerea*, *Nemurella picteti* и *Capnia nigra*. Все эти виды были отмечены и в южных притоках, но совместно со следующими: *Taeniopteryx nebulosa*, *Amphinemura borealis*, *Arcynopteryx compacta*, *Diura nanseni* и *Isoperla obscura*.

Кроме того, в южных притоках Байкала был найден довольно многочисленный комплекс дальневосточных веснянок, к которым относятся виды, не встречающиеся в Европе: *Taenionema frigida*, *Paraleuctra zapekinae*, *Capnia ahngeri*, *Eucapnopsis brevicauda*, *Iso-capnia guentheri*, *I. kudia*, *Allonarcys reticulata*, *Arcynopteryx altaica*, *A. sajanensis*, *Megarcys ochracea*, *Pictetiella asiatica*, *Skwala brevis*, *Isdperla asiatica*, *I. eximia*, *I. lunigera*, *Paragnetina flavotincta*, *Phasganophora brevipennis*, *Perla luteicauda*, *Alloperla deminuta*, *A. mediata*, *A. rostellata*, *Haploperla lepnevae* и *Suwallia teleckojensis*. В северо-восточных притоках, где было встречено всего 22 вида веснянок, в том числе 5 европейских, мы нашли еще 2 вида, не отмеченных на юге: *Podmosta weberi* и *Capnia aligera*, остальные 15 были встречены в южных притоках. Такая разница в видовом составе веснянок, обитателей южных и северных притоков Байкала, находит себе объяснение в географическом положении каждой группы притоков. Эти притоки разделены между собой расстоянием в среднем 500 км, считая по прямой с юга на север, и значительной разницей среднелетних температур воды. Кроме того, группа притоков северо-восточной части Байкала имеет очень крутое падение с больших высот (до 2700 м) Баргузинского хребта, тогда как большинство южных притоков имеет более пологое падение с высот, не превышающих 2000 м, и более высокую среднюю температуру воды летом.

Если рассматривать бассейн Телецкого озера, то можно отметить следующее. Длина этой горной озерно-речной трассы (р. Чулышман — Телецкое озеро — р. Бия до слияния с Катунью) составляет около 600 км, падение с высот от 2300 до 160 м. Отмечено 44 вида веснянок (Запекина-Дулькейт, 1977). В этом районе были встречены только один эндемичный вид — *Capnia endemica* и один — *Triznaka longidentata*, найденный и в Монголии (Rausser, 1968). Общими с видами веснянок из притоков оз. Байкал оказались 33 вида, или 72%. В их числе такие, как *Paraleuctra zapekinae*, *Capnia altaica*, *Allonarcys reticulata*, *Isoperla mongolica*, и ряд дру-

гих. Два последних вида оказались свойственными самому Телецкому озеру, в котором были встречены также *Taenionema frigida*, *Nemoura avicularis*, *Capnia endemica*, *C. nigra*, *Arcynopteryx compacta*.

Наибольшее разнообразие видов веснянок, как оказалось, держится в реках малых и средних, хотя в ряде случаев трудно отнести тот или другой водоем к типичному для обитания какой-либо группы веснянок, поскольку каждая река в горных условиях в своем бассейне имеет целый комплекс более мелких притоков, вплоть до родников. Имеющиеся у нас данные говорят также о большем разнообразии видов веснянок в бассейнах типично речных систем, находящихся в высокогорьях, чем в системах озерно-речных водоемов, лежащих в среднегорье.

Количество видов в регионах приведено в табл. 2.

Таблица 2

### Распределение количества видов веснянок по регионам

Регионы	Всего видов	В том числе общих с					
		Европой		Монголией		Дальним Востоком	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%
Западно-Сибирский	45	11	24,4	25	55,6	34	75,5
Восточно-Сибирский	67	20	30,0	30	44,8	45	67,2
Дальний Восток	98	13	13,3	25	25,5	—	—
	122	20		32		98	

### О гидрографии и режиме речных водоемов Сибири

Большинство рек, текущих на обширной территории Сибири, принадлежит к атлантико-арктическому склону главного водораздела Земли, проходящему по основным горным хребтам. Сюда относятся крупнейшие горные реки Обь, Енисей, Лена. Лишь одна крупная река СССР принадлежит к пацифико-индийскому склону — это Амур, основные гидрологические и гидробиологические черты которого приведены в работе Б. И. Жадина (1950). Бассейны этих рек, каждая из которых по длине превышает 4 тыс. км, по площади водосбора занимают и характеризуют гидрологическую сеть Сибири с достаточной полнотой.

Бассейны меньших по длине рек в пределах 1500-2500 км — Колымы, Индигирки, впадающих в Восточно-Сибирское море, и других, таких как Пясины, Хатанга, Оленек, характеризующих север и северо-восток, — дополняют картину водности всей Сибири. Реки бассейна Амура также почти исчерпывающе характеризуют дальневосточный гидрографический район за исключением терри-

торий, занятых бассейнами рек, впадающих в Японское, Охотское и Берингова моря.

Характерными особенностями трех великих рек Сибири — Оби, Енисея и Лены являются также и основное направление течения — с юга на север, как и исходное положение их истоков и устьевых участков; общее направление течения Амура — восточное, высоты, окаймляющие его истоки, несколько превышают 2500 м. Истоки рек Оби и Иртыша берут начало с хребтов Алтая на стыке с Западным Саяном и хребтом Танну-Ола на больших высотах (г. Белуха — 4620 м). Сложная система хребтов придает здесь сильно разветвленной сети водотоков горный характер на значительном протяжении от истоков, тогда как участок Оби ниже слияния Бии и Катунки представляет собой равнинную реку со слабым течением. Выйдя из гор, Иртыш также становится равнинной рекой — он мелок и преимущественно с песчано-илистым дном.

Правобережные притоки Енисея — Ангара, Нижняя Тунгуска и другие, как и сам Енисей, текут в верхнем течении с юга на север. Напомним, что благодаря особенностям рельефа в Западно-Сибирской низменности в числе водоемов бассейна Оби и Иртыша имеется масса больших и малых озер, болот, степных речек, и что водоемам Оби в нижнем течении свойствен зимний замор.

На отрезке от Абакана до Ангары Енисей быстр, скорость течения доходит до 7 м/сек., мутность до 85, у Подкаменной Тунгуски — 50, у Игарки — 19 г/м<sup>3</sup>. Ледостав происходит снизу вверх, т. е. с севера к югу, вскрытие — сверху вниз. В бассейне Енисея имеется уникальнейший водоем — оз. Байкал, имеющий свой собственный бассейн, в котором самая крупная река Селенга (длина 1433 км) представляет собой горно-степной многоводный водоток.

Истоки р. Лены лежат на высотах около 900 м, тогда как ее правые притоки Витим и Оденек текут с высот около 2500 м. Нижний отрезок р. Лены от устья Вилюя имеет северное направление. Летние колебания уровня доходят до 24 м. Наледи огромны по мощности, площади и длительности существования (Плащев, Чекарев, 1967).

Многие из рек Камчатки имеют широтное направление течения. Они существуют за счет таяния снегов с гор и грунтового питания. В их водном режиме имеют некоторое значение термальные источники. Длина реки Камчатки 700 км. А на Сахалине длина рек до 350 км, их истоки лежат на высотах 1100-1600 м, в июле — августе здесь обычны паводки от муссонных ливней. Можно отметить также в бассейне Амура и реках Приморья разнообразие типов водоемов. Достаточно сравнить бассейны северных рек Зеи и Бурей с южными — Уссури с оз. Ханка и речками Приморья.

Большое разнообразие водотоков заставляет нас принять в качестве рабочей схемы их деление, основанное в первую очередь на величине реки и ее бассейна (табл. 3). При вычислении средних величин для ряда рек бассейна Енисея и Оби нами был принят условный коэффициент водосбора, полученный от деления величи-

Таблица 3.

**Средние данные размеров водоемов Сибири**

Длина водотоков	Размеры, км (от - до)	Средняя длина	Площадь бассейна	Коэффициент водосбора
Родники и малые ручьи	до 5	2,9	—	—
Речки малые	6 — 30	10	110	6
Речки большие	31 — 100	80	900	11
Реки малые	101 — 200	160	3200	20
Реки средние	201 — 500	301	12500	40
Реки большие	501 — 800	600	45000	80

ны площади бассейна реки, выраженной в квадратных километрах, на ее длину в километрах.

В бассейнах малых и больших речек Алтае-Саянской горной области на каждые 100 км насчитывается не менее 5-6 родников и малых ручьев и около 1-2 озер общей площадью до 7-8 гектаров. По своему характеру эти родники и ручьи-источники могут быть отнесены то к реокренам, то к лимнокренам или гелиокренам (Лепнева, 1964). Небольшие проточные озера почти всегда тесно связаны с образующими их ручьями. Родники и малые ручьи не имеют своей долины. Их экспозиция — все румбы, высотное положение — различная; падение — от малого до почти отвесного. В одних местах они не замерзают, в других образуют наледи. Температура воды летом до 4-7°, зимой 2-4°; вода прозрачна; рыбы отсутствуют, бокоплавывы обычны, веснянки всегда имеются. Отчасти малые реки, расположенные на любых высотах, отличаются высокой прозрачностью, низкой температурой, кратковременным и резким колебанием уровней. Текущие в долинах, имеющих северное направление, они подвержены более частому образованию наледей и внутриводному образованию льда. Наибольший прогрев воды таких речек падает на вторую-третью декады июля, реже на первую августа (табл. 4).

Таблица 4

**Максимальные среднедекадные температуры воды рек и речек**

Высота над уровнем моря, м	Максимальные °С	Колебания °С
100 — 200	22,0	20,0 — 25,0
200 — 400	20,5	18,0 — 23,0
400 — 600	15,1	12,8 — 18,0
600 — 800	13,5	11,1 — 16,7
800 — 1100	10,0	9,2 — 11,6
1100 — 1400	7,3	7,0 — 8,0

В речках переход весной через температуру  $0,2^{\circ}$  наблюдается в среднем около 30 апреля (между 12.IV и 9.V). Максимальный прогрев воды происходит в третьей декаде июля, осенний переход через температуру  $0,2^{\circ}$  падает на 29 октября. Период с температурой воды выше  $0,2^{\circ}$  длится в среднем около 178 дней. В исключительных случаях период «теплой» воды может длиться до начала декабря. Такие реки благодаря наличию родников не замерзают зимой на больших участках. Атмосферных осадков эти водоемы получают за лето обычно столько, сколько за все прочие сезоны, но максимальный уровень наблюдается в период зимних зажоров. Толщина ледового покрова на больших речках и малых реках благодаря зажорам колеблется от 25 до 170 см. Покров бывает многослойным, с наличием полых мест. В больших речках в июле вода прогревается до  $9-13^{\circ}$ . Дно каменистое с незначительными участками мягких грунтов. В них максимальная среднедекадная температура воды в 70% случаев падает на третью декаду июля, в 14% — на август и в 7% — на июль. Период «теплой» воды длится от 174 до 206 дней между 10 апреля и 3 мая. В период паводков прозрачность снижается до нескольких сантиметров, скорость течения достигает  $3,5-12$  км в час, мутность  $450-750$  г/м<sup>3</sup>. В больших речках имеется несколько видов рыб, в том числе хариус, голянь, голец (из выюновых).

Для краткой характеристики малых рек используем показатели 10 притоков Верхнего Енисея и р. Абакан средней длины около 145 км, высотный пояс 140-2700 м. Реки верхнего пояса имеют зимой большой расход воды —  $1,7-9,0$  м<sup>3</sup>/сек., доходящий при прорыве зажорных плотин до  $34-135$  м<sup>3</sup>/сек.; весенний подъем уровня увеличивает эти цифры до  $170-740$  м<sup>3</sup>/сек. Вода заливают пойму, ширина рек доходит до 50-90 м, скорость течения с  $0,2$  до  $4,7$  м/сек., мутность увеличивается в 20-25 раз. В реках средней высотной группы расход воды зимой колеблется от  $0,1$  до  $2,2$ ; весной и летом от  $14,0$  до  $400$  м<sup>3</sup>/сек., быстрота течения до  $2,0-3,5$  м/сек. В нижнем высотном поясе от 140 до 700 м (р. Базаиха) наблюдается промерзание отдельных участков реки, образование наледей до 2 м толщины. Летом температура воды в наиболее теплую декаду поднимается выше  $20^{\circ}$ .

Такая большая река как Кан, текущая в высотном поясе от 2000 до 120 м имеет среднюю температуру воды самой теплой декады лета  $25^{\circ}$ , тогда как Абакан, текущая в высотном поясе от 2800 до 240 м, уступая по длине Кану и превышая его по ряду показателей (по расходу воды в 2,1 раза, колебаниям уровня в 1,6 раза, средней скорости течения в 1,3 раза), имеет температуру воды, едва превышающую  $20,0^{\circ}$ .

По химическому составу речных вод всю территорию бассейна Енисея можно разделить на три группы. Для первой, включающей бассейн Енисея от его истоков до устья Ангары, характерны воды, близкие по составу и сохраняющие в течение года гидрокарбонатный характер. Типичными являются воды, не имеющие легкораст-

воримых хлоридов и сульфатов: относительное содержание ионов  $\text{SO}_4$  не превышает 10% экв., а ионов  $\text{Cl}$  — 7% экв. В число рек второй группы с повышенным содержанием этих ионов входят водотоки Минусинской котловины, части Западно-Сибирской низменности, бассейн Подкаменной Тунгуски с не столь хорошо выраженным преобладанием ионов  $\text{HCO}_3$ . В третью группу входят водотоки переменного характера. В бассейне Нижней Тунгуски от гидрокарбонатных вод в половодье до преобладания среди анионов ионов  $\text{Cl}$  (25-40% экв.) в зимнюю межень. При резком уменьшении речного стока к концу зимы и одновременном повышении минерализации, достигающей 11,45 г/л, среди катионов преобладающими становятся ионы щелочных металлов (Солонецкий и др., 1973).

Остановимся еще на данных химического состава крупнейшего притока оз. Байкал — р. Селенги. Минерализация этой реки в течение года колеблется от мая к январю — февралю в пределах от 96,5 — до 212,0 мг/л, в том числе  $\text{HCO}_3$  от 66,3 до 144,0 — в январе — феврале и  $\text{Ca}$  от 16,0 до 32,0 мг/л экв. — к концу зимы (Вершинин, 1964). В верхнем течении р. Виллой, притоке р. Лены, течение очень быстрое, пойма не развита, вода слабо минерализована с преобладанием ионов бикарбонатов. В среднем течении увеличивается количество  $\text{Ca}$  и  $\text{Na}$ , плотный остаток колеблется от 51,9 до 86,5 мг/л, что вдвое больше, чем в верхнем течении. В нижнем течении пойма развита хорошо, течение слабое; преобладают заиленные и илестые грунты (Вершинин, 1962).

Для бассейна Амура и рек Приморья В. Я. Леванидовым (1964) было предложено различать 14 типбв нерестовых для кеты водоемов, объединенных в 4 группы: холодноводных, умеренно холодноводных, умеренно тепловодных и тепловодных.

По химическому составу воды рек Чукотки приведем некоторые данные А. Г. Остроумова (1967), который проводил исследование в р. Анадырь в сентябре 1956 г. Прозрачность воды колебалась в пределах 0,7-2,4 м, температура — от 3,9 до 8,8°, рН — от 6,9 до 7,4, общая жесткость — 1,7-1,9 немецких градусов.

### **Распространение и условия существования веснянок в водоемах Сибири**

Веснянки Сибири — региона с продолжительной и холодной зимой — являются обитателями как горных областей с густой сетью стремительных речных водоемов с каменистым ложем, холодной, насыщенной кислородом водой, так и обитателями вод среднего и нижнего течения больших равнинных рек, впадающих в арктические моря. Многие большие реки Сибири в своем течении делятся на две неравные части: гористую, меньшую по длине, и равнинную — большую. Такие реки можно назвать арктическими, поскольку их истоки, низовья и устьевые участки находятся пошироко в близких условиях. В этом свете попытку общего биоценологического расчленения текущих вод сделал И. Иллес (Illies, 1961).

Все реки земного шара он делит на два больших биоценоза: ритрон — часть реки от истока, текущая в горной области, со среднемесячной температурой до 20°, с холодолюбивым населением из реофилов, и потамон — вниз от ритрона с температурой выше 20°.

Личинки веснянок распространены почти на всех участках рек: в родниках у места выхода их из земли, в ручьях, речках и реках.

Можно сделать вывод, что чем больше река, тем больше видов в фауне веснянок, кроме того, малые и совсем небольшие по размерам водотоки населены мелкими видами, а более крупные речки — веснянками всех размеров. Во всех временных водоемах, пересыхающих ежегодно, и в ручьях, протекающих, в частности, по таежным торфяникам с буроватой водой, поскольку они не обеспечивают полный цикл развития личинок, — веснянок нет. Не пригодны для существования веснянок и стоячие водоемы некрупных размеров, заиленные. Дистрофные озера, как и застарелые евтрофные с нарушенным кислородным режимом, заметно прогревающиеся летом, также лишены веснянок. Можно отметить особую роль отдельных участков реки, имеющих в качестве основных грунтов лесса ил с песком и наличие органических веществ. При слабом или вовсе отсутствующем течении на таких участках также нет веснянок. Протоки рек с обычным населением веснянок, будучи перегородены в изголовье сплошной плотиной-дамбой, лишаются веснянок как только образовавшийся залив становится не проточным и начинается его заиливание. Такое явление мы наблюдали на Мане и других речках (Запекина-Дулькейт, Дулькейт, 1966).

Личинки веснянок хорошо приспособлены к быстрому передвижению, по речному дну на течении, если оно каменисто или имеет иные твердые точки опоры. В небольших лесных быстротекущих речках веснянки обитают по всему ложу, но реки с застойным течением, заливы, места поглубже, с мягким грунтом, а также глубокие, обширные по площади ямы часто вообще лишены личинок веснянок. В то же время в такой реке, как Обь, в ее среднем течении, они обычны и около Новосибирска, и ниже, до устья Иртыша, несмотря на отсутствие камней (Лепнева, 1930; Романова, 1949). В ряде мест веснянки держались на участках с довольно плотным серым илом, с дерновыми кочками, в то время как в затоках, протоках со слабым течением и пойменных озерах личинки отсутствовали.

Общее распределение личинок веснянок по речным водоемам представляется довольно ясным, если говорить об отряде в целом, но оно не совсем выявлено для отдельных видов и даже семейств в деталях. Так, многие представители семейства *Nemouridae* обитают в различного типа небольших ручьях, часто родникового питания, в струях, текущих между кочек на заболоченных, участках и в обычного типа открытых таежных ручьях. Наблюдается и такое распределение веснянок по типам водоемов, которое говорит о возможных случаях существования одного и того же вида в совершен-

но отличных, на первый взгляд, условиях. Так, представитель семейства Pteronarcidae — самый крупный из сибирских веснянок — *Allonarcys reticulata*, встреченный в Енисее у Красноярска как обычный вид оказался нередким в притоках — реках Мане (длина 475 км), Есауловке (137 км), Базаихе (128 км) и др. В бассейне Оби мы его встречали в нижнем течении притока Телецкого озера (высота около 475 м) — р. Чулышман (длина 215 км), в проточном высокогорном озере Южлу-коль на высоте около 1600 м, в истоках р. Малый Чили, в притоке Оби р. Томи, где он достигает, видимо, северо-западной границы, поскольку в Иртыше не найден. Сильные ветры, господствующие на Телецком озере, в основном в двух направлениях — вниз и вверх по его долине, способствуют заносу веснянок из южной части озера, куда впадает Чулышман, вниз по озеру и вверх в нагорья.

Вообще случаи заноса или залета веснянок весной и в начале лета за 3-5 км от ближайшего участка реки нам приходилось наблюдать постоянно и в бассейне Енисея вблизи Красноярска.

Большое количество пресных и слабосоленых озер, находящихся на равнинах Западно-Сибирской низменности и смежных пространствах лесостепи в бассейнах Иртыша и Оби не заселены веснянками. Нет их и в озерах Чано-Барабинской группы — Чаны, Убинское, Сартлан и др., как и в небольших речках, впадающих в эти озера, и во всей массе безрыбных солоноватых озер этих мест. Веснянки не были обнаружены в таежных озерах правобережья нижнего течения Оби, а также в озерах Большеозерской группы (Дулькейт, В. Н. Башмаков, А. Я. Башмакова, 1935; Христенко, 1953). Добавим, что и в европейской части СССР в донной фауне гуммифицированных озер Карельского перешейка, веснянки также отсутствуют (Салазкин, 1968).

С увеличением высоты над уровнем моря меняется водный и биологический режим не только водотоков, но и проточных озер, образованных ими; соответственно меняется фауна и численность веснянок. Каровые озера среди камней на высотах свыше 2000 м, имеющие короткий исток, идущий из фирна, обычно лишены веснянок (Северо-Восточный Алтай, хребет Корбу). В таких местах они не были встречены в ряде хребтов Восточного Саяна. Вообще по мере приближения водотоков к своим истокам и скоплениям фирна, к ледникам численность веснянок уменьшается и сходит на нет, если температура воды в истоках не превышает в течение лета 1-2° С. Указанные выше абсолютные высоты не ограничивают вертикального распространения веснянок на Алтае и в Саянах. Мы находили их на высотах свыше 3000 м. Нижний предел их распространения в Сибири не ограничен; он доходит до уровня моря, находясь всегда выше морских наносов и прибоя. В северо-восточных Гималаях на высотах свыше 3000 м, но не выше 4000 м, было встречено 5 видов веснянок, из которых 4 оказались эндемиками, относящимися к голарктическим родам третичного времени. В Тибете их находили на высотах до 5000 м (Mani, Singh Santokh, 1961). На-

хождение веснянок на таких высотах говорит о вероятности их встреч в аналогичных условиях и в Сибири.

Горные озера окрестностей Телецкого озера, по исследованиям О. А. Алекина (1933) и С. Г. Лепневой (1933), лежащие на 990-2040 м над уровнем моря, переходные от олиготрофии к неполной евтрофии, не имели веснянок, кроме озера Кольдаын 1, ключевого питания, глубиной до 7 м на высоте 1960 м. В Кульгинских, Кочурлинских, Аккемских и других озерах Катунских Альп (Жинкин, 1935), проточных в различной степени и весьма сходных по газовому режиму, веснянки не были встречены. Только в Нижне-Аккемском озере на высоте 2050 м, с максимальной глубиной 14 м и придонной температурой в литорали  $5,4^{\circ}$  в зимнем сборе из проруби оказались личинки веснянок. В озере Кара-Коль (высота 1936 м) бассейна безрыбной р. Чульчи притока Чульшман веснянки были найдены в самом озере и в стоке из него (Йоганзен и др., 1950). Из таежных озер, расположенных на выровненных пространствах невысоких хребтов, веснянок не оказалось в озере-пруде Бланду-Коль, лежащем на высоте 990 м, имеющем глубину 1,5 м, слабый заболоченный приток и такой же исток (Лепнева, 1933; Дулькейт, 1963). Но в оз. Сокорок-Коль с ключевым питанием, глубиной 1,9 м, лежащем на высоте 1060 м, по прямой в 5 км от Бланду-Коля, веснянки были найдены на песчаном дне среди детрита из крупных древесных остатков, вблизи выхода ключа на глубине 0,2-0,4 м; на илу на глубине 1,8 м их не было.

Горные глубоководные озера бассейна рек Олекмы и Витима системы Лены, лежащие на высотах 984-1102 м над уровнем моря, находящиеся в глубоких тектонических впадинах со свежими следами ледниковой деятельности, исследованные в 1932 и 1948 гг. (Томилов, 1954), оказались по своему типу переходными от олиготрофии к евтрофии. Озерные ванны у всех выполнены илом, литораль и отчасти сублитораль — песком, галькой, крупным камнем. Личинки веснянок были обнаружены в желудках хариусов из этих озер, в притоках, впадающих в самое большое оз. Орон (длина свыше 20 км), и в этом озере против их устьев.

В результате гидробиологических исследований притока Лены р. Вилюя о веснянках было получено немного сведений (Вершинин, 1962). В пойменных озерах-старицах, несмотря на почти постоянную связь с рекой, они не были обнаружены. Лишь в оз. Провальном (термокарстовое, длина 100, глубина 2 м) наряду с личинками ручейников и поденок были собраны и веснянки. Ложе озера покрыто крупными валунами трапповых пород, местами с песком и илом. Упомянем еще, что в бессточных озерах Памира, находящихся на предельных высотах свыше 3000 м, Кара-Коль и Ранг-Коль веснянки не были обнаружены. Они были найдены в литорали оз. Яшиль-Коль системы г. Пяндж в небольшом количестве (Гурвич, 1951).

Население веснянок водохранилищ примерно повторяет картину заселения ими проточных озер. Однако имеются и существен-

ные отличия, касающиеся как масштабов происходящих процессов, так и типов водоемов, на которых создаются водохранилища. Формирование бентоса Новосибирского водохранилища на Оби стало заметным с началом его наполнения в 1957 г. (Благовидова, 1961). В зоне подпора там началось выпадение литореофильных организмов, в том числе и личинок веснянок. В верхней части водохранилища, где еще сохраняется речной режим, веснянки держались и на второй год существования водохранилища. В Иркутском водохранилище на Ангаре было установлено, что массовый вид *Arcynopteryx dichroa*, существовавший до наполнения водохранилища, в первые же годы после наполнения массовость потерял. Только в его заливах некоторое время продолжали встречаться единично до 10 видов веснянок (Гольшкшина, 1969).

В богатом бентосе Усть-Каменогорского водохранилища на Иртыше в его верхнем течении, по данным В. А. Киселевой (1959), веснянки встречались в участках, где заиливание происходит медленнее, чем в центральном и приплотинном отсеке. На отрогах Тянь-Шаня в Орто-Токойском водохранилище (высота около 1000 м), построенном в 1949 г., не было найдено веснянок, в то время как в нижнем течении питающей его реки они были отмечены (Гурвич и Павлова, 1954). Эти же авторы указывают, что в водохранилище проникли такие типичные реофилы, как личинки рода *Heptagenia*, *Hydropsiche* и др. По этим данным без дополнительных и специальных исследований можно сказать только, что на больших реках в зависимости от степени проточности, глубины и состава грунтов с образованием водохранилища сразу начинается выпадение личинок веснянок на самых глубоких местах. Они остаются в верхней части и кое-где у берегов водохранилища. Из водохранилищ рек, вышедших на равнину, они могут выпасть вовсе (Обь, Иртыш). На Ангаре и на других реках с каменистым ложем и холодной водой процесс выпадения веснянок из водохранилища может задержаться и для части видов приостановиться вообще. Во всех случаях личинки веснянок являются обитателями прибрежной полосы водоема и только в больших реках и полупроточных озерах держатся до глубин в 3-5 м, редко 8 м (на такой глубине они были встречены в ультрараолиготрофном Телецком озере бассейна Оби).

Подытоживая некоторые данные, приведенные выше о распространении веснянок, отметим, что в ряде случаев все дело кроется не в стирании граней между обитателями стоячих и текущих вод на больших высотах или за Полярным кругом, или в каких-либо других местах, а в развитии стоячих водоемов в разных направлениях в зависимости от высоты местности, характера окружающего ландшафта, водного питания и пр. В Прителецком районе Алтая, в частности в бассейне р. Чульчи, притока Чулышмана, как показала С. Г. Лепнева (1933), развивается явление ацидотрофии. Окислительные процессы в стоячих водоемах с преобладанием зоопланктона над фитопланктоном и с заметным содержанием детрита, вы-

званном влиянием окружающей растительности на небольшой водоем, изменяя химический состав воды, позволили выделить С. Г. Лепневой горные олиготрофно-ацидотрофные каровые и плотинные озера тундры и лесотундры и евтрофные моренные озера лесной зоны. Если первые имеют рН менее 6 и зеленый цвет, то вторые — со щелочной водой оранжевого и бурого цвета. На Алтае среди горных озер были известны и выделены другие типы водоемов (Алекин, 1933; Лепнева, 1933). Учитывая эти данные и данные своей экспедиции, Б. Г. Иоганзен (1950) считал, что горные озера Алтая, олиготрофные в своей основе, характеризуются в современной стадии своего развития аргиротрофией, евтрофией, ацидотрофией и дистрофией.

Для ответа на вопрос о наличии веснянок в горных озерах Сибири мы уже приводили некоторые сведения по ряду озер. Несмотря на недостаточность этих сведений, уже сейчас можно сказать, что в природе Сибири, за особым немногим исключением, нет каких-либо только озерных видов веснянок. Эти исключения, упомянутые выше, касаются Байкала, Телецкого озера и, возможно, некоторых других. Что касается всех прочих сибирских озер, то, если они не проточны и не имеют притоков и стока, или эти притоки маловодны, а озера не имеют родников, веснянки в них отсутствуют. Проточные озера, в зависимости от степени проточности и их общего типа («речного»), повторяют в меньших количествах видовой состав веснянок, свойственный притокам, иногда только устьям этих притоков.

Не касаясь пока влияния изменения среды обитания на существование веснянок, остановимся кратко на общем характере поведения этих насекомых в имагинальных стадиях. Бескрылые или с укороченными крыльями веснянки по выходе из воды, перелиняя, держатся в непосредственной близости от места выхода среди камней, взбираясь на небольшую высоту по траве и ветвям кустарников и деревьев. Однако личинки этих видов в стадии нимфы часто меняют места обитания до перехода в имаго, мигрируя в воде вдоль берега. Большинство из этих видов — хищники. Также поступают и крылатые виды, но они в теплую погоду часто по открытым отмелям и по воздуху покидают места выплода. Виды весеннего выплода, имея хорошее зрение, иногда в большом количестве ползут по снегу, по открытым местам, ориентируясь на ближайшие темные участки в виде плавника, кустов и пр. Копуляция происходит на берегу после недолгого пребывания на воздухе. Откладка яиц, сформированных в общий комочек, в зависимости от погодных условий несколько задерживается, но, как правило, в тайге совершается вблизи мест, откуда эти особи вышли сами. Становится понятным обилие крылатых веснянок в затишье, у мест выплода по сравнению с численностью их у речек на открытых местах. Крупные взрослые веснянки, широко распространенные по берегам сибирских водоемов, такие как *Allonarcys reticulata*, *Arcynopteryx compacta*, *Claassenia brachyptera* и другие хорошо известны рыба-

кам как наживка на хариуса, ленка и других рыб. Виды веснянок, обладающих нормально развитыми крыльями, расселяясь по воздуху, часто имеют разорванный ареал в пределах территории Сибири; по количеству особей они бывают иногда редкими, попадаясь в несвойственных им местах.

### О влиянии изменения среды обитания на существование веснянок

Изучая распределение личинок веснянок по дну многих небольших рек в горных местностях, можно было заметить строгую закономерность: они совершенно избегали спокойных заливов с илистым дном; их не было и в тех пойменных курьях, которые лишь недавно потеряли проточность и начали заметно заливаться. Так же происходит и в больших протоках с обычным речным дном: перегороженные плотиной в изголовье, они уже на следующий год лишаются веснянок. Примером может служить Абаканская протока р. Енисея у Красноярска, имеющая длину около 3 км, ширину 300 м и глубину до 2-2,5 м. В 1969 и 1970 гг. в ней в течение весны и лета нами было собрано значительное количество видов веснянок: *Taeniopteryx nebulosa*, *Capnia ahngerii*, *Allonarcys reticulata* и другие. После того как осенью 1970 г. была полностью завершена установка дамбы, протока превратилась в стоячий водоем — залив р. Енисея с несколько изменившимся температурным режимом и наступлением первой стадии заиления дна. Уже весной и летом следующего года здесь веснянок не нашли. Не было их и в 1972 г. В заливе была лишь бедная фауна из бокоплавов, хирономид и поденок.

Остановимся на влиянии интенсивного сплава леса на фауну инсектобентоса небольшой р. Базаиха (приток Енисея у Красноярска). Здесь сплав леса производился молем ежегодно в течение 1,5 месяцев до 1966 г. с помощью плотин, повышающих уровень воды на отдельных участках реки на 2-2,5 м, по несколько раз в день. Сотни бревен, несущихся в потоке, вспахивали дно, сбивая отдельные камни, карчи, разрывали корни деревьев, растущих вдоль подмытого берега, разбивали яр, способствуя появлению свежих значительных наносов и целых кос. Влияние такого лесосплава в первую очередь сказывалось на существовании личинок инсектобентоса (Запекина-Дулькейт, Дулькейт, 1961, 1966). Если в конце апреля — начале мая на каменистых грунтах до начала сплава число личинок веснянок и их вес составлял около 264 экз. и  $2,04 \text{ г/м}^2$ , то в июне количество веснянок снижалось до 10 экз., вес — до  $0,05 \text{ г/м}^2$ , а на смешанных грунтах в июне — июле они исчезали вовсе. В августе — сентябре появлялись снова в количестве 81-100 экземпляров и  $0,14-0,68 \text{ г/м}^2$  на каменистых грунтах. В этом и в аналогичных случаях мы видим частный ответ на вопрос, что происходит с инсектобентосом при стихийном возникновении в природе явлений, резко нарушающих сложившийся режим

реки. Биологическая производительность зообентоса быстро восстанавливается за счет инсектобентоса, в котором веснянки играют не последнюю роль.

В период лесосплава в Базаихе нами было найдено 19 видов веснянок, из них 6 оказались наиболее обычными: *Taeniopteryx nebulosa*, *Amphinemura borealis*, *Capnia nigra*, *Haploperla lepnevae* и *Alloperla diminuta*, 8 видов — в небольшом количестве и 5 — очень редко. После полного прекращения лесосплава в 1966 г. за период 1967-1977 гг. число видов веснянок в этой реке увеличилось до 23, возросла также их численность на грунтах основного русла реки. Появились представители крупных видов: *Allonarcys reticulata*, *Paragnetina flavotincta*, *Phasganophora brevipennis* и *Diura majuscula*. Группа обычных видов дополнилась еще тремя — *Leuctra fusca*, *Phasganophora brevipennis* и *Alloperla rostellata*.

Распределение личинок веснянок в Мане до применения при лесосплаве современной техники с помощью бульдозеров, водометных катеров, направляющих дамб из каменистого грунта и т. д. было вполне закономерно: на илах в местах с замедленным течением, заливах, в протоках со слабым течением их не было даже на водной растительности. На каменистых грунтах, начиная от галечника с гравием до каменных глыб и плит, на постоянном течении они были всегда. Разнообразие грунтов с переходным характером, с различным захламлением остатками разлагающейся растительности, наличие подводных родников и т. д. привлекало личинок веснянок, но всегда на течении, причем различного характера миграции личинок по сезонам иногда могли менять картину обычного распределения. Имеются и правильные суточные миграции, как вниз, так и вверх по реке, длительные и кратковременные придонные и вертикальные из воды на сушу для метаморфоза.

При повышении уровня воды с изменением скорости течения, с появлением в реке взвешенных наносов и плавника, сложившаяся мозаика грунтов меняется не только весной, но и в продолжении лета.

Одной из причин таких вынужденных миграций является быстрое падение уровня воды и быстроты течения. В таких случаях, в образовавшихся затишных местах при заилении и прогреве воды, вообще начинается выход литореофилов на камни и быстрое течение. Аналогичная картина наблюдается и в протоках при перегораживании их плотинами в изголовьях. Можно отметить также, что во время разборки заломов из бревен, постройки дамб и т. п. личинки веснянок вымываются и сносятся вниз. В это время рыбы кормятся веснянками более интенсивно. Можно констатировать также, что когда под осень на лесосплавных реках типа Маны идет окончательная зачистка русла от затонувших бревен и по реке движутся бревна, плоты и техника, нарушается грунт, особенно по мелководью, наиболее активные веснянки из крупных видов мигрируют вниз по течению и в стороны на разное расстояние.

К причинам, вызывающим временные миграции у личинок вес-

нянок, относятся и различные загрязнения речной воды в результате бытовой и хозяйственной деятельности человека в окрестностях населенных пунктов. Воды речек, ручьев, родников быстро лишаются веснянок, если даже на них происходит пастьба скота, стекает вода после дождей с дорог и улиц, сбрасываются различные отбросы, моются автомашины и т. п. Рядом исследований установлено, что на многие виды веснянок более сильный экологический эффект оказывают изменения скорости течения, чем загрязнение или химизм воды.

Изучением суточной активности, как и дрейфа личинок веснянок занимались многие европейские гидробиологи (Muller, 1970; Thomas, 1970; Mendi, Muller, 1970 и др.), а также США — (Waters, 1969; Harper, Pilon, 1970 и др.). Сигнальным фактором чередующихся ритмов активности является смена дня и ночи. Максимум дрейфа в реках Швеции у веснянок *Capnia atra*, *Siphonoperla burmeisteri* и *Amphinemura standfussi* происходит вскоре после их выхода из яиц: у *Leuctra fusca*, *L. hippopus* и *Diura nanseni* совпадает с периодом наибольшего роста. Скорость дрейфа пропорциональна увеличению длины у двух последних видов. Некоторые виды хищных веснянок, такие как *Acroneuria*, вообще не проявляют заметной тенденции к дрейфу (Waters, 1969).

Имеет место передвижение крупных личинок веснянок вверх в разных точках реки, мелкие — у отмелей среди камней и гравия; ночью передвижение активнее и на более дальнее расстояние, чем днем (Elliott, 1971). У четырех видов рода *Leuctra* у Полярного круга при естественном освещении пик активности наблюдался после полудня (Benedetto, 1970). В реках Камчатки в светлое время суток биосток происходит единицами, в ночное — увеличивается в десятки раз (Леванидова, Николаева, 1968). В речках бассейна Амура (Леванидова и Леванидов, 1962, 1965) суточные миграции личинок типично донных насекомых приурочены также к темному времени суток. Подъем к поверхности происходит внезапно вскоре после захода солнца. К утру личинки опускаются на дно, а нимфы исчезают из толщин воды во второй половине ночи. Наибольшее количество нимф *Isoperla obscura* приходится в верхнем горизонте на 22 часа, а зрелые личинки *All. reticulata* и некоторых других веснянок выходят на берег для линьки в имаго между 23 и часом ночи. В Англии Еллот (Elliott, 1969) в ручье с каменистым дном в марте и июле определил наличие четырех максимумов количества беспозвоночных животных на протяжении темного времени суток. У веснянок *Amphinemura sulcicollis* (Steph.) наиболее четкие максимумы приходились на начало и конец темного времени суток. В дрейфе принимают участие почти все виды беспозвоночных, найденные в данное время.

Существование ряда реофилов в воде определяется: потреблением кислорода на дыхание, содержание кислорода в воде и скоростью, с которой обновляется вода в пограничных с беспозвоночным животным слоях, зависящей от скорости течения (Jaag, Am-

buhl, 1963). У веснянки *Acroneuria pacifica* нимфы при температуре воды 15,6°, скорости течения 0,8 м/сек. число движений тела (пульсаций) равнялось 72 в минуту и увеличивалось с уменьшением концентрации кислорода до пика (92 в 1 минуту). Выживание веснянок при низкой температуре воды (10°) и низкой концентрации кислорода зависит от скорости течения. При скорости течения 0,015 м/сек. в конце 24-часового периода наблюдалось 100% смертность, а при скорости 0,075 м/сек. наблюдалась 100% выживаемость (Knight, Gaufin, 1963).

Остановимся еще на фауне веснянок Енисея, обитающих на его отрезке длиной 20-25 км выше Красноярска. На этом участке правобережья реки в период с 1952 по 1978 г. нами проводились исследования фауны веснянок ежегодно. Енисей был перекрыт плотиной Красноярской ГЭС в 1963 г. в 46 км выше г. Красноярска. Наполнение водохранилища до проектной отметки продолжалось до осени 1970 г. Выше плотины появилось водохранилище — Красноярское море — с глубинами до 105 м, с иным гидрологическим и биологическим режимом. Изменилась температура воды, и с зимы 1966/67 г. Енисей перестал замерзать ниже плотины до 200 км; у берегов появлялись только забереги. Средняя многолетняя температура за июль у Красноярска, равная 18,6° в июле 1967 г., снизилась в нижнем бьефе до 16,6°, а впоследствии с июля 1968 г. — до 11,0°, не повышаясь в дальнейшем выше 11,7°; в декабре 1968 г. средняя температура воды равнялась 1,0°. Дата перехода температуры воды через 0,2° осенью 1967 г. передвинулась до 10 декабря. До зарегулирования Енисея (Запекина-Дулькейт, 1975) на исследованном участке реки обитало 23 вида веснянок (табл. 5). После сооружения плотины было обнаружено всего 19 видов, из которых 2 появились впервые только в 1975 г. (*Isoperla mongolica* и *Perla luteicauda*). Совершенно перестали появляться после перекрытия Енисея 5 видов веснянок: *Taeniopteryx araneoides*, *Capnia atra*, *Capnia pygmaea*, *Isocapnia arcuata* и *Claassenia brachyptera*. Было установлено, что резкое снижение температуры воды в водохранилище летом, как и в нижнем его бьефе, задерживает развитие личинок тех видов веснянок, вылет которых происходит во второй половине лета и осенью. Наоборот, повышенная температура воды в течение зимы ускоряет появление взрослых особей у видов, нормально превращавшихся в имаго со второй половины апреля до конца июня. Изменилась также продолжительность периода лета веснянок. В то же время 5 обычных видов не претерпели особых изменений в своей численности за весь период наблюдений. К ним относятся *Allonarcis reticulata*, *Taeniopteryx nebulosa*, *Diura nanseni*, *Phasganophora brevipennis* и *Haploperla lepnevae*. Заметно уменьшились в количестве бывшие прежде массовыми видами *Capnia ahngerii*, *Skwala brevis* и особенно *Isoperla obscura*. Наоборот, значительное увеличение численности особей после перекрытия отмечалось у довольно обычных видов *Diura majuscula* и *Isoperla lunigera*.

## Продолжительность лета веснянок на р. Енисей у Красноярска

Виды	Месяцы								
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Taeniopteryx nebulosa		++	++						
	-	----	-						
Capnia ahngerii		+++	++						
		----	-						
C. nigra		++	+						
		----							
C. pygmaea		+	+						
Isocapnia guentheri		+	++						
		--	----	-					
Skwala brevis		+	+++	+					
		----	--						
Taenionema frigida			++						
			-						
Isocapnia sibirica			+						
			--						
Diura nanseni			++	+					
		----	----	-					
D. majuscula			++						
		--	----	-					
Allonarcys reticulata			++	+					
			--	--					
Isoperla asiatica				+++	+				
				--					
Haploperla lepnevae				+++	+				
				----	----				
Isoperla obscura				+++	+++	+++			
				--	----	--			
Amphinemura borealis				++					
				--					
Isoperla lunigera				++	++				
				-	----	----			
I. mongolica				----					
Faragnetina flavotincta					++	+++			
						-			
Claassenia brachyptera					+	+++			
Phasganophora brevipennis						+++	+		
						--	----		
Perla luteicauda						----	--		
						+	+		
Leuctra fusca							--	-	

Примечание: +++ — периоды лета до перекрытия Красноярской ГЭС;  
 ---- — периоды лета после перекрытия.

В литоральной области самого водохранилища вследствие постоянного подмыва берегов, громадных колебаний уровня воды, заиливания и очень слабого течения веснянки пока отсутствуют. Можно полагать, что у многих других реофильных насекомых в аналогичных условиях также имеют место изменения в циклах развития, тем более, что изменение среды в данном случае является не только физико-химическим, но и биологическим процессом становления нового по типу полуозерного проточного водоема — водохранилища.

И каким бы большим не было скопление громадных масс воды в водохранилищах такого типа, их нельзя сравнивать с уже имеющимися в природе Сибири горными проточными озерами. Интересна некоторая аналогия таких уникальных водоемов, как Байкал и Телецкое озеро. В современном состоянии это отстойники скопления огромного количества воды, непрерывно пополняющиеся водотоками, текущими с окружающих оба озера горных хребтов. По объему воды Байкал превосходит Телецкое в 542 раза, по площади водного зеркала в 141 раз, а по глубине в 5,3. раза. Отношение площади водного зеркала Байкала (км<sup>2</sup>) к объему воды его озерной ванны (км<sup>3</sup>) равно 1,5; на Теленком оно составляет 5,6. В то же время высоты, со всех сторон окружающие оба озера, и средние многолетние отметки уровней воды очень сходны по своим абсолютным величинам, тогда как амплитуда годовых колебаний уровней воды Телецкого озера в среднем примерно в 6 раз превышает таковую на Байкале. В этой связи, а также принимая во внимание узкую удлиненную форму Телецкого озера, можно подчеркнуть значительно большую его проточность, а характер его литоральной области назвать более «речным», если можно так выразиться, чем на Байкале, где эта область носит почти «морской» характер. Не касаясь химического состава поверхностных вод Телецкого озера и Байкала и происхождения этих озер, отметим высокую чистоту и сходство вод в тех слоях, которые служат ареной жизни полуводных насекомых в наше время, тем более, что и состав речной воды, непрерывно питающей озера в течение долгого времени, представляет собой в конечном итоге среду мало и медленно изменяющуюся.

Возвращаясь к фауне веснянок бассейнов этих озер, мы сталкиваемся с большим разрывом между составом видов, населяющих притоки и собственно озера. Телецкому озеру принадлежит только один вид веснянки — *Capnia endemica*, обитающие здесь, остальные 6 видов встречаются и в его бассейне. Байкалу, и только ему, принадлежат два вида: *Baikaloperla elongata* и *B. kozhovi*; остальные обитают в его притоках, а часть встречается и в других бассейнах сибирских рек. Существующее указание на наличие веснянок в заливах, глухих бухтах и в сорах самого Байкала (Кожов, 1958, 1962) остается неясным до сих пор, поскольку и нам не удалось это выяснить.

## Веснянки в зообентосе водоемов Сибири

В бассейне р. Маны, фауну гидробионтов которой мы исследовали более подробно на всем протяжении, насчитывается 48 видов веснянок, в том числе верхнему течению свойственны — 24, среднему — 29 и нижнему — 40. Большинство видов, указанных нами для нижнего течения, встречается только в самой реке и является фоновыми в биомассе ее инсектобентоса (Запекина-Дулькейт, 1972). Река Мана является типичным горно-таежным притоком Енисея как по размерам (длина около 475 км, площадь водосбора — 9320 км<sup>2</sup>), так и по многоводности и скорости течения (падение с высот около 1420 м и до 140 м над уровнем моря), а также по географическому положению, наличию в ее бассейне небольших проточных озер, незамерзающих родников и крупных притоков, обычно с каменистым ложем в долинах различных экспозиций.

Встречаемость личинок веснянок в биомассе бентоса р. Маны на участке, лежащем в 50 км от ее устья, по многочисленным Пробам, взятым за период с мая по декабрь в 1957-1959 гг., в среднем выразилась в 29% от общей биомассы зообентоса и особенно в первые весенние месяцы. В это время личинки нескольких видов веснянок мигрируют на берег по дну реки для метаморфоза в имаго. В пробах по весу они составляют около 43%. Летом их количество уменьшается, к концу осени увеличивается до 30% от всей биомассы зообентоса. На каменистых грунтах разного характера, при общей биомассе в среднем 6,4 г/м<sup>2</sup>, биомасса личинок веснянок была равна 2,1 г/м<sup>2</sup>, на смешанных с растительными остатками — 1,4 г/м<sup>2</sup>, на илу — 0,02 г/м<sup>2</sup>. Прочий инсектобентос занимал соответственно — 4,1 и 0,9 г/м<sup>2</sup>. Здесь обычными, были ручейники, поденки, хирономиды, редко встречались другие двукрылые, стрекозы, сиакиды и др. (жуки, полужесткокрылые). В остальном бентосе значительное количество составляли черви, моллюски, пиявки, небольшое количество — водные клещи и ничтожное — бокоплавцы.

Работа в эти годы (1956-1959) по изучению зообентоса р. Маны велась в разгар лесосплава, и мы имели возможность в дальнейшем выявить влияние пресса сплава древесины на донную фауну гидробионтов в зависимости от степени, характера и общего объема лесосплавных работ. Повторив через 10 лет серию исследований зообентоса р. Маны (1966-1970) по всей трассе лесосплава, убедились, что использование реки для лесосплава увеличилось: трасса сплава охватила уже около 77% длины реки; заготовка леса, сбрасываемого в воду, выросла с 1,2 до 1,7 млн. м<sup>3</sup>. Кроме плавающих обонков и перекрытия плотинами головных заходов в протоки, появились направляющие дамбы, сделанные из речного грунта вдоль берегов на сотни метров, увеличилось засорение реки корьем, топлинками; появились мотолодки, водометные катера, бульдозеры. Грунты русла, сложившиеся раньше биотопы менялись за счет увеличения участков дна с отложениями ила, глины, песка и растительного мусора. В результате всех этих работ заметно из-

менился и состав зообентоса. Так, на нижнем участке реки на каменистых грунтах по многочисленным пробам, взятым с апреля по октябрь, личинки веснянок оказались в количестве в среднем  $0,69 \text{ г/м}^2$  против  $2,1 \text{ г/м}^2$  в первом периоде работы, а прочий инсектобентос соответственно составил —  $4,84$  и  $4,09 \text{ г/м}^2$ . В 80-85 км от устья в первом периоде исследований встречаемость веснянок в пробах в среднем выразилась по весу в  $9,7\%$ , а во втором —  $6,4\%$  при общей биомассе зообентоса почти равной в оба периода (Запекина-Дулькейт, 1972).

В середине июля 1967 г. нами была исследована биомасса зообентоса р. Маны в 360 км от устья. Средняя биомасса составила  $11,31 \text{ г/м}^2$  (поленки  $26,7\%$ , ручейники —  $24,9\%$ , веснянки —  $10,6\%$ , или  $1,20 \text{ г/м}^2$ ). Весь инсектобентос составил  $9,49 \text{ г/м}^2$ , или  $74,9\%$ . Исследованный отрезок реки порожист, мелок, с небольшими галечными островками и быстрым течением (до  $1,5 \text{ м/сек.}$ ). В сборах взрослых амфибиотических насекомых преобладали по берегам ручейники — 45 и веснянки — 38, комары-долгоножки — 10, поленки — 6, сиакиды — 1; мошки, комары, мокрецы и слепни почти отсутствовали. Среди веснянок были встречены *Suwallia teleckojenensis*, *Isoperla obscura*, *I. altaica*, *Pictetiella asiatica*, *Megarocys ochracea*. В ряде мест р. Маны на 250 км от ее устья в сборах бентоса, сделанных непосредственно после прохода последних партий бревен и после зачистки реки от заломов, веснянок не оказалось. Сборы были сделаны в июле 1966 и 1968 гг. в местах, где по берегам держались в заметном количестве около 20 видов веснянок, в том числе: *Alloperla diminuta*, *A. rostellata*, *Allonarcys reticulata*, *Paragnetina flavotincta*, *Skwala brevis* и др. Биотопы, свойственные реке в этих местах, были нарушены. Общая средняя биомасса оказалась очень низкой —  $3,35 \text{ г/м}^2$  при участии инсектобентоса в количестве  $1,57 \text{ г/м}^2$ .

Изучение инсектобентоса в такой равнинной реке, как Обь, проводилось в небольших размерах. Основное внимание было обращено на одну из образующих Обь реку — Бию с ее бассейном. В среднем течении Оби в ее русле веснянки были найдены только на твердых илистых грунтах, на участках с дерновыми кочками в количестве 20 экз. (вес  $0,25 \text{ г/м}^2$ ); веснянки по весу в таких местах занимали в инсектобентосе  $56,6\%$  (Романова, 1949). Веснянок находили и на верхнем участке Оби, ниже слияния рек Бии и Катунь и до устья притока Чарыш, на заиленном песке с галькой и на крупной гальке. По весу и количеству всюду они составляли незначительную величину (Романова, 1963). Наши сборы позволили выявить 15 видов веснянок для р. Бии (Запекина-Дулькейт, 1977).

Во время исследования бентоса р. Селенги (Вершинин, 1964) в 1959-1960 гг. на ее отрезке длиной 350 км сбор взрослых веснянок не производился, личинки были собраны в ограниченном количестве. Среди них удалось определить лишь *Isoperla obscura*, *Haploperla lepnevae*, *Paragnetina flavotincta*, *Isoperla sp.*, *Arcynopteryx sp.* В верхнем отрезке реки личинки веснянок заняли по весу

около 66,3%, в среднем — около 35,1%, в нижнем — от 1,9 до 3,1% от веса всей биомассы зообентоса соответствующих проб. В абсолютном выражении их насчитывалось на 1 м<sup>2</sup> от 2 до 33 экз. (вес не более 0,29 г/м<sup>2</sup>).

Интересные данные по участию личинок веснянок в бентосе текучих вод Камчатки имеются в работе И. М. Леванидовой и Л. В. Кохменко (1970). Пробы бентоса из многих речек различной величины, на различных грунтах около 60% имели в своем составе личинок веснянок. Их участие в биомассе бентоса выразилось в среднем в 27%. При фактической биомассе всего бентоса 28 г/м<sup>2</sup>, веснянки составили 7 г/м<sup>2</sup>, или около четвертой части продуцированной речками биомассы бентоса. В видовом отношении это были широко распространенные вообще на Камчатке и в частности виды: *Arcynopteryx altaica*, *Nemoura arctica*, *Suwallia teleckojensis*, *Taenionema frigida*, *Diura nanseni*, *Arcynopteryx compacta*, *Pictetiella asiatica* и некоторые другие.

Остановимся на фауне веснянок Телецкого озера и на их роли в его бентосе. Обитатели притоков в большинстве широко распространены и населяют их вплоть до устья, обычно не смешиваясь с фауной собственно озера. С. Г. Лепнева (1949) указывала, что сброшенные экзувии веснянок покрывали в июле берега Телецкого озера, а также камни и скалы на высоте нескольких метров над уровнем воды озера. Исследования Камгинского залива Телецкого озера (длина залива 6 км, ширина до 1,2 км, глубина до 40 м), притоков озера и вытекающий из него р. Бии на отрезке до ее слияния с р. Катунью, позволили выявить фауну веснянок этого озерно-речного комплекса водоемов бассейна р. Оби в количестве 44 видов. Личинки веснянок были встречены во всех речках и реках Телецкого озера, как и в верхней части литорали Камгинского залива, но отсутствовали на глубинах свыше 7-8 м. В этом заливе личинок веснянок не было и в пробах бентоса с апреля по конец августа, тогда как в прочие месяцы они встречались в каждой пробе. С 15 октября и до 16 марта личинки веснянок размером от 2 до 3,5 мм встречались в количестве от 10 до 150 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Они держались на илито-песчаном грунте, на затонувших ветвях, на рдестах, заползали на ставные сети на глубинах до 7-8 м. За это время при общей биомассе зообентоса в пределах от 2,55 до 11,03 г/м<sup>2</sup> биомасса личинок веснянок колебалась от 0,04 (октябрь 1947) до 0,2 (февраль 1948). Затем их не было все лето, в конце августа снова появились (0,03 г/м<sup>2</sup>), достигнув к середине октября 0,17 г/м<sup>2</sup>. В отдельные месяцы встречаемость личинок веснянок в биомассе литорали залива увеличивается: в марте до 5,3%, в сентябре до 5,5%. В марте происходит дружный подход нимф к берегу и появление имаго ранневесенних видов. К их числу относятся: *Arcynopteryx compacta*, *Capnia nigra*, *Nemoura avicularis*, отчасти озернородниковый — *Capnia endemica*. Летний перерыв в появлении личинок веснянок в литорали залива говорит об отсутствии в нем видов, развитие которых задерживается летом.

Условия обитания веснянок в речках значительно отличаются от условий их существования в Камгинском заливе, как и в самом Телецком озере. В заливе много затишных мест, лишенных прибоев и течений, в озере — сравнительно малое развитие литорали из-за больших глубин у береговых обрывов.

Возвращаясь к характеристике инсектобентоса литорали Камгинского залива с 16 мая до 30 сентября 1947 г., отметим, что биомасса всего инсектобентоса составила 69% от общей. В том числе хирономиды показали наибольшее участие 62%, ручейники — 26, слепни — 8, сиалиды — 3 и веснянки около 1%. Зимой — с 15 октября до 30 апреля — участие инсектобентоса выразилось близкой цифрой — 65%, участие веснянок в инсектобентосе осталось небольшим — около 2% (Запекина-Дулькейт, Дулькейт, 1956).

Можно отметить, что не только в реках, а и на больших озерах, на одних и тех же грунтах имеются различия в величинах биомассы и в видовом составе инсектобентоса в зависимости от времени и сезона взятия проб. Редкие, случайные сборы инсектобентоса в труднодоступных горных водоемах, а тем более при отсутствии параллельных сборов взрослых водных насекомых по берегам, часто не только не дают ясной картины для выявления отдельных видов, но даже для целых отрядов и семейств, например, веснянок, сиалид, ручейников, некоторых двукрылых.

### **Веснянки в питании водных и наземных животных**

Прежде всего остановимся на роли веснянок в питании рыб, поскольку наряду с личинками поденок, ручейников и хирономид, личинки веснянок служат пищей очень многим видам пресноводных рыб. Классическим примером потребления веснянок является хариус, который ловит веснянок во всех стадиях их развития, включая и взрослых особей, опускающихся на поверхность воды для откладки яиц. В желудках взрослых особей монгольского хариуса, недавно найденного на Алтае, из речной системы озера Кендыкты-Коль (бассейн р. Моген-Буран, на высотах около 2300 м абс.) в августе веснянки были обычными (Гундризер, 1966). В питании неполовозрелых сибирских хариусов длиной 9-17 см из р. Маны, в 50 км выше ее устья, личинки веснянок были найдены в мае у 52,2% исследованных рыб, в июне — у 30,0%. Спустя 10 лет в 1967-1969 гг. в этих же местах все желудки рыб в апреле были с веснянками, в мае — 84,2%, в июне — 50,0%. По отношению к малькам и даже личинкам хариуса южных притоков Байкала удалось установить (Тугарина, 1967), что даже самые мелкие личинки веснянок служат пищей личинкам хариуса в июле и августе уже при длине их 15-41 мм. По мере роста личинок мальков хариуса увеличиваются размеры и число встреч в пищевом комке поедаемых ими личинок веснянок. У молоди хариуса, живущей в притоках Иркутского водохранилища, также постоянно отмечались в желудках веснянки, как и у ленков (Тугарина, 1964).

В Телецком озере нами было установлено круглогодичное питание хариуса веснянками, как в самом озере, так и в его притоках (Запекина-Дулькейт, Дулькейт, 1956). Всюду, откуда бы ни происходил материал по питанию хариуса, в том случае, если рыбы были взяты из речных водоемов, в желудках у них имелись веснянки с различной частотой встречаемости. Веснянки отмечались у хариусов рр. Лены и Колымы (Кириллов, 1972; Новиков, 1966), в притоках Таймырского озера и в р. Енисей (Грезе, 1953, 1957), в выростных водоемах Тепловского рыбзавода на Амуре (Кохменко, 1962), в предгорных притоках Амура, где обитает с хариусом ленок, а также молодь тайменя, веснянки были объектами питания этих рыб (Леванидов, 1951). В частности, у 80 ленков из Камгинского залива в мае наполнение желудков личинками веснянок *Arcynopteryx compacta* доходило до 48-57% его объема (Запекина-Дулькейт, Дулькейт, 1956). У карповых рыб р. Маны была встречена иная картина питания, чем у лососевых и хариуса. Плотва в мае не имела веснянок в пищевом комке, в июне всего у 0,7% рыб в желудках были личинки веснянок, в июле — 9,0, в августе — 15,0%; в мае было наибольшее количество ельцов с личинками веснянок в желудках: 27,9-30,0%, в июне-июле — около 2,0-6,1, в августе — до 8,4. Речные голяны в мае охотно кормятся мелкими веснянками: 18,2-32,3% имели их в желудке; летом этот процент снижается до нуля, но в сентябре-октябре повышается до 10%. Пескари, являясь массовыми обитателями мест, где держатся личинки веснянок, питаются ими с весны до поздней осени. У голец (*Nemachilus barbatulus toni* (Dyb.)), добытых в мае-июне, веснянки отмечались у 20% рыб. В желудках налимов, также обитающих в Мане, весной после веснянок на втором месте стоят поденки, затем ручейники и хирономиды. Окуневые рыбы Маны — окунь и ерш — весной в апреле-мае питаются веснянками интенсивно, летом — весьма слабо; у сибирских подкаменщиков такая же картина.

В Камгинском заливе веснянки в разное время года были отмечены в питании окуня, бычков-подкаменщиков, даже сигов — потребителей хирономид и моллюсков. Желудки налимов с длиной тела до 30—50 см, скапливающихся в апреле и мае у каменистых берегов Дамгинского залива, были заполнены личинками веснянок *Arcynopteryx compacta*, ручейниками и бокоплавами. У многих рыб (налим, сиг, ленок и др.) наблюдаются периодические миграции из малокормной зоны к отдельным местам литорали Телецкого озера в пору выхода на берег крупных нимф этого вида веснянок.

В работе по рыбам Якутии Ф. Н. Кириллов (1972) отмечает наличие веснянок в питании многих рыб. Они обычны у тугуна, пеляди, чира, хариуса, сигов, валька; у ряпушки во время ее нерестовой миграции, у молодых нельм, тайменей, голец (*Salvelinus*) из оз. Лабынкир в истоках Индигирки, даже у чукучана, который встречается по Колыме и Индигирке. Сибирский осетр питается веснянками всюду по Лене, в Колыме; веснянки обычны у пескаря,

ерша, подкаменьщиков; плотва питается ими нечасто, елец несколько чаще, также язь, изредка даже карась в курьях поймы. Специальное исследование питания сибирского осетра из Лены (Соколов, 1966) показало: у рыб абсолютной длины 40-50 см частота встречаемости веснянок — 41,7%, 60-70 см — 17,7%; У осетров 60-100 см длиной веснянок не было. Питание ерша исследовалось в ряде водоемов Западной Сибири (Петлина-Писанко, 1967): в Оби района Колпашево, в Обской губе, в водохранилищах Бухтарминском, Новосибирском, Усть-Каменогорском и в оз. Убинском. Веснянки единично были встречены только у ершей из Оби у Колпашево. В р. Томи личинки веснянок оказались в пище у ельцов, пескарей, окуней, чебаков в малом количестве (Круглова, 1951). В пище окуня, плотвы и ельца из заливов Иркутского водохранилища также были найдены веснянки (Тугарина, 1969). Интересно, что у 702 экз. окуня из 7 прибрежных байкальских соров веснянки оказались только у окуней размером 11-23 см из Северо-Байкальского сора при частоте встречаемости в 22% (Евтюхова, 1967). У 815 налимов из Селенги в возрасте от +0 до +10 в питании зимой встречаемость веснянок составляла от 1,2 до 5,4% (Сорокин, 1967).

Исследователи ТИНРО, изучая пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей с жилыми и проходными рыбами Амура, нашли, что мальки осенней кеты в выростных водоемах и во время миграций по Уссури (их размеры 31-39 мм) в мае, июне, начале июля имели в желудках веснянок — *Isoperla obscura*, *Amphinura borealis*, с частотой встречаемости от 4 до 32% (Кохменко, 1962; Леванидов, 1964). Было также найдено, что веснянки обычны в питании мальмы (встречаемость 33,4%), сими, красноперки-угай (25%), морской корюшки (8,3%), амурского сига (8,6%) и др. (Кохменко, 1964). Среди хищных рыб Амура, у касатки-скрипуна из оз. Болонь (Вронский, 1964) и амурского сома веснянки встречались в небольшом количестве (Лишев, 1959). В пище рыб Сахалина веснянки указаны для красноперки-угай, для сими (Крыхин, 1960, 1962; Воловик, 1964). Питание молоди сими мелкими личинками из рода *Leuctra* с июня снижается к сентябрю. Микижа на Камчатке в реках постоянно питается личинками *Suwallia telekojensis*, *Arcynopteryx altaica*, *Taenionema frigida*, *Capnia* sp. (Кохменко, 1972). В реках Плотниковой и Аваче на западном и восточном побережьях Камчатки у 441 экз. молоди кижуча в возрасте 0+, 1+ и 2+ лет в желудках в течение всего года наблюдались либо личинки, либо имаго веснянок Chloroperlidae, *Arcynopteryx compacta*, *A. altaica*, *Taenionema frigida*, *Diura nanseni* (Зорбиди, 1970). Отметим здесь, что и среди беспозвоночных животных у веснянок имеется масса врагов и конкурентов в пище. К ним относятся ракообразные, водные насекомые (в том числе и хищные веснянки) и многие другие.

Несколько слов относительно роли веснянок в питании наземных животных. Наиболее тесно связаны с обитателями водоемов

Сибири из млекопитающих выдра, норка, кутора, ондатра, водяная крыса; некоторое отношение к ним имеют также медведь, бобр, енотовидная собака и немногие другие. В экскрементах выдры Теллецкого озера (Запекина-Дулькейт, 1957) постоянно отмечались остатки от более крупных личинок насекомых, в том числе и от веснянок. Обычны в остатках пищи у американской норки, кроме рыбных косточек, бокоплав, личинки водных насекомых (Дулькейт, 1953, 1963; Терновский, 1958). Совершенно особое поведение соболя наблюдалось на острове Большой Шантар (Дулькейт, 1929). Зимой в пустотах подо льдом в устьевых участках малых, в том числе и безрыбных речек, соболи охотились за водными обитателями. В многочисленных экскрементах были найдены косточки рыбок, лягушек, много чехликов от домиков ручейников, сделанных из растительного материала; можно полагать в них и наличие остатков от веснянок. Масштабы деятельности куторы — обитательницы множества родниковых ручьев — невелики, однако поедание ею личинок водных насекомых, в том числе и веснянок, отмечалось нами неоднократно.

Относительно ондатр, проникающих в горные речки тайги, можно только предполагать о возможном использовании ими личинок веснянок. Еще меньшую роль в этом отношении можно отнести водяной крысе, бобру, енотовидной собаке, медведю. Впрочем, по данным О. К. Гусева (1956), К. П. Филонова (1967), Е. М. Черникина (1978) и других, весной медведи с конца апреля до начала июня выходят на берег оз. Байкал в пору появления на льду в массе взрослых ручейников и бескрылых веснянок, оставляя среди камней берега кучи экскрементов, состоящие из остатков этих насекомых.

Птиц обитателей водоемов можно условно разделить на добывающих свой корм в воде и кормящихся в воды по берегам. Птицы первой группы зимой постоянно держатся в незамерзающих участках рек в горных местностях Сибири. Как правило, такие промойны или целые участки плеса расположены на местах с более быстрым течением. Глубины здесь невелики. Грунт — камни разной величины. Инсектобентос здесь обилен и состоит из личинок веснянок, поленок, ручейников, также бокоплавов. Именно из-за наличия этих беспозвоночных на многих сибирских реках остаются на зимовку небольшие группы гогаей, крякв, крохалей. На р. Бие и Телешком озере в недавние времена держались эти птицы в соотношении около 92% гогаей, 4.5% крякв, 3.5% больших крохалей (Дулькейт, 1960). Зимующие утки отмечены на реках Абакан, в верхнем течении Маны и других местах. На малых речках, в верховьях многих рек зимой обычны оляпки, горные дупеля, а в теплые зимы в алтайской тайге и саянской на свободных от снега мочажинах постоянно копаются во мху кедровки, дрозды-рябинники и чернозобы. Весною со вскрытием рек и прилетом трясогузок, во время массового появления взрослых веснянок и хирономид на льду и на снегу прилетают кормиться рябчики и кедровки. В Кам-

гинском заливе в апреле одна белая трясогузка при плотности веснянок из рода *Capnia* в количестве около 5 экз. на 1 м<sup>2</sup> в течение часа собрала их со льда и снега около 200 экз. (Дулькейт, 1953). В начале лета к охоте на взрослых веснянок в гнездовой период приступает целая армия птиц из второй группы. Имеются наблюдения над кормлением птенцов горными трясогузками. В течение 6 дней с 29 июня по 4 июля 1974 г. было взято 25 проб из пищеводов гнездовых птенцов. Гнезда птиц находились на берегах горной речки Маригуйки, вблизи оз. Байкал. В пробах оказалось 43 веснянки: *Arcynopteryx sajanensis* — 22, *Alloperla rostellata* — 13, *Nemoura arctica* — 6, *Capnia* sp. — 2.

Суммируя некоторые данные относительно встречаемости веснянок в питании многих животных, отметим, что в условиях Сибири это значение возрастает в горных и таежных областях в реках с холодной водой, быстрым течением и каменистым ложем и постепенно снижается вплоть до выпадения веснянок в равнинных реках с прогреваемой водой, медленным течением и заиленным ложем. На участках с промежуточным или переходным характером водотока видовой состав и численность веснянок часто повторяются. В местах, где веснянки являются обычными представителями гидрофауны, все виды рыб, живущие здесь, кормятся ими, и видовой состав веснянок в пище рыб столь же разнообразен. Мелкие виды и молодь рыб кормятся личинками не крупных веснянок, другие постоянно ловят взрослых веснянок, попавших на поверхность воды, придонные виды рыб питаются личинками у дна весьма интенсивно. В отдельных водоемах к местам скопления личинок и нимф веснянок наблюдается регулярный периодический подход рыбы.

Исследование желудков наиболее обычных для водоема рыб часто дает ответ на вопрос, держатся ли здесь веснянки. Нижние участки многих средних по величине рек, если они не носят выраженного горного характера и средние падения течения на них не менее 1-1,5 м на 1,0 км, обычно обильно населены личинками веснянок, и их роль в питании рыб здесь повышается. В результате анализа содержимого желудков многих рыб из водоемов Сибири выяснено отсутствие у них специально выборочного отношения к личинкам веснянок и среди веснянок нет несъедобных для рыб видов. В целом, поскольку веснянки являются водными животными и их жизненный цикл в воде длится от 1 до 3,5 лет, при очень кратковременном существовании вне воды во взрослом состоянии, ценность их как объекта питания для рыб можно считать высокой, гораздо более значительной, чем для прочих позвоночных.

Что касается питания самих личинок веснянок, то по отдельным наблюдениям в природе и в опытах, поставленных нами в искусственных условиях, мы считаем возможным отметить следующее. Как известно, взрослые веснянки не питаются, изредка пьют и после копуляции держатся в укромных сыроватых местах, что свойственно и самкам после откладки яиц. Личинки появляются вскоре

после того, как комочек яиц опустится ко дну водоема. Их питание происходит весьма интенсивно, в зависимости от чего после ряда линек и зимовки происходит метаморфоз в имаго. Пищей многих видов веснянок служат листья деревьев и кустарников (ива, береза, ольха, осина и др.), опавшие в воду речек и находящиеся в разной стадии разложения. Хищные личинки веснянок, обладающие хорошим зрением, вылавливают различных личинок насекомых (чаще личинок хирономид), червей (олигохет) и даже личинок рыб. Имеются личинки веснянок со смешанным питанием в различных стадиях своего развития. Как показали наши опыты по содержанию и выкармливанию личинок веснянок, лучшего результата можно добиться при взятии личинок из речек рано весной при температуре воды в 1-3° и размещении их порознь в чашки Петри с соблюдением впоследствии постепенного повышения температуры воды синхронно с повышением ее в речках. Соблюдая эти и некоторые другие условия содержания личинок, мы в ряде опытов с веснянками семейства *Nemouridae* смогли вывести до имаго при кормлении их опавшими листьями, взятыми из водоемов: *Nemoura sahlbergi* — 3 личинки, взятые 21 апреля, при первой линьке 16 и 19 мая, второй — 30 мая, превратились в имаго 1 июня, 7 и 10 июня. Веснянки *Nemoura arctica*, отсаженные из р. Базаиха с более теплой водой в количестве 3 личинок 21 апреля, превратились в имаго 18 и 26 мая (третья погибла). Одновременно с первыми, посаженные порознь из р. Калтат с более холодной водой в количестве 19 личинок этого же вида, при кормлении их в избытке листьями превратились в имаго с 21 апреля по 14 июня. За это время претерпели от одной до трех линек за 30-40-дневный период. У *Amphinemura borealis* 18 личинок размером до 3 мм, отсаженных в течение апреля, после двух линек стали взрослыми между 9 и 14 июня; две другие с 6 апреля после одной линьки, достигнув длины 4 и 5 мм, перелиняли на имаго 29 и 31 мая. Позже взятые 2 личинки *Nemoura cinerea*, из которых одна не линяла, а вторая — линяла дважды, превратились в имаго через 28 и 30 дней.

Личинки хищных веснянок и, в частности, 1 экз. *Isoperla asiatica* был отсажен в чашку Петри 18 апреля, кормили через день личинками хирономид, перелинял только 26 июня, т. е. через 70 дней. Крупная личинка *Phasganophora extrema* длиной 8.5 мм, получая корм через день в виде личинок хирономид и червей олигохет, перелиняв за время с 8 июня по 18 августа только 1 раз, через 72 дня превратилась во взрослого самца.

Несколько слов еще о личинках-хищниках *Phasganophora brevipennis*. Одна такая личинка из р. Базаихи с 30 апреля прожила в чашке Петри до конца августа (свыше 120 дней), но 15 сентября оказалась погибшей. Корм в виде личинок хирономид все время брала отлично: съедала 6 штук личинок за раз и брала корм с пинцета. Вторая личинка этого же вида, отсаженная 15 сентября, прожила в чашке Петри до 14 мая следующего года (241 день); в сентябре и до 23 октября получала через день-два по 2-4 личин-

ки тендепидид, иногда по 2 поденки, по 2 олигохеты; всегда хорошо и быстро съедала корм. Осенью — 23 октября она отказалась от корма, получив поденку и хириномиду, в ноябре и декабре была слабо деятельной, как и в январе. В феврале: 9, 16 и 25 личинка получала хириномид, съедала по 1-2, не трогая сверх того оставленных ей живых хириномид; 9 марта перелиняла, подросла, корм, оставленный ей, сразу не ела; 15 марта, 9 и 24 апреля кормилась. Но когда ее чашка Петри была долита дождевой водой, осмотр в мае показал, что она погибла.

Подытоживая эти наблюдения и опыты, можно сказать, во-первых, что само содержание личинок для вывода имаго совершенно не сложно и возможно при отсутствии специальной аппаратуры. Результаты опытов позволяют уточнить не только видовой состав веснянок, но и характер питания, поведения, также как и рекомендовать для использования в этих целях и личинок некоторых других полуводных насекомых (поденок, ручейников, некоторых двукрылых). Содержание личинок веснянок в чашках Петри с небольшим количеством речной воды не требует частой ее смены; обязательно соблюдение соответствующей температуры воды и возможности общения личинок с внешним воздухом во время их пульсаций.

### **Некоторые обобщения и выводы**

В настоящей статье обращено особое внимание на специфичность условий Сибири для обитания веснянок и на их роль в природе водоемов. К настоящему времени здесь выявлено 122 вида веснянок. Видовой состав веснянок Западной Сибири беднее по сравнению с соседними восточными регионами. Иртыш и Обь, как и вся Западно-Сибирская низменность, по выходе с гор представляют собой труднопроходимые трассы, как для веснянок, расселяющихся на восток, так и для веснянок обратного направления. Веснянки Монголии более обычны на юге Сибири в бассейнах горных рек, чем европейские виды.

Новые виды веснянок, свойственные Амурско-Уссурийскому краю, в заметном количестве проникают на запад с самого юга Южно-Уссурийского края, по побережью Японского моря, островам Японии и Курил, по Сахалину, охотскому побережью, включая Камчатку, вплоть до Чукотки. Если в Западной, Сибири встречается только 12 видов, свойственных также Европе, и 26 — встречающихся в Монголии, то дальневосточных видов в этом регионе насчитывается 32, и все они оказываются свойственными для рассматриваемых нами регионов Сибири. До Дальнего Востока, в свою очередь, доходит 13 видов европейских и 26 монгольских. Однако в конечном итоге дело не только в таких цифрах, поскольку эти виды в большинстве вообще распространены чрезвычайно широко. Было замечено, что географическое распространение веснянок по большой территории в условиях Сибири происходит пошiroтно. Концентрация видов наблюдается не только в долинах боль-

ших рек, текущих с юга на север, но и по отдельным их отрезкам и по притокам, часто текущим пошироко.

Во многих случаях реки, средние по размерам, текущие в предгорьях и имеющие в нижнем отрезке более спокойное течение (в среднем при падении и уклоне русла в 1-1,5 м на 1,0 км), сосредотачивают в своем бассейне наибольшее количество видов веснянок.

При рассмотрении нашего материала в целом по личиночным и имагинальным стадиям и при сопоставлении его с данными географического распространения по ландшафтам были получены следующие закономерности для сибирских веснянок. Представители семейства *Carniidae* по числу видов в горных и предгорных местах Сибири составили около четверти всего количества видов. Они весьма часто являются обитателями малых речек родникового характера, а если больших рек или озер, то особым в них защищенных мест. По размерам эти насекомые малы: длина тела обычно менее 10-11 мм. Цикл развития их в воде не превышает одного года. Эти обстоятельства обусловили наличие и развитие в таких местах их обитания, наряду с полнокрылыми видами (около 60%), также короткокрылых (около 27%) и совершенно бескрылых веснянок (около 13%). Представители семейств — *Nemouridae* (19 видов), *Chloroperlidae* (23 вида), *Leuctridae* (11 видов) и *Pteronarcidae* (2 вида) в своем составе не имели короткокрылых видов веснянок. Из них веснянки первых трех семейств (53 вида) по длине тела не более 10-12 мм. Их циклы жизни в воде не превышали одного года, местообитанием обычно служили открытые участки рек, а также малые и средние ручьи и речки. В отличие от *Carniidae* они имеют большую возможность для миграций по рекам и по воздуху и почти вдвое превысили количество видов семейства *Carniidae* на территории Сибири. В семействе *Taeniopterygidae* (4 вида) имеется 1 бескрылый вид, остальные с нормально развитыми крыльями. Размеры не превышают 9-13 мм длины тела. Небольшое по числу видов семейство *Perlidae* (9 видов) состоит из 7 крылатых и двух короткокрылых видов; размеры тела 10-28 мм, продолжительность жизни личинки в воде от 1 до 2 и 3 лет. Примерно то же можно сказать и о семействе *Perlodidae* (24 вида). В нем насчитывается 4 короткокрылых и 20 крылатых видов. Размеры тела отдельных видов колеблются от 9-14 до 19-23 мм; продолжительность жизни личинки в воде от 1 до 2 и редко до 3 лет. Многие из них встречены и в Монголии (*Arcynopteryx altaica*, *A. compacta*, *Megarcyx ochracea*, *Skwala brevis*, *Isoperla altaica*). Одногодичный цикл водного развития имеют *Isoperla asiatica*, *Is. lunigera* и ряд других.

Таким образом, около 84% видов веснянок из Сибири имеют нормально развитые крылья, около 12% — короткокрылые или имеют одних самцов бескрылыми и только 4% видов бескрылы оба пола. Эти данные позволяют считать представителей семейства *Carniidae* наиболее древними из отряда веснянок, широко распространенных в прошлом Сибири, но утративших в значительной

степени возможность использования крыльев. Возвращаясь к вопросу о возможности для личинок и взрослых веснянок к переманам мест обитания, мы убедились, что они весьма ограничены. Миграции веснянок чаще всего бывают вынужденными и подчиненными как различным экстремальным изменениям в среде обитания, так и фоновыми, носящими обычный характер сезонных изменений. Для личинок веснянок это — изменения в режиме ручьев и рек, для взрослых крылатых — изменения в атмосфере, в погодных условиях.

Веснянки горной Сибири до сих пор изучены недостаточно, поскольку обстоятельное их изучение началось лишь в последнее время.

Веснянки — обитатели чистой пресной воды, рождающейся на горных высотах из ледников, фирна, также атмосферных осадков и подземных источников — могут служить в современных условиях настоящими индикаторами контроля качества и чистоты воды. Выявляя в каждом отдельном случае наличие веснянок в водоеме, мы можем судить и о его чистоте.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А. Горные озера в окрестностях Телецкого озера. Сб. «Исследования озер СССР», вып. 3. Л., Гидрометеоздат, 1933.
- Благовидова Л. А. Формирование бентоса Новосибирского водохранилища в период наполнения. Сб. «Материалы по изучению Новосибирского водохранилища». Новосибирск, 1961.
- Вершинин Н. В. Донная фауна р. Вилюя, его притоков и пойменных озер. Якутский филиал СО АН СССР. Тр. ин-та биологии, вып. 8. Якутск, 1962.
- Вершинин Н. В. Донная фауна р. Селенги и ее рыбохозяйственное значение. Тр. СО ГосНИИОРХ, т. VIII. Красноярск, 1964.
- Воловик С. П. Пищевые отношения молоди симы с молодью других лососевых в реках Сахалина. Изв. Тихоокеанск. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 55, Владивосток, 1964.
- Вронский Б. Б. Питание некоторых хищных рыб бассейна Амура. Там же.
- Грезе В. Н. Питание рыб Таймырского озера. Тр. Иркутского гос. ун-та, т. VII, вып. 1-2, сер. биологии. Иркутск, 1953.
- Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. Изв. ВНИИОРХ, т. 41. М., Пищепромиздат, 1957.
- Гундризер А. Н. О нахождении монгольского хариуса *Thymalus brevirostris* Kesler в водоемах СССР. В сб. «Вопросы ихтиологии», т. 64, вып. 4 (41). М., «Наука», 1966.
- Гурвич В. Ф. Материалы к познанию продуктивности памирских озер. Сб. «Проблемы гидробиологии внутренних вод», вып. 1. М., «Наука», 1951.
- Гурвич В. Ф., Павлова М. В. К гидробиологии Орто-Токойского водохранилища. Сб. «Проблемы гидробиологии внутренних вод», вып. 2. М., «Наука», 1954.
- Гольшклина Р. А. Зообентос истокового участка р. Ангары и Иркутского водохранилища. Сб. «Биологическая продуктивность водоемов Сибири». М., «Наука», 1969.
- Гусев О. К. Ручейники северо-восточного Байкала. «Природа», 1956, № 12.
- Дулькейт Г. Д. Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар. Изв. Тихоокеанской научно-промысл. станции, т. III, вып. 3. Владивосток, 1929.
- Дулькейт Г. Д. О связях птиц и млекопитающих с водной фауной Телецкого озера. Заметки по фауне и флоре Сибири, вып. 17. Томск, 1953.

Дулькейт Г. Д. Зимняя жизнь птиц в тайге северо-восточного Алтая. Тр. проблемных и тематических совещаний зоологического ин-та АН СССР, вып. 9. М., изд-во АН СССР, 1960.

Дулькейт Г. Д. Опыт зарыбления озера Бланду-Коль в северо-восточном Алтае. Сб. «Гидробиологические работы на водоемах Советского Союза». М., изд-во АН СССР, 1963.

Дулькейт Г. Д., В. Н. Башмаков, А. Я. Башмакова. Барабинские озера и их рыбное хозяйство. Тр. Зап.-Сиб. отд. ВНИИОРХ, т. II. Томск, 1935.

Евтюхова Б. К. О питании окуня *Perca fluviatilis* L. прибрежно-соровой системы Байкала. В сб. «Вопросы ихтиологии», т. VII, вып. 3 (44). М., изд-во АН СССР, 1967.

Жадин В. И. Жизнь в реках. В кн. «Жизнь пресных вод СССР», т. III. М.-Л., 1950.

Жильцова Л. А. К фауне веснянок (Plecoptera) Монгольской народной республики. Сб. «Насекомые Монголии», вып. 1. Л., «Наука», 1972.

Жильцова Л. А. Редкие виды веснянок семейства Leuctridae (Insecta, Plecoptera) в фауне СССР. «Зоол. ж.», т. 53, вып. 3. М., «Наука», 1974.

Жильцова Л. А. *Rhopalopsole* — новый вид фауны СССР род веснянок (Plecoptera, Insecta). «Зоолог. ж.», т. 54, вып. 2. М., «Наука», 1975.

Жильцова Л. А. К фауне веснянок (Plecoptera) Монгольской народной республики. Сообщение второе. В кн. «Насекомые Монголии», вып. 3. Л., «Наука», 1975.

Жильцова Л. А. Материалы к познанию фауны веснянок семейства Leuctridae (Insecta, Plecoptera) Сибири и Дальнего Востока. «Вестник зоологии». Киев, 1976 № 5.

Жильцова Л. А. Новый для фауны СССР род веснянок *Strophopteryx* Frison (Plecoptera, Taeniopterygidae). В кн. «Полезные и вредные насекомые Дальнего Востока». Тр. зоолог, ин-та АН СССР, т. 67. Л., «Наука», 1976.

Жильцова Л. А. Новые виды веснянок сем. Chloroperlidae (Plecoptera) с Дальнего Востока. Энтомолог, обозрение, т. 57, вып. 3. Л., «Наука», 1978.

Жильцова Л. А., Запекина-Дулькейт Ю. И., Леванидова И. М. Палеарктические виды рода *Isocarpiia* Banks (Plecoptera, Carpiidae). Энтомолог, обозрение, т. 54, вып. 3. Л., «Наука», 1975.

Жильцова Л. А., Леванидова И. М. Новые виды веснянок (Plecoptera) с Дальнего Востока. Сб. «Новые виды животных». Тр. зоолог, ин-та АН СССР, т. 61. Л., «Наука», 1978.

Жинкин Л. Н. Донная фауна озер Катунских Альп. В сб. «Исследования озер СССР», вып. 8. Л., Гидрометеиздат, 1935.

Запекина-Дулькейт Ю. И. О питании выдры в бассейне Телецкого озера. Докл. VII научн. конф., вып. 3. Изд. Томск, гос. ун-та. Томск, 1957.

Запекина-Дулькейт Ю. И. Производительность донной фауны реки Маны и ее изменение в связи с лесосплавом. Тр. заповед. «Столбы», вып. 9. Красноярск, 1972.

Запекина-Дулькейт Ю. И. К фауне веснянок (Plecoptera, Insecta) рек бассейна озера Байкал. Тр. заповед. «Столбы», вып. 10. Красноярск, 1975.

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. Зообентос Камгинского залива Телецкого озера и его значение в питании рыб. Тр. Всесоюзн. гидробиолог, об-ва, т. VII. М., изд-во АН СССР, 1956.

Запекина-Дулькейт Ю. И. Веснянки (Plecoptera, Insecta) бассейна Телецкого озера. Тр. заповед. «Столбы», вып. 11. Красноярск, 1977.

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. Гидробиологическая и ихтиологическая характеристика водоемов заповедника «Столбы». Тр. заповед. «Столбы», вып. 3. Красноярск, 1961.

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. Влияние лесосплава на режим и производительность рек Маны и Базайхи (Восточные Саяны). Тр. заповед. «Столбы», вып. V. Красноярск, 1966.

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. Рыбы бассейна р. Маны. Тр. заповед. «Столбы», вып. 9. Красноярск, 1972.

Запекина-Дулькейт Ю. И., Жильцова Л. А. Новый род веснянок (Plecoptera) из озера Байкал. Энтомолог, обозрение, т. 52, вып. 2. Л., «Наука», 1973.

- Зорбиди Ж. Х. Сезонные и возрастные изменения питания молоди кижуча в реках Плотниковой и Аваче. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 78. Владивосток, 1970.
- Иоганзен Б. Г., Гундризер А. Н., Загороднева Д. С., Круглова В. М. Водоёмы бассейна реки Чульчи. Сб. «Материалы по гидробиологии бассейна реки Чульчи (Восточный Алтай)». Томск, 1950.
- Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., изд-во «Наука», 1972.
- Киселева В. А. К гидробиологической характеристике Усть-Каменогорского водохранилища. Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М., изд-во АН СССР, 1959.
- Кожов М. М. О генезисе основных экологических комплексов в современной байкальской фауне. Изв. биолого-географич. НИИ Иркутского ун-та, т. XVII, вып. 1-4. Иркутск, 1958.
- Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., изд-во АН СССР, 1962.
- Кохменко Л. В. Пищевые связи мальков осенней кеты и пресноводных лососевых в выростных водоёмах Тепловского рыбоводного завода. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 48. Владивосток, 1962.
- Кохменко Л. В. Пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей с жилими и некоторыми проходными рыбами в предгорных притоках Амура. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 55. Владивосток, 1964.
- Кохменко Л. В. Питание микижи в некоторых водоёмах Камчатки. Вопросы ихтиологии, т. XII, вып. 2 (73). М., «Наука», 1972.
- Круглова В. М. Питание рыб в водоёмах окрестностей Томска. Тр. Томского гос. ун-та, т. 115. Томск, 1951.
- Крыхтин М. Л. Материалы о речном периоде жизни симы. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 48. Владивосток, 1962.
- Крыхтин М. Л. Развитие красноперки-угая *Leuciscus brandti* (Dyb.). В сб. «Вопросы ихтиологии», вып. 16. М., изд-во АН СССР, 1960.
- Леванидов В. Я. К вопросу о питании ленка в предгорных притоках Амура. «Зоологии, ж.», т. 30, вып. 1. М., изд-во АН СССР, 1951.
- Леванидов В. Я. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 55. Владивосток, 1964.
- Леванидова И. М. К зоогеографии гидрофауны южных районов Дальнего Востока. Там же.
- Леванидова И. М. Кормовая база молоди лососей в бассейне Амура и перспективы ее изучения. В сб. «Лососевое хозяйство Дальнего Востока». М., изд-во АН СССР, 1964.
- Леванидова И. М. Веснянки Камчатского полуострова (эколого-географический очерк). Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 78. Владивосток, 1970.
- Леванидова И. М. Фаунистические комплексы пресноводных насекомых Чукотского полуострова. Сб. матер. симпозиума «Биологические проблемы севера», вып. 2. Якутск, 1974.
- Леванидова И. М., Кохменко Л. В. Количественная характеристика бентоса текучих водоёмов Камчатки. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 73. Владивосток, 1970.
- Леванидова И. М., Жильцова Л. А. Веснянки (Plecoptera) Чукотского полуострова. Тр. биолого-почвенного ин-та АН СССР. Нов. сер., т. 36 (139). Владивосток, 1976.
- Леванидова И. М. и Леванидов В. Я. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 48. Владивосток, 1962.
- Леванидова И. М. и Леванидов В. Я. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. 1. Миграции личинок в р. Хор. «Зоол. ж.», т. 44, вып. 3. М., изд-во АН СССР, 1965.
- Леванидова И. М., Николаева Е. Т. Биосток в реках Камчатки. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 64. Владивосток, 1968.

- Лепнева С. Г. К изучению донной фауны верхней Оби. Зап. гидролог. ин-та, т. 3. Л., Гидрометеиздат, 1930.
- Лепнева С. Г. Донная фауна горных озер района Телецкого озера. В сб. «Исследования озер СССР», вып. 3. Л., изд-во АН СССР, 1933.
- Лепнева С. Г. Донная фауна Телецкого озера. Тр. зоологическ. ин-та АН СССР, т. 6, вып. 4. Л., изд-во АН СССР, 1949.
- Лепнева С. Г. Фауна СССР. Ручейники, т. II, вып. 1. М.-Л., изд-во АН СССР, 1964.
- Лишев М. Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура. Тр. Амурской экспедиции 1945-1949 гг., т. I. М., изд-во МОИИ, 1959.
- Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М., изд-во АН СССР, 1966.
- Остроумов А. Г. К гидрохимической характеристике рек Анадырь и Лахтина. Изв. Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, т. 57. Владивосток, 1967.
- Петлина-Писанко А. П. Питание ерша в некоторых водоемах Западной Сибири. Проблемы экологии, т. 1. Томск, 1967.
- Плащев А. В., Чекмарев В. А. Гидрография СССР. М., изд-во АН СССР, 1967.
- Романова Г. П. Материалы к количественной характеристике бентоса среднего течения р. Оби. Тр. Барабинского отд. НИИ рыб. хоз-ва, т. 3. Новосибирск, 1949.
- Романова Г. П. К изучению зоопланктона и зообентоса верхнего течения р. Оби. Сб. «Природа поймы р. Оби и ее хозяйственное освоение». Томск, 1963.
- Салазкин А. А. Донная фауна гумифицированных озер Карельского перешейка и некоторые особенности ее развития. Изв. гос. НИИ рыб. хоз-ва, т. 67, Л., 1968.
- Солонецкий П. Д., Мик Н. Н., Сакович Н. А. Гидрохимическая характеристика поверхностных вод. В кн. «Ресурсы поверхностных вод СССР», т. 16, Ангаро-Енисейский район, вып. 1, Енисей. Л., Гидрометеиздат, 1973.
- Соколов Л. И. Питание сибирского осетра *Acipenser berii* Brandt реки Лены. В сб. «Вопросы ихтиологии», т. VI, вып. 3 (40). М., изд-во АН СССР, 1966.
- Сорокин В. Н. Питание налима и его влияние на выживаемость икры байкальского омуля, Тр. Красноярского отд. Сиб. НИИОРХ, т. IX. Красноярск, 1967.
- Терновский Д. В. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае. Новосибирск, 1958.
- Томилов А. А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны. Тр. Иркутского гос. ун-та, т. 1. Л.; изд-во Ленинград. ун-та, 1954.
- Тугарина П. Я. К экологии молоди хариуса в Иркутском водохранилище. Сб. «Биология Иркутского водохранилища». Тр. Лимнологического ин-та, т. 1 (31). М., изд-во АН СССР, 1964.
- Тугарина П. Я. Питание и рост молоди черного хариуса (*Thymalus arcticus baicalensis* Dyb.) и ленка (*Brachymystax lenok* (Pall.)) в южных притоках Байкала. В сб. «Вопросы ихтиологии», т. VII, вып. 4 (45). М., изд-во АН СССР, 1967.
- Тугарина П. Я. Пищевые взаимоотношения промысловых рыб водоемов Байкало-Ангарского бассейна. Сб. «Биологическая продуктивность водоемов Сибири». М., изд-во АН СССР, 1969.
- Христенко Н. Г. Годичная динамика плотности и биомассы бентоса в озерах Большом и Малом (Верхнечуйльская группа водоемов). Тр. Томского гос. ун-та, т. 125. Томск, 1953.
- Черников Е. М. Материалы к экологии бурого медведя на северо-восточном побережье Байкала. Бюлл. МОИП, т. 83, вып. 3. М., 1978.
- Филонов К. П. О сезонных пищевых связях некоторых животных Баргузинского заповедника. Тр. Баргузинского заповед., вып. 5. Улан-Удэ, 1967.
- Benedetto L. A. Tagesperiodik der Flugaktivitat von tier Leuctra-arten (Plecoptera) am Polarkreis. «Oikos», 21, Suppl. 13, 1970.
- Elliott J. M. Diel periodicity in invertebrate drief and the effect of different sampling periods. «Oikos», 20, N 2, 1969.

Elliott J. M. Upstream movements of benthic invertebrates in a Like District stream. «J. Anim. Ecol.», 40, N 1, 1971.

Harper P. P. Pilon Jean-Guy. Annual patterns of emergence of some Quebec stoneflies (Insecta, Plecoptera). «Can. J. Zool.», 48, N 4, 1970.

Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer. «Intern. Rev. gesam. Hydrobiol.», 46, N 2, 1961.

Jaag O., Ambuhl H. The effect of the current of the composition of biocenoses in flowing water streams, «Intern. J. Air and Water Pollut.», 7, N 4-5, 1963.

Knight A. W., Gaifin A. R. Effect of water flow, temperature and oxygen concentration on the Plecoptera nymph *Acroneuria pacifica* Banks. «Proc. Utah Acad. Sci.», 40, N 2, 1963.

Mani M. S., Singh Santokh. Entomological survey of Himalaya. Part XXVI. A contribution to our knowledge of the geography of the high altitude insects of the nival zones from the north-west Himalaya. «J. Bombay Natur. Hist. Soc.» 58, N 2, 1961.

Mendi H., Muller K. Die Laufaktivität von *Capnia atra* Morton (Plecoptera). «Oikos», N 21 Suppl. N 13, 1970.

Muller K. Tages- und Jahresperiodik der Drift in Fließgewässern in verschiedenen geographischen Breiten. «Oikos», 21 Suppl., N 13, 1970.

Thomas E. Die Drift von Plekopterenlarven in Beziehung zum larvalen Wachstum und zur Schlupfzeit. «Oikos», 21 Suppl., N 13, 1970.

Rausser J. Plecoptera. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. Entomol. Abhandl. Staatl. Museum für Tierkunde in Dresden Bd. 34, N 5, 1968.

Waters T. F. Diet patterns of aquatic invertebrate drift in streams of northern Utah. «Proc. Utah Acad. Sci.», Arts and Lett., 46, N 2, 1969.