

УДК 595.734

## ИЗУЧЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ПОДЕНОК (INSECTA, EPHEMEROPTERA) В СССР

В. В. Белов

В статье освещаются вопросы изучения систематики, фаунистики, палеонтологии и филогении поденок в СССР. Приведены данные о количественном составе фауны поденок СССР, перечислены задачи, стоящие перед эфемероптерологами.

Поденки — крайне своеобразная группа крылатых насекомых, изучение которой имеет большое теоретическое и практическое значение. Зоологам изучение этого отряда дает важнейшие факты для понимания становления и эволюции крылатых насекомых, для хозяйственной деятельности человека поденки представляют интерес как важный компонент питания промысловых пресноводных рыб. Кроме того, поденок используют в качестве индикаторов загрязнения водной среды.

Поденки — небольшой отряд. К настоящему времени описано около 2200 видов современных поденок, относящихся к 250 родам. О том, насколько интенсивно изучается этот отряд сейчас, свидетельствует тот факт, что около  $\frac{3}{4}$  всех видов и более 80 % родов описано за последние 70—80 лет.

Система отряда разрабатывается очень активно. За последние 25 лет появилось 13 работ, пересматривающих всю систему поденок [67, 79, 88—90, 92, 94, 96].

Хотя изучение поденок на территории России было начато еще в начале прошлого века, на протяжении всего XIX столетия данные об Ephemeroptera нашей страны были крайне неполны и отрывочны. Как правило, они рассеяны в списках локальных фаун насекомых, где обычно указывается всего несколько видов. Единственным новым видом, описанным из России (с Кавказа), была Ephemera (теперь Palpingenia) fuliginosa (Voebeg in Georgi, 1802). Заслуживает особого упоминания «Список сетчатокрылых и прямокрылых насекомых» Московской губернии [41], в котором приведено 15 видов поденок. Итоги этого периода изучения поденок в России подведены в монографии Г. Г. Якобсона и В. Л. Бианки «Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской Империи и сопредельных стран» [82]. В этом издании для России указано 24 вида поденок; дополнения к списку Ульянина не так уж велики, если принять во внимание размеры рассматриваемой территории. Несколько видов из Сибири указал Навас [95], с Полярного Урала — Эсбен-Петерсен [91].

Начиная с 20-х годов XX в. (к этому времени поденки уже считались особым отрядом) исследования Ephemeroptera в СССР значительно расширились и охватили почти всю территорию страны. Основные аспекты изучения поденок в СССР — систематика и фаунистика, палеонтология, филогения, морфология и экология (включая вопросы питания, гидробиологии, значение для народного хозяйства). Почти не затронута отечественными исследованиями физиология Ephemeroptera.

Анализ гидробиологических исследований и экологии поденок — специальный, самостоятельный вопрос; мы не будем касаться его в данном обзоре. Значительный вклад внесен в эту область А. Л. Бенингом, К. А. Бродским, И. М. Леванидовой и другими гидробиологами. Из морфологических изысканий отметим работы А. К. Бродского (1970—1979) о полете поденок и их мускулатуре в сравнительно-анатомическом аспекте.

Основу изучения всякой группы организмов составляет выяснение видового состава, распространения и систематического положения видов. Поэтому мы рассмотрим в основном эту область изучения поденок. Краткое сообщение об эфемероптерологических исследованиях в СССР было сделано на XI Международном энтомологическом конгрессе в Вене в 1960 г. О. А. Черновой.

В 20-е и 30-е годы изучение поденок проводили главным образом в связи с гидробиологическими исследованиями, поэтому в работах данного периода затрагиваются большей частью личинки поденок. Сведения о поденках бассейнов Волги, Камы, Оки, Урала приведены А. Л. Бенингом [10, 83], Е. С. Неизвестной-Жадиной [31], по Московской области — О. А. Черновой [43].

Подробно была изучена фауна поденок севера и северо-запада европейской части СССР. Карелия была исследована Тиенсуу, опубликован список для Ленинградской области и Карелии [48]. Более 60 видов найдено в материалах экспедиций в бассейны Печоры и Северной Двины. В результате их обработки появилась большая статья «Фауна поденок европейского Севера» [48]. Наряду с многими видами, известными по описаниям из Скандинавии и Финляндии, О. А. Черновой в СССР были обнаружены новые для науки северные поденки [48, 50, 51, 56].

Много нового таила почти не затронутая исследованиями фауна потоков Кавказа и Закавказья: почти все виды из сборов Нахичеванской экспедиции оказались новыми, хотя фауна этого региона была далеко не исчерпана [46]. Существенным дополнением к фауне Средней Азии и Казахстана стали 13 видов, описанные К. А. Бродским [86] по крылатым стадиям.

Обширные территории Сибири и Дальнего Востока оставались слабо изученными. Материалы шведской экспедиции 1920—1922 гг. на Камчатку содержали 6 видов, в том числе 4 новых [100]; единичные виды были известны по описаниям (большей частью чрезвычайно кратким) других зарубежных авторов из Приморья, Восточной Сибири и с Сахалина. Очень своеобразные виды *Anagenesia* (*Palingeniidae*) были описаны А. Т. Булдовским [12, 13]. Более детальные сведения по Западной Сибири и описания новых видов приведены в работе К. А. Бродского [11].

Таким образом, к началу 40-х годов в СССР было зарегистрировано более сотни видов *Ephemeroptera*, причем более 40 из них были описаны впервые. Накопившийся материал был достаточно представительен и позволил О. А. Черновой составить определитель 35 родов поденок по личинкам в фундаментальном издании «Жизнь пресных вод СССР» [47].

Труд эфемероптерологов не прекращался и во время Великой Отечественной войны. В 1941—1945 гг. было опубликовано несколько работ по поденкам [48—50, 87]. Однако значительный подъем в изучении этого отряда в СССР начинается в конце 40-х — начале 50-х годов. Этот этап характеризуется значительным углублением исследований, большим притоком новых материалов; растет интерес к поденкам как объекту филогенетических, экологических, анатомических и прикладных исследований.

Значительный прогресс наблюдается и в изучении видового состава. Детально выяснена фауна и биология поденок Прибалтики — зарегистрировано более 60 видов [17, 18, 22, 23, 32, 42, 87]. Небольшие, хотя и важные, дополнения сделаны в послевоенные годы к списку поденок центральной России [20] и бассейна Печоры [51, 56]. Сведения о поденках европейской части СССР были подытожены: по имаго О. А. Черновой в I томе «Определителя насекомых европейской части СССР» [63], по личинкам (включена лишь часть известных видов).

Р. С. Казлаускасом в «Определителе пресноводных беспозвоночных европейской части СССР» [21].

Весьма интенсивно, особенно в последние годы, изучается фауна пресных вод Кавказа, где обнаружено большое количество новых видов среди реофильных групп (Heptageniidae, Oligoneuriidae). В изучении кавказских поденок участвуют как советские, так и зарубежные энтомологи [33—35, 38, 54, 84, 85, 97, 98]. Интересные находки сделаны в Средней Азии и Казахстане, особенно среди Heptageniidae [9, 24, 25, 33, 34, 70].

Фауне поденок Алтая и Сибири посвящено несколько работ [2, 14, 19, 40, 53]. Описаны, в частности, новые виды из промерзающих до дна притоков Телецкого озера\*.

Особенно тщательно изучена в послевоенный период фауна и биология поденок Дальнего Востока. В 1952 г. О. А. Черновой опубликованы результаты обработки материалов Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг. [55]. Из 63 найденных видов 56 были впервые указаны для региона, более 30 видов оказались новыми для науки. Дальнейшие исследования [1—8, 16, 26—29, 37, 39, 75—78, 80] позволили увеличить список дальневосточных поденок до 140 видов. Зоогеографический состав этой фауны очень своеобразен [57].

Остановимся на наиболее интересных находках, сделанных на территории СССР. Прежде всего, следует упомянуть представителя нового, крайне специализированного семейства — Behningiidae, личинка которого была найдена в Волге в 1922 г. А. Л. Бенингом, в честь которого и был назван род, а затем и семейство [93, 99]. Впоследствии были описаны имаго этого рода [45], а затем и другие представители семейства в различных районах Палеарктики иNearктики, в том числе личинка Protobehningia с советского Дальнего Востока [80]. На днепровских порогах, а затем и в реках Западной Европы была обнаружена поденка, относящаяся к новому (второму в Палеарктике) роду и виду семейства Oligoneuriidae: Oligoneurisca borysthenica Tshern. [44]. Интересный представитель семейства Siphonuridae—Acanthametopus nikolskyi Tshern. — описан из бассейна Амура [52]. Заслуживают внимание необычно разнообразные Ephemerellidae Дальнего Востока [3, 5, 55, 70].

Из СССР на настоящий момент известно около 300 видов Ephemeroptera, относящихся к 51 роду 16 семейств. Для сравнения в таблице приведены данные о некоторых других районах Земного шара, а также сведения о количестве видов и родов поденок фауны СССР по семействам.

Как видно из таблицы, фауна СССР не столь богата поденками, как неарктическая; тем не менее, число видов поденок в СССР, несомненно, достигает 350, если учесть: 1) наличие новых неописанных видов в коллекциях научных учреждений; 2) возможность находок на нашей территории видов, встречающихся в сопредельных странах (особенно это касается представителей семейства Baetidae); 3) наличие обширных мало исследованных территорий (многие районы Средней Азии, Казахстана, Закавказья, Сибири). Важнейшей областью работ систематиков надолго еще останется выведение, привязка и описание неизвестных стадий развития, поскольку многие виды описаны лишь по крылатой стадии, а другие известны до сих пор лишь по личинкам.

Отсутствие достаточного количества определителей и других справочных изданий по поденкам отрицательно сказывается на качестве гидробиологических работ. Подчас массовый материал фигурирует в экологических исследованиях без точного видового определения. В та-

\* Представительный и интересный материал (26 видов, в том числе 5 новых) с севера Сибири был опубликован в последнее время Н. Ю. Кляге [К познанию поденок (Ephemeroptera) Таймырского национального округа. — Энтомол. обозрение, 1980, т. 59, № 3, с. 561].

Количественный состав фауны поденок в СССР  
и некоторых других районах Земного шара

Территория	Количество		
	семейств	родов	видов
СССР	16, в том числе:	51	Около 300
	Heptageniidae*	9	110
	Baetidae	9	51
	Ephemerellidae*	8	33
	Siphonuridae	6	30
	Caenidae	2	18
	Leptophlebiidae	5	19
	Ephemeridae	1	11
	Oligoneuriidae	2	6
	Palingeniidae	2	6
	Ametropodidae*	1	4
	Behningiidae	2	3
	Polymitarcyidae*	1	3
	Neophemeridae	1	2
	Prosopistomatidae	1	2
	Metretopodidae	1	2
	Potamanthidae	1	1
Европа, включая европейскую часть СССР	16	41	190
США и Канада	17	64	623
Австралия	5	19	69

\* Включены некоторые неописанные виды, известные в коллекциях.

ких сложных группах, как Baetidae, Caenidae, Heptageniidae, Ephemerellidae, положение особенно неудовлетворительно. Более 140 новых видов и 7 новых родов впервые описаны по материалам с территории СССР, но многие из них, к сожалению, представлены в коллекциях только типовыми сериями, часто очень небольшими, а некоторые, возможно, безвозвратно утрачены.

Теперь перейдем к краткому изложению результатов, достигнутых в еще одной важной области изучения поденок, тесно связанной с систематикой, морфологией, зоогеографией. Речь идет о палеоэнтомологии, которая поднялась в СССР на столь высокий уровень.

Первым из советских исследователей, описывавших ископаемых представителей Ephemeroptera, был А. В. Мартынов [30]. Затем в изучении вымерших поденок наступил почти 30-летний перерыв; за это время вышла только одна работа [15] с описанием одного вида Protereisma.

В конце 50-х годов на кафедре энтомологии Московского университета О. А. Чернова приступила к изучению богатейших материалов по Ephemeroptera из коллекций Палеонтологического института АН СССР. Эта работа оказалась очень плодотворной, ее результаты отражены в 11 статьях и в разделах фундаментальных изданий «Основы палеонтологии» [60] и «Историческое развитие класса насекомых» [79]. Эти труды содержат множество важных новых фактов об истории отряда, которые позволяют пересмотреть взгляды на филогению и систему группы; итоги в этой области подведены О. А. Черновой [67, 79]. Знание ископаемых форм дает много нового для построения аргументированной системы отряда. Некоторые зарубежные авторы долгое время не придавали значения палеонтологическим данным при разработке системы поденок. Исключение составляла только система Демуллена [88], который учитывал небольшое количество известных тогда ископаемых форм. Материалы по ископаемым из СССР, обработанные О. А. Черновой, позволили значительно дополнить и перестроить эту

систему, лучше понять отношения таксонов внутри отряда Ephemeroptera.

В Архангельской области и на Урале найдены одни из самых древних — пермские поденки [15, 30, 64], представленные семействами Protereismatidae, Misthodotidae, MesepheMERIDAE, в том числе и некоторыми личинками. Из юрских отложений СССР известны представители как вымерших семейств AenigmepheMERIDAE Tshernova, EpeogomimidAE Tshernova, Hexagenitidae, так и современных Leptophlebiidae, Siphonuridae, Palingeniidae, Behningiidae [59, 62, 65, 66, 74]. Из мела СССР известны также Hexagenitidae [81], EpeogomimidAE и современные Leptophlebiidae (Mesonetinae) и Siphonuridae [36, 68], из неогена — личинка Heptageniidae [61].

Советскими авторами впервые описаны 2 семейства, 10 родов и 20 видов ископаемых поденок, причем весь этот материал (кроме одного вида) был собран в месторождениях СССР. Еще 4 рода с 4 видами описаны из отложений в России зарубежными авторами второй половины XIX — начала XX вв. Всего в ископаемом состоянии обнаружены представители 11 семейств, в том числе 5 современных и 6 вымерших.

Некоторые ископаемые поденки, найденные в СССР, представляют особый интерес и в практическом (для стратиграфии), и в теоретическом (с точки зрения филогении отряда) отношениях. Так, например, находка в витимских отложениях прекрасно сохранившихся имаго Ephemeroptera, известного прежде лишь по личинкам, позволила не только точно указать место этой поденки в системе, но и связать возраст забайкальских отложений, дотолее спорный, с хорошо известным возрастом золотоненских сланцев, где также были найдены фрагменты подобного крыла с характерным жилкованием. В результате род Ephemeroptera был включен в семейство Hexagenitidae, а витимский пласт датирован верхней юрой [59]. Собранные на Урале отпечатки имаго и личинок Misthodotidae дали основание связать их возраст с канзасскими слоями (пермский период) в США, откуда Misthodotidae были описаны еще Тиллиардом [64]. Достойны упоминания раннеюрские EpeogomimidAE с необычайно широкими жабрами, представители апоморфных современных групп — личинки Behningiidae и Palingeniidae, неожиданно открытые в юрских отложениях, замечательные AenigmepheMERIDAE из Каратау, Stackelbergisca (Siphonuridae), описанные по личинкам и имаго (также из юры) [62, 65, 66, 74].

В заключение следует сказать о том большом вкладе, который внесла в изучение поденок сотрудник кафедры энтомологии МГУ О. А. Чернова. За более чем 30-летний период работы в МГУ О. А. Черновой написан ряд крупных статей, посвященных вопросам систематики, фаунистики, палеонтологии, филогении, зоогеографии, экологии и хозяйственного значения Ephemeroptera [55, 57, 58, 60, 63, 67, 69, 71—73, 79] \*. На кафедре энтомологии собраны обширные коллекции поденок и прекрасная библиотека мировой литературы по Ephemeroptera.

#### Литература

1. Байкова О. Я. Фауна поденок Дальнего Востока. — В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока. Владивосток, 1965, вып. 7, с. 301.
2. Байкова О. Я. Фауна поденок (Ephemeroptera) Восточной Сибири. — В сб.: Аннотации научных работ по исследованию сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1959—1962 гг. Владивосток, 1965.

\* В самое последнее время вышел из печати обзор крылатых форм малоисследованного рода Epeogus, содержащий, в частности, описания 4 новых видов с Кавказа и Дальнего Востока [Чернова О. А. К систематике имаго поденок рода Epeogus Eaton, 1881 (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Энтомол. обозрение, 1981, т. 60, № 2, с. 323]. Н. Д. Синиченковой подготовлен и сдан в печать обзор личинок того же рода.

3. Байкова О. Я. Новые виды поденок рода *Ephemerella* Walsh (Ephemeroptera, Ephemerellidae) фауны Дальнего Востока и Восточной Сибири. — Энтомол. обозрение, 1967, т. 46, № 2, с. 327.
4. Байкова О. Я. Новые и малоизвестные виды поденок из бассейна Амура (Ephemeroptera). — Энтомол. обозрение, 1970, т. 49, № 1, с. 146.
5. Байкова О. Я. К познанию поденок бассейна Амура. I. Imagines (Ephemeroptera: Ephemerellidae). — Изв. ТИНРО, 1972, т. 77, с. 178.
6. Байкова О. Я. К познанию поденок (Ephemeroptera) бассейна Амура. II. Imagines (Rhithrogena, Heptagenia). — Изв. ТИНРО, 1972, т. 77, с. 207.
7. Байкова О. Я. Поденки рода *Ameletus* Eaton (Ephemeroptera) бассейна Амура. — Энтомол. обозрение, 1976, т. 55, № 3, с. 582.
8. Байкова О. Я. К познанию поденок (Ephemeroptera) бассейна Амура. — Энтомол. обозрение, 1979, т. 58, № 2, с. 308.
9. Белов В. В. Новый род поденок (Ephemeroptera, Ephemerellidae) в фауне СССР. — Докл. АН УССР. Сер. Б, 1979, № 7, с. 577.
10. Бенинг А. Л. Материалы по гидрофауне р. Камы. — Работы Волжской биол. станции, 1929, т. 9, № 4—5, с. 1.
11. Бродский К. А. К познанию Ephemeroptera южной Сибири. — Русск. энтомол. обозрение, 1930, т. 24, № 1—2, с. 31.
12. Булдовский А. Т. К биологии *Anagenesia paradoxa* mihi (Ephemeroptera). — Вестн. Дальневосточн. филиала АН СССР, 1935, № 11, с. 124.
13. Булдовский А. Т. О новых формах сем. Palingeniidae (Ephemeroptera) из Дальневосточного края СССР. — Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1935, с. 831.
14. Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. — Изв. НИИ озера и речн. рыбн. хоз-ва, 1953, т. 41, с. 3.
15. Залесский Ю. М. О новой поденке из пермских отложений Урала. — Докл. АН СССР, 1946, т. 54, № 4, с. 353.
16. Засыпкина И. А. Фауна ручейников, поденок и веснянок северо-востока Азии и прилежащих территорий. — В сб.: Гидробиологические исследования внутренних водоемов северо-востока СССР. Владивосток, 1975.
17. Казлаускас Р. С. Материалы по фауне поденок (Ephemeroptera) Литовской ССР с описанием нового вида *Eurylophella lithuanica* Kaslauskas, sp. n., и имаго *Neoephemerata maxima* (Joly). — Vilniaus valstibinio V. Kapusko vardo univ. mosklo darbai, 1959, v. 23, p. 157.
18. Казлаускас Р. С. Новые данные по фауне поденок (Ephemeroptera) Прибалтики. — Гидробиол. исследования, 1962, т. 3, с. 147.
19. Казлаускас Р. С. Новые и малоизвестные поденки (Ephemeroptera) фауны СССР. — Энтомол. обозрение, 1963, т. 42, № 3, с. 582.
20. Казлаускас Р. С. Материалы к познанию поденок реки Оки. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1964, т. 32. Загрязнение и самоочищение реки Оки, с. 164.
21. Казлаускас Р. С. Отряд поденки (Ephemeroptera). — В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л., 1977.
22. Казлаускас Р. С., Санвайтите Р. А. Личинки поденок системы реки Гауя. — Латв. энтомология, 1962, вып. 15, с. 35.
23. Качалова О. Л. Нахождение своеобразной личинки поденки *Prosopistoma foliaceum* Fourc. (Ephemeroptera, Prosopistomatidae) в реке Даугаве в Латвии. — Энтомол. обозрение, 1965, т. 44, № 4, с. 828.
24. Клыге Н. Ю. Новый вид поденок рода *Ameletus* Eaton (Ephemeroptera, Siphonuridae) из восточного Казахстана. — Энтомол. обозрение, 1979, т. 58, № 4, с. 807.
25. Кустарева Л. А. Поденки (Ephemeroptera, Ephemerellidae, Heptageniidae) рек Иссык-Кульской котловины. — Энтомол. обозрение, 1976, т. 55, № 1, с. 58.
26. Леванидова И. М. Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор). — Изв. ТИНРО, 1968, т. 64, с. 181.
27. Леванидова И. М. Экология и зоогеография веснянок, поденок и ручейников рек Камчатки. — Изв. ТИНРО, 1970, т. 73, с. 100.
28. Леванидова И. М. Поденки Камчатского полуострова (эколого-фаунистический обзор). — Изв. ТИНРО, 1972, т. 82, с. 93.
29. Леванидова И. М. Ephemeroptera и Trichoptera Чукотского полуострова. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1976, т. 36 (139). Пресноводная фауна Чукотского полуострова, с. 38.
30. Мартынов А. В. Новые пермские Palaeoptera и вопросы их эволюции. — Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, 1932 (1931), т. 1, с. 1.
31. Неизвестнова-Жагина Е. С. Личинки поденок р. Оки и ее бассейна по сборам Окской биологической станции. — Работы Окской биол. станции, 1931 (1930), т. 6, вып. 1—3, с. 159.
32. Remm E. Uusi andimeid Eesti ühapäevikuliste (Ephemeroptera) faunast. — Уч. зап. Тартуск. гос. ун-та, 1966, вып. 180. Тр. по зоологии III, с. 72.
33. Синиченкова Н. Д. К познанию рода *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1973, № 3, с. 16.

34. Синиченкова Н. Д. Личинки поденок палеарктических видов рода *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Вестн. Моск. ун-та, Сер. биологии и почвоведения, 1973, № 5, с. 9.
35. Синиченкова Н. Д. Поденки рода *Iron* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) фауны Кавказа. — Энтомол. обозрение, 1976, т. 55, № 4, с. 853.
36. Синиченкова Н. Д. Новые раннемеловые поденки (Insecta, Ephemeroptera) из восточного Забайкалья. — Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 85.
37. Синиченкова Н. Д. Поденки рода *Ameletus* Eaton из Приморья (Ephemeroptera, Siphonuridae). — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1977, т. 45 (148). Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь», с. 44.
38. Синиченкова Н. Д. Поденки рода *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) фауны Кавказа. — Энтомол. обозрение, 1979, т. 58, № 4, с. 311.
39. Синиченкова Н. Д., Чернова О. А. Новые сведения об азиатских видах рода *Ameletus* Eaton (Ephemeroptera, Siphonuridae). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, 1976, № 5, с. 11.
40. Сукацкене И. К. Поденки (Ephemeroptera) реки Ангары и ее притоков на участке водохранилища Братской ГЭС. — Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1962, т. 2(28), с. 107.
41. Ульянов В. Н. Материалы для энтомологии губерний Московского учебного округа. II. Список сетчатокрылых и прямокрылых насекомых. — Изв. Об-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии в Москве, 1869, т. 6, вып. 2.
42. Хаберман Х. М. Материалы по фауне поденок Эстонской ССР. — Энтомол. обозрение, 1953, т. 33, с. 214.
43. Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera) Московской области. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936, т. 3, с. 89.
44. Чернова О. А. Поденки Днiпра. — Тр. Гiдробiол. станции АН УРСР, 1937, № 15, с. 3.
45. Чернова О. А. Новое семейство поденок (Ephemeroptera). — Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1938, № 2, с. 129.
46. Чернова О. А. К познанию поденок (Ephemeroptera) восточного Закавказья. — Тр. Азерб. филиала АН СССР, 1938, т. 7, вып. 42, с. 55.
47. Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera). — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 1.
48. Чернова О. А. Фауна поденок европейского Севера СССР. — Зоол. журн., 1941, т. 20, № 2, с. 213.
49. Чернова О. А. Поденки, собранные на реке Или экспедицией Зоологического музея в 1937 г. — Сб. тр. гос. зоол. музея МГУ, 1941, т. 6, с. 239.
50. Чернова О. А. Биологические особенности нимф поденок, являющихся пищей стерляди в бассейне Северной Двины. — Зоол. журн., 1944, т. 23, № 5, с. 216.
51. Чернова О. А. Нимфы поденок бассейна верхней Печоры. — Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1947, т. 21, вып. 6. Рыбы бассейна верхней Печоры, с. 206.
52. Чернова О. А. О новом виде и роде поденок из бассейна Амура (Ephemeroptera, Ametropodidae). — Докл. АН СССР, 1948, т. 10, вып. 8, с. 1453.
53. Чернова О. А. Нимфы поденок притоков Телецкого озера и р. Бии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1949, т. 7, с. 139.
54. Чернова О. А. К познанию рода *Palingenia* Burm. (Ephemeroptera, Palingeniidae). — Энтомол. обозрение, 1949, т. 30, № 3—4, с. 303.
55. Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб. — Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг. М., 1952, т. 3, с. 229.
56. Чернова О. А. Личинки поденок (Ephemeroptera) низовьев Печоры. — В кн.: Рыбы и рыбный промысел Печоры. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1953.
57. Чернова О. А. Географическое распространение поденок (Ephemeroptera) и особенности фауны бассейна Амура. — Энтомол. обозрение, 1958, т. 37, № 1, с. 64.
58. Чернова О. А. О положении семейства *Neoephemeridae* в системе отряда поденок (Ephemeroptera). — Биол. науки, 1960, № 4, с. 52.
59. Чернова О. А. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeroopsis* Eichwald (Ephemeroptera, Hexagenitidae). — Энтомол. обозрение, 1961, т. 40, № 4, с. 858.
60. Чернова О. А. Отряд Ephemeroptera. Поденки. — В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Членистоногие, трахейные и хелицеровые, с. 55.
61. Чернова О. А. Личинки поденки из неогена западной Сибири (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Зоол. журн., 1962, т. 40, № 6, с. 943.
62. Чернова О. А. Новая поденка из Каратау (Ephemeroptera). — В сб.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1962.
63. Чернова О. А. 5. Отряд Ephemeroptera — поденки. — В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. М.—Л.: Наука, 1964, т. 1, с. 110.
64. Чернова О. А. О некоторых ископаемых поденках (Ephemeroptera, Mithodotidae) из пермских отложений Урала. — Энтомол. обозрение, 1965, т. 44, № 2, с. 353.
65. Чернова О. А. Поденка современного семейства в юре Забайкалья (Ephemeroptera, Siphonuridae). — Энтомол. обозрение, 1967, т. 46, № 2, с. 322.

66. Чернова О. А. Новые раннеюрские поденки (Ephemeroptera, Epeoromimidae, Mesonetidae). — Энтотом. обозрение, 1969, т. 48, № 1, с. 153.
67. Чернова О. А. О системе отряда поденок (Ephemeroptera), ископаемых и современных. — Энтотом. обозрение, 1970, т. 49, № 1, с. 124.
68. Чернова О. А. Поденка из ископаемой смолы меловых отложений полярной Сибири (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). — Энтотом. обозрение, 1971, т. 50, № 3, с. 612.
69. Чернова О. А. Mesozoic Ephemeroptera and the system of the order. — Труды XIII Международного энтотомического конгресса, Москва, 2—9 августа 1968. Л.: Наука, 1972, т. 3, с. 341.
70. Чернова О. А. Некоторые новые азиатские виды поденок (Ephemeroptera, Ephemerellidae, Heptageniidae). — Энтотом. обозрение, 1972, т. 51, № 3, с. 604.
71. Чернова О. А. О палеарктических видах поденок рода Ephemera L. (Ephemeroptera). — Энтотом. обозрение, 1973, т. 52, № 2, с. 324.
72. Чернова О. А. Родовой состав поденок семейства Heptageniidae (Ephemeroptera) в Голарктике и Ориентальной области. — Энтотом. обозрение, 1974, т. 53, № 4, с. 801.
73. Чернова О. А. Определительная таблица родов поденок семейства Heptageniidae (Ephemeroptera) Голарктики и Ориентальной области по личинкам. — Энтотом. обозрение, 1976, т. 55, № 2, с. 332.
74. Чернова О. А. Свообразные новые личинки поденок (Ephemeroptera, Palingeniidae, Behningiidae) из юры Забайкалья. — Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 91.
75. Чернова О. А. Новый вид рода Cinygmula McD (Ephemeroptera, Heptageniidae) из бассейна Уссури и Приморского края. — Биол. науки, 1978, № 7, с. 74.
76. Чернова О. А. Систематическое положение поденок рода Paracinygmula Bajkova, 1975 (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Энтотом. обозрение, 1978, т. 60, № 3, с. 540.
77. Чернова О. А. Новый вид поденки (Ephemeroptera, Heptageniidae) с крайнего северо-востока СССР. — Тр. Всес. энтотом. об-ва, 1979, т. 61. Новые виды насекомых, с. 9.
78. Чернова О. А. О малоизвестных видах голарктического рода Cinygma Etn. (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Энтотом. обозрение, 1980, т. 62, № 1, с. 107.
79. Чернова О. А. Отряд Ephemera. Поденки. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1980, т. 178. Историческое развитие класса насекомых, с. 31.
80. Чернова О. А., Байкова О. Я. Об одном новом роде поденок (Ephemeroptera, Behningiidae). — Энтотом. обозрение, 1960, т. 39, № 2, с. 410.
81. Чернова О. А., Синиленкова Н. Д. Новый род и вид ископаемых поденок семейства Hexagenitidae (Ephemeroptera) с юга европейской части СССР и их связь с современными поденками. — Энтотом. обозрение, 1974, т. 53, № 1, с. 130.
82. Якобсон Г. Г., Бианки В. Л. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской Империи и сопредельных стран. СПб, 1905.
83. Behning A. Über Ephemeropterenlarven des Uralflusses (Südost-Russland). — Deutsch. Entomol. Zeitschr., 1932, S. 89.
84. Braasch D. Neue Ecdyonurus-Arten (Ephemeroptera, Heptageniidae) aus dem Kaukasus und aus Transkaukasien (Sowjetunion). — Entomol. Nachrichten, 1978, Bd. 22, № 10, S. 145.
85. Braasch D. Beitrag zur Kenntnis der Gattung Iron Eaton im Kaukasus (UdSSR) (III). — Reichenbachia, 1979, Bd. 17, № 33, S. 283.
86. Brodsky K. Zur Kenntnis der mittelasiatischen Ephemeropteren I. (Imagines). — Zool. Jahrbücher, 1930, Bd. 59, S. 45.
87. Danks L. Beitrag zur Kenntnis der Ephemeropteren-Fauna Lettlands. — Folia Zool. Hydrobiol., 1943, Bd. 12, № 1, S. 1.
88. Demoulin G. Nouveau schema de classification des Archodonates et des Ephemeroptères. — Bul. Inst. R. Sci. nat. Belg., 1958, v. 34 (27), p. 1.
89. Edmunds G. F., Jr. Biogeography and evolution of Ephemeroptera. — Ann. Rev. Entomol., 1972, v. 17, p. 21.
90. Edmunds G. F., Jr., Traver J. R. An outline of reclassification of Ephemeroptera. — Proc. Entomol. Soc. Wash., 1954, v. 56, p. 236.
91. Esben-Petersen. Ephemera. — Mem. Acad. Imp. Sci. VIII Ser., 1916, v. 28, № 12. Résultats scientifiques de l'Expédition des frères Kuznezov à l'Oural Arctique en 1909, livr. 12, p. 1.
92. Landa V. A contribution to the evolution of the order Ephemeroptera based on comparative anatomy. — Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera (1970), 1973, p. 155.
93. Lestage J. A. Contribution à l'étude des larves des Ephemeroptères V. Les larves à trachéobranchies ventrales. — Bul. ann. Soc. Ent. Belg., 1929, v. 69, p. 433.
94. McCafferty W. P., Edmunds G. F., Jr. The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. — Annal. Entomol. Soc. Amer., 1979, v. 72, p. 5.
95. Navàs L. Quelques Neuroptères de la Sibérie méridionale-orientale. — Rev. Russe d'Entomol., 1912, v. 12, № 3, p. 414.
96. Riek E. F. The classification of the Ephemeroptera. — Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera (1970), 1973, p. 160.
97. Soldán T., Landa V. Three new species of the genus Oligoneuriella (Ephemeroptera, Oligoneuriidae). — Acta Entomol. Bohemosl., 1977, v. 74, p. 10.



98. Sowa R., Zosidze R. S. *Oligoneuriella tshkomelidzei* sp. n., nouvelle représentante des Oligoneuriidae du Petit Caucase (Ephemeroptera). — *Bul. Acad. Pol. Sci. Sér. Biol.*, 1973, v. 21, № 9, p. 601.
99. Ulmer G. Ein merkwürdige Ephemeriden-Nymphe aus der Wolga. — *Работы Волжск. биол. станции*, 1924, т. 7, вып. 3, с. 3.
100. Ulmer G. Trichopteren und Ephemeropteren. — *Arkiv för Zoologi*, 1927, Bd. 19 A, № 8. *Entomologische Ergebnisse der schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920—1922*, 11., S. 1.

*Рекомендована кафедрой энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 13 мая 1980 г.*

УДК 599.323.4:591.526(479.24)

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МЕСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ КРАСНОХВОСТОЙ ПЕСЧАНКИ НА МИЛЬСКО-КАРАБАХСКОЙ РАВНИНЕ ВОСТОЧНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

*М. Л. Опарин*

Изучена пространственная структура популяции краснохвостой песчанки на Мильско-Карабахской равнине Восточного Закавказья. В результате проведенного анализа показателей численности установлены достоверные различия по комплексу признаков между динамическими рядами, отражающими ход численности зверьков в отдельных поселениях. Это позволило достаточно обоснованно дифференцировать местную популяцию на девять микропопуляций. Автор делает заключение, что даже в таком небольшом по площади (700 тыс. га) ландшафтно-экологическом районе существуют микропопуляции, отличающиеся по динамике численности.

Изучение пространственной структуры региональных популяций грызунов представляет определенный интерес с точки зрения познания особенностей существования внутривидовых группировок этих животных. Кроме того, исследование на популяционном уровне грызунов — носителей природноочаговых болезней — является необходимым условием при решении вопросов медицинской териологии.

В основу настоящей работы положены материалы по пространственной структуре местной популяции краснохвостой песчанки, обитающей на Мильско-Карабахской равнине Восточного Закавказья, собранные автором с 1975 по 1978 г.

По результатам крупномасштабной съемки данной части ареала краснохвостой песчанки были составлены подробные, масштабом 1:100000, карты растительности и поселений грызунов.

С помощью методов, предложенных Ю. К. Эйгелисом с соавторами [14], были получены сведения о пространственном распределении песчанки и уровне заселенности ею конкретных выделов. Динамику численности зверьков по сезонам (весна, осень) фиксировали в течение 1976—1978 гг. на 16 стационарных пунктах учета, в которых были заложены постоянные 5-километровые маршруты шириной 10 м и учетные площадки. На маршруте определяли заселенность территории зверьками по норам (т. е. площадь, занятую норам, в % от площади маршрута), на площадках — плотность зверьков на 1 га поселений.

Анализ численности, таким образом, проводили по двум показателям — заселенности территории и плотности песчанок на 1 га поселений [7]. Дополнительные материалы были получены в результате ежемесячных полевых работ в целях эпизоотологического обследования на чуму. На основании полученных данных определяли среднюю, среднеквадратичное отклонение, ошибку средней и коэффициент вариации показателей численности для каждой микропопуляции. Средние показатели граничащих микропопуляций сравнивали с помощью критерия Стьюдента. Тенденции динамических рядов плотности и заселенности для каждой микропопуляции определяли методом наименьших квадратов. Прямую зависимость между членами динамического ряда выражали уравнением  $y = a + bx$  [8].