

УДК 595.734+595.735.+595.745.

*The Mayflies of Kamchatka  
(an ecological - faunistic review)*

ПОДЕНКИ КАМЧАТСКОГО ПОЛУОСТРОВА  
(эколого-фаунистический обзор)

*T. M. Levaniidova*

И. М. ЛЕВАНИДОВА

*Mit herzlichen  
Grüßen  
J. Levaniidova  
II 1973.*

В бентосе горных и предгорных рек Северо-Восточной Азии водные стадии амфибиотических насекомых превалируют как по численности, так и в весовом отношении. Вследствие своей доступности в качестве кормовых организмов и высокой численности личинки насекомых составляют во многих реках основу питания промысловых рыб.

Помимо чисто практических целей, амфибиотические насекомые привлекают внимание ученых и в качестве удобного объекта зоогеографических исследований.

В результате усилий ряда специалистов в течение последних двух десятилетий наши сведения по систематическому составу гидрофауны Сибири и Дальнего Востока значительно расширились и позволяют перейти к качественно новому и чрезвычайно сложному этапу — комплексному изучению речных экосистем.

Конечным итогом этих исследований должно явиться создание теории биологической продуктивности донных бентических сообществ. На пути к этому возникает ряд проблем. Назовем две из них, наиболее, на наш взгляд, кардинальные: пищевые взаимоотношения среди членов экосистемы и биоэкологическая обеспеченность рек.

Большинство современных гидробиологов пришло к выводу о приоритете фактора обеспеченности пищей среди прочих факторов среды, влияющих на распространение и количественное развитие видов. Биомасса бентоса рек находится в прямой зависимости от уровня первичной продукции и количества аллохтонного вещества, вносимого в водоем. В отношении речных сообществ Дальнего Востока это положение развито В. Я. Леванидовым (Леванидов и Леванидова, 1962, Леванидов, 1969).

Наличие прямой корреляции между количеством растительного детрита и численностью водных беспозвоночных обнаружил Игглюшю (Egglishaw, 1964).

Однако годовичная продукция донных сообществ (а, следовательно, и водоема в целом) зависит не только от величины первичной продукции, создаваемой в реке или вносимой в нее, но и от того, насколько полно используется эта продукция консументами. Здесь вступает в силу понятие, введенное в гидробиологию В. И. Жадиным — «биоэкологическая обеспеченность рек». Автор этого понятия показал, что в равнинных реках европейской территории нашей страны гидрофауна в силу исторических причин бедна видами и не использует полностью наличных ресурсов органической пищи (Жадин, 1940:947).

Напротив, в реках бассейна Амура фауна донных беспозвоночных богата в видовом отношении и имеющийся набор форм обеспечивает круглогодичное использование растительных ресурсов в водоемах (Леванидова, 1968; Леванидов, 1969).

Однако, как показали наши исследования на Камчатке, видовое богатство не является обязательным условием высокого продукционного уровня донных сообществ. В условиях видовой бедности гидрофауны полуострова высокая продукция донных речных сообществ обеспечивается набором немногих видов. Различия в структуре жизненных циклов этих видов обуславливают возможность их массового количественного развития.

Это положение приобретает практическую значимость при решении вопросов реконструкции фауны, целесообразности интродукции кормовых объектов рыб в такие фаунистически обедненные области, как п-ов Камчатка.

Из сказанного выше вытекает, что экологическое и продукционное исследование водоемов может производиться лишь на базе основательной фаунистической изученности района.

Исходя из этого положения и учитывая слабую фаунистическую изученность камчатских рек, нами было предпринято исследование веснянок, ручейников и поденок, составляющих основу биомассы их бентоса.

Поденки Камчатки до последних лет были едва затронуты исследованиями. Первые сведения о поденках п-ова Камчатка приводятся в статье Г. Ульмера (Ulmer, 1927), написанной по материалам Шведской энтомологической экспедиции на Камчатку в 1920—1922 гг. В этой статье Ульмер приводит шесть видов; для четырех из них, новых для науки, даются описания (*Cinygma cavum*, *Cinygma malaisei*, *Ameletus camtschaticus*, *Paraleptophlebia curvata*); один вид определен до рода (*Vaëtis* sp.); установлено наличие в фауне широко распространенного «европейского» вида *Chitonophora aurivillii* Bgtss.

В статье И. И. Куренкова (1967) приводится список поденок, содержащий 19 видов, основанный на данных Ульмера и определениях О. А. Черновой и И. М. Леванидовой. Данные о географическом распространении и экологии некоторых обитающих на Камчатке видов имеются в работе И. М. Леванидовой (1968), посвященной гидрофауне южных районов советского Дальнего Востока. Материалы, характеризующие роль поденок в бентостое камчатских рек, приводятся в статье И. М. Леванидовой и Е. Т. Николаевой (1968). Некоторые вопросы зоогеографии и экологии этой группы рассматриваются в работе И. М. Леванидовой (1970). В этой статье список поденок Камчатки дополнен 14-ю видами; количественное значение личинок поденок в бентосе рек — в статье И. М. Леванидовой и Л. В. Кохменко (1970).

Настоящая статья содержит: фаунистический обзор всех известных на полуострове видов; материалы по структуре жизненных циклов; данные по биомассе и значению в питании рыб наиболее распространенных личинок.

Материалом для статьи послужили сборы поденок (личинок и имаго), произведенные в течение ряда лет автором и другими сотрудниками Камчатского отделения ТИНРО в различных водоемах полуострова. В нескольких реках юго-восточной части Камчатки (Авача, Плотникова, Дальняя, Кирпичная, Гаванка) в 1968 и 1969 гг. производились круглогодичные сборы гидрофауны, что позволило уточнить жизненные циклы отдельных видов.

Основное внимание уделялось изучению гидрфауны предгорных

рек, и можно полагать, что видовой состав обитающих в них поденок выяснен. Несколько слабее изучена фауна наиболее крупных рек полуострова — Камчатки и Авачи, хотя основной контингент обитающих в них видов установлен. Слабопроточные и стоячие водоемы Камчатки недостаточно охвачены сборами и в дальнейшем можно ожидать некоторого расширения списка обитающих в них поденок.

Уточнение видовых определений ряда видов произведено при консультации старшего научного сотрудника МГУ кандидата биологических наук О. А. Черновой, за что выражаю ей искреннюю признательность. Приношу также глубокую благодарность за участие в сборах материалов в различных районах Камчатки товарищам по работе: Е. Т. Николаевой, Б. Б. Вронскому, В. Я. Леванидову, Л. В. Кохменко, А. Г. Остроумову, С. И. Куренкову.

### Эколого-систематический обзор видов

Выше уже говорилось о том, что основными вехами при изучении биологической продуктивности являются пищевые цепи в экосистемах водоемов и биоэкологическая обеспеченность последних. Живые водные растения и детрит служат единственным источником питания для значительного большинства водных беспозвоночных. В отряде Ephemeroptera примеры хищного питания редки, и среди камчатских личинок нами не встречено ни одного хищного вида.

Личинки поденок в реках населяют главным образом каменистые и каменисто-галечные грунты. Закапывающихся форм, таких как личинки родов Ephemera, Polymitarcys, на Камчатке нет. В толще гравия обитают лишь ранние стадии некоторых видов. Питаются личинки главным образом живыми и отмершими водорослями обрастаний и детритом. Питание их носит тот же характер, что и в притоках Амура (Слободчикова, 1962).

Ранее публиковавшиеся данные показывают, что личинки поденок в ряде рек образуют многочисленные популяции с высокой биомассой (Леванидова и Кохменко, 1970).

Таким образом, личинки поденок являются одним из основных потребителей первичной продукции рек, населяющих поверхность или верхний слой каменистого грунта. Кроме поденок в эту экологическую группировку входят личинки веснянок (преимущественно семейства Chloroperlidae), ручейников (виды родов Apatania, Mystrophoga, Hydatophylax) и хирономид (виды рода Syndiamesa и др.).

Вопрос о том, насколько «рентабельно» популяции беспозвоночных данной экологической ниши, в частности, личинки поденок, используют жизненное пространство и пищевые ресурсы в реках Камчатки, может быть решен лишь путем выяснения жизненных циклов отдельных видов. Поэтому в предлагаемом ниже эколого-систематическом обзоре уделено внимание жизненным циклам поденок в той мере, какую позволяет наличие собранных материалов.

В связи с терминологией, употребляемой нами при характеристике жизненных циклов водных беспозвоночных, необходимо сказать следующее.

Г. Плескот установила для поденок два основных типа развития — переннирующий и темпорирующий (Plescot, 1958). Личинки переннирующих видов присутствуют в бентосе в состоянии активной жизнедеятельности и роста на протяжении почти всего года. Напротив, биологически активные стадии темпорирующих личинок встречаются в водоеме в течение короткого периода, почти совпадающего с периодом

лѣта данного вида Темпорирующий вид большую часть года находится в латентном состоянии.

Кроме этих крайних случаев, есть виды поденок, которые отнесены нами к промежуточному типу развития. Яйца этих видов развиваются без задержки, зимуют личинки, но растут и развиваются они в холодное время года очень медленно или не растут вовсе.

Периоды замедленного или полного прекращения роста и развития известны для многих водных беспозвоночных (покоящиеся куколки и предкуколки ручейников, месяцами не развивающиеся яйца и личиночки веснянок, поденок и т. п.). Однако причины и характер периодов покоя могут быть существенно различными. Поэтому ранее широко применявшийся к подобным явлениям термин «диапауза» в последнее время подвергся заслуженной критике.

Andrewartha (1952) предложил ограничить применение термина «диапауза» (diapause) в приложении к водным насекомым лишь случаями задержки развития, вызванной внутренними причинами.

Примером диапаузы могут служить яйца камчатской поденки *Ison maculatus*, откладываемые в конце лета, но не развивающиеся до поздней весны следующего года, несмотря на благоприятные термические условия в период откладки.

Приостановку роста личинок, обусловленную внешними факторами (преимущественно температурой воды), Эндрюварса предложил именовать состоянием покоя (quiescence).

Состояние покоя входит в жизненные циклы многих зимующих личинок водных насекомых и связано с наступлением подледных температур, близких к нулю.

В таком понимании эти термины употребляются нами ниже.

### Семейство Ephemerellidae

Это семейство представлено в водоемах Камчатки тремя видами, принадлежащими к двум родам: *Ephemerella* и *Chitonophora*.

#### *Ephemerella triacantha* Tshern.

Вид обитает по всей восточной Палеарктике: от Сахалина до Алтая и на юг до бассейна Амура и рек Корейского полуострова включительно.

На Камчатке *E. triacantha* широко распространен по всему полуострову, населяя реки различного типа. Личинки этого вида обитают на верхней поверхности камней, гальки и древесных остатков, предпочитая умеренное течение. В горных и предгорных речках личинки *E. triacantha* обитают у берегов, а на мелких перекатах с небыстрым течением — по всему руслу. В предгорных участках крупных рек и в их протоках личинки заселяют песчано-каменистую рипаль, встречаются на заиленной гальке, но в обрастаниях мха и нитчатых водорослей — редко.

Личинки *E. triacantha* обитают в холодноводных и умеренно тепловодных реках. Наивысшая температура, наблюдавшаяся в местах обитания *E. triacantha* на Камчатке, — 15,5°. В бассейне Амура этот вид населяет и реки, в которых среднемесячная температура воды в июле может достигать 17°, в августе — 19,5°.

#### Жизненный цикл

*E. triacantha* на всем протяжении своего обширного ареала является типичным темпорирующим видом (Леванидова, 1968). Имаго ле-

тают с июля по сентябрь. В умеренно тепловодных реках вылет начинается в июле, в холодноводных — в конце августа или сентябре. Продолжительность развития яиц не известна.

В р. Дальней вылет *E. triacantha* начинается в конце июля и достигает максимума в августе. В сборах конца сентября — начала октября личинок молодого поколения обнаружено не было. Первые личинки новой генерации собраны в середине ноября (температура воды около 3°) при разрывании гравийно-галечного грунта, причем некоторые из них уже достигали 2 мм длины. Личиночки длиной 1—2 мм встречались по апрель включительно. Они отличаются от личинок более поздних стадий отсутствием шипов на бедрах передних ног и характерных выростов на голове («рожки»). С конца марта, кроме личинок, встречаются личинки длиной 2,5 мм, в апреле — 3 мм. Число собранных в грунте с ноября по апрель ранних личинок невелико, на поверхности камней и гальки они не встречены.

В конце мая картина меняется: личинки появляются на поверхности грунта, численность их в пробах резко повышается, на отдельных камнях диаметром 15 см находили до 50 личинок, что составляет в пересчете на 1 м<sup>2</sup> около 3,5 тыс. экз. Примечательно, что температура воды в р. Дальней в этот период повысилась незначительно и не достигла 1°С (табл. 1).

Через 2 недели (в первой декаде июня) максимальная длина личинок достигла 5,5 мм, мода вариационного ряда — 3,5—4 мм. Наряду с этим имеются и личиночки длиной 2—2,5 мм, что свидетельствует о том, что часть яиц вылупилась весной. Температура воды в этот период достигла 2°С.

Резкий скачок в развитии популяции произошел в следующие 2 недели: длина личинок в сборах 25 июня находилась в пределах 4—8 мм, мода вариационного ряда — 5,5—6 мм. Этот период интенсивного роста совпадает с прогревом воды до 10—11°.

Для июля мы не располагаем достаточным количеством сборов. Ранние личинки отсутствовали в пробах. Одна личинка линияла в субимаго. Температура воды в третьей декаде июля была около 15°.

Анализ возрастного состава личинок *E. triacantha* из других рек Камчатки показывает, что жизненный цикл этого вида повсюду одинаков, но сроки завершения развития водной фазы находятся в прямой зависимости от температуры. Так, в середине июля в р. Плотниковой температура воды достигала всего 11,7°, максимальный размер личинок *E. triacantha* был 6 мм, а в р. Асхаве при температуре 14,2°—8,5 мм.

На основании вышеизложенных материалов можно заключить следующее:

1. Вылупление яиц (по крайней мере части их) происходит осенью, и зимуют личиночки. Как показал Швёрбель, они обитают в гипорейном биотопе (Schwoerbel, 1964). Рост личинок начинается в мае, до начала весеннего прогревания рек.

2. То обстоятельство, что яйца (частично) и личиночки *E. triacantha* не развиваются при сравнительно высоких температурах сентября и октября, но начинают весеннее развитие при температуре около 1°, указывает на наличие осенне-зимней диапаузы в жизненном цикле этого вида.

3. Наиболее интенсивный период роста совпадает с повышением температуры воды до 8—10°, вылет субимаго приходится на наиболее теплое на Камчатке время года. Это свидетельствует об относительной теплолюбивости *E. triacantha*.

Таблица 1

Сезонная динамика размерного состава популяции *Ephemera trisecta* в р. Дальней, в %

Дата	п	Длина тела, мм														
		2 —	2,5 —	3 —	3,5 —	4 —	4,5 —	5 —	5,5 —	6 —	6,5 —	7 —	7,5 —	8 —	8,5 —	9
26 мая	109		25,7	<b>29,3</b>	23,9	16,5	4,6									
6—7 июня	261	0,7	23,8	<b>36,0</b>	24,5	11,2	3,1									
25 июня	181			1,1	14,9	9,4	<b>32,0</b>	14,9	21,6	1,1	5,0					
21 июля	8										12,5			<b>75,0</b>	12,5	

Примечание: жирным шрифтом выделены числа, обозначающие моды вариационных рядов.

4. Начало весеннего роста в мае не связано с увеличением кормовых ресурсов, так как и зимой в реках развиваются обильные диатомовые обрастания.

5. Период интенсивного потребления пищи и наращивания биомассы длится у *E. triacantha* в среднем 3 месяца. Остальную часть года вид проводит в латентном или малодетельном состоянии.

6. Такой же цикл развития *E. triacantha* и на Амуре, однако недостаток зимних материалов не позволил ранее с уверенностью утверждать, что вылупление яиц начинается осенью (Леванидова, 1968:262).

### *Chitonophora aurivillii* Bgtss.

Вид характеризуется циркумполярным ареалом, известен из Прибалтики, северной и северо-западной Фенноскандии, с севера европейской части Советского Союза, с Алтая, из Восточной Сибири (р. Ангара), бассейна Амура, Сахалина.

Бесспорно, *Ch. aurivillii* распространен по всему еще слабо исследованному северу Евразии.

На Камчатке *Ch. aurivillii* обитает по всей территории полуострова; личинки этого вида населяют реки и ручьи различных типов. В крупных реках личинки живут в рипали, в горных и предгорных быстро текущих реках и ручьях — в заливах и других участках со слабым течением. Личинки эвритопны и обитают на разнообразных субстратах: каменисто-галечном, особенно покрытом обрастаниями мха, сильно заиленным детрите, а также на крупных древесных остатках.

Личинки *Ch. aurivillii* имеют большое значение в питании рыб. В качестве зимнего корма этот вид представляет ценный объект, поскольку в зимние месяцы численность его и биомасса относительно велики (до нескольких граммов на 1 м<sup>2</sup>).

Весенне-летний рост личинок *Ch. aurivillii* сопровождается значительным увеличением индивидуального веса (до 20—30 мг) и биомассы на единицу площади, что совпадает с периодом усиления интенсивности питания рыб. Так, по данным Л. В. Кохменко, в желудках гольца с апреля по август встречалось от 8 до 32 экз. личинок *Ch. aurivillii*, в желудках хариусов — от 24 до 50 экз.

### Ж и з н е н н ы й    ц и к л

Вылет *Ch. aurivillii* происходит с июня по август включительно, а в наиболее холодноводных реках заканчивается в сентябре. Развитие яиц происходит без диапаузы, и уже в июле, наряду со взрослыми нимфами, встречаются молодые личинки новой генерации. Появляясь на свет при высоких температурах воды, личинки быстро растут. Так, в р. Дальней вылет имаго происходит в июле и августе. В конце сентября — начале октября собраны личинки длиной от 2 до 8 мм (табл. 2). (Температура воды в этот период составляла 10—11°). Возрастная неоднородность популяции объясняется продолжительностью вылета и сохраняется на протяжении всей жизни поколения, что характерно для вида.

Рост популяции происходит до середины ноября, после чего наступает задержка в росте на пять зимних месяцев. В конце мая наблюдается увеличение максимального размера, мода сдвигается на 2 мм. Наиболее интенсивный рост происходит в июне и июле.

Таким образом, как и у *E. triacantha*, весенний рост у *Ch. aurivillii* начинается до прогрева воды.

Для жизненного цикла *Ch. aurivillii* характерно наличие двух периодов интенсивного роста — осенний и весенне-летний.

Приведенные данные показывают, что *Ch. aurivillii* — сравнительно теплолюбивый вид: личинки хотя и питаются зимой, но почти не растут, а имаго вылетают в самое теплое время года. В родниковых ручьях, где летняя температура воды не превышает 4—6°, личинки *Ch. aurivillii* не встречены.

Жизненный цикл *Ch. aurivillii* прослежен Ульфстрандом в реках Шведской Лапландии (Ulfstrand, 1968). Он отличается от жизненного цикла камчатских популяций лишь в деталях. Так, период лёта в Лапландии короче, чем на Камчатке — с третьей декады июля по первую декаду августа, причем основная масса вылетает в июле. В связи с этим возрастной состав личиночной популяции более однороден, чем в реках Камчатки. Молодое поколение в реках Лапландии появляется в конце июня — июле; в августе старого поколения уже нет. В ноябре средний размер личинок — 7—8 мм, максимальный — 10—11 мм, тогда как в р. Дальней 7—8 мм — максимальная длина в этом месяце (табл. 2). В мае возрастной состав лапландской популяции был тот же, что в ноябре. Следовательно, в реках Лапландии основной период роста приходится на лето и осень, и зимуют личинки, уже достигшие дефинитивного размера.

Таблица 2

Сезонная динамика размерного состава популяции *Chitonophora aurivillii* в р. Дальней, в %

Дата	n	Длина тела, мм									
		2—3	4	5	6	7	8	9	10	11	
30 сентября											
1 октября	480	10,4	<b>47,2</b>	32,9	7,8	1,6	0,1				
12 ноября	205		2,4	<b>48,6</b>	34,8	12,8	1,0	0,5			
9 января	37		18,9	<b>37,9</b>	21,6	16,2	5,4				
20 февраля	74		6,8	<b>43,2</b>	31,0	10,8	6,8	1,4			
21 марта	73		1,4	<b>35,6</b>	<b>37,0</b>	17,8	8,2				
19 апреля	357		3,6	<b>42,9</b>	33,1	16,5	3,6	0,3			
26 мая	391			3,6	13,8	<b>32,5</b>	21,7	22,0	6,4		
6—9 июня	366				21,8	<b>33,3</b>	30,6	11,5	2,5	0,3	
25 июня	49						22,5	30,6	<b>40,8</b>	6,1	

Примечание: жирным шрифтом выделены числа, обозначающие моды вариационных рядов.

### *Chitonophora mucronata* Bgtss

Ареал *Ch. mucronata* подобен ареалу *Ch. aurivillii*, но несколько шире. По данным Иллиеса (Illies, 1967), *Ch. mucronata* распространен по всей Фенноскандии (исключая самый юг), в Прибалтике и на обширной Восточноевропейской равнине.

В Азии *Ch. mucronata* обитает от приполярных областей до бассейна Амура, широко населяя его холодноводные и умеренно-холодноводные притоки (Леванидова, 1968). В азиатской части Евразии популяции *Ch. mucronata* значительно многочисленнее, чем в европейской.



На Камчатке *Ch. mucronata* широко распространен по рекам различного типа, но в мелководных участках рек и в ручьях не встречен. Излюбленными биотопами личинок *Ch. mucronata* являются заиленный песок с примесью детрита, мочажины, коряги, подмытые корни прибрежной древесной растительности. Здесь в зимнее время найдены были и личинки этого вида. Иногда личинки *Ch. mucronata* встречаются на заиленной гальке.

### Жизненный цикл

Тип развития *Ch. mucronata* в притоках Амура был определен как промежуточный между переннивирующим и темпорирующим (Леванидова и Рубаненкова, 1965; Леванидова, 1968). Таков же жизненный цикл этого вида и в реках Камчатки.

Вылет имаго происходит в июле (возможно, в наиболее тепловодных реках он начинается в июне). В августе личинки в бентосе уже не были обнаружены.

Ранние личинки нового поколения встречались в пробах, начиная с сентября, но единично, что объясняется скрытым образом жизни (в гальке, мочажинах) и, по-видимому, неравномерным вылуплением яиц. На последнее обстоятельство, в частности, указывает неоднородность популяции зимой, несмотря на сравнительно сжатые сроки вылета имаго.

Сезонный рост личинок *Ch. mucronata* характеризуется следующими данными (в мм):

Сентябрь	— 2,0	Начало мая	— 4,6
Ноябрь	— 2,6—3	Конец мая	— 4—9
Февраль	— 3,2—5,5	Конец июня	— 5—8
Март	— 3,7—5,5	Конец июля	— 5,5—11
Апрель	— 4,8		

Следовательно, медленное развитие личинок продолжается и зимой. В конце мая часть популяции достигает дефинитивного размера, но не зрелости. Интенсивное развитие наступает в июне; вылет в июле происходит при температуре воды 9—16°.

В бассейне Амура вылет *Ch. mucronata* в холодноводных и умеренно холодноводных реках также происходит в июле, тогда как в умеренно тепловодных — с конца мая до конца июня. Наиболее интенсивный рост в умеренно тепловодных реках наблюдался в конце мая — июне (Леванидова, 1968).

В Лапландии, по данным Ульфстранда (1968), вылет *Ch. mucronata* происходит со второй декады июля до первой декады августа, но массовый вылет приходится лишь на третью декаду июля. Нимфы наблюдались в реках лишь в течение периода вылета. В мае было найдено всего 6 нимф. Однако Ульфстранд указывает, что две нимфы были найдены в октябре.

Принимая во внимание, что и в наших зимних сборах число личинок невелико, а размеры их малы, можно предполагать, что тип развития *Ch. mucronata* в Лапландии и в азиатской части материка в основном одинаков. Особенность его заключается в том, что осенью происходит вылупление лишь части яиц, вылупившиеся личинки в течение зимы растут медленно. Другая часть популяции, вылупившаяся позже, растет интенсивно в период мая — июня и догоняет первых в развитии.

Семейство *Heptageniidae*

Это семейство представлено на Камчатке наибольшим числом видов, принадлежащих к четырем родам: *Cinygmula*, *Rhithrogena*, *Ison* и *Heptagenia*.

Род *Cinygmula* Mc. Dunnough

К этому роду нами отнесены два вида, описанные Ульмером по имаго, как *Cinygma malaisei* и *Cinygma cavum* (Ulmer, 1927).

Род *Cinygmula* был установлен позже (в 1933 г.) Mc. Dunnough, который отнес к нему группу видов, ранее входивших в состав рода *Cinygma*.

В работе Эдмунса (Edmunds, 1959) приводятся следующие родовые отличия родов *Cinygma* и *Cinygmula* в стадии личинки:

— фибриллярная часть жабр нескольких первых пар редуцирована до 1—4 тонких нитей . . . . . Род *Cinygmula*.

— фибриллярная часть жабр хорошо развита; внутрь от молярной поверхности мандибулы выдается склеротированная область . . . . . Род *Cinygma*.

Личинки камчатских видов по строению жаберного аппарата принадлежат к роду *Cinygmula*.

Принадлежность камчатских личинок к описанным по имаго видам установлена нами путем выведения из личинок крылатых стадий.

Оба вида *Cinygmula* характеризуются переннирующим типом развития и достигают высокой численности в горных и предгорных реках. *Cinygmula malaisei* чаще встречается в реках с сравнительно большим расходом воды, *C. cavum* более приурочена к ручьям и небольшим речкам. Обычно оба вида совместно не обитают.

*Cinygmula malaisei* (Ulmer)

Распространение: Камчатский п-ов.

## Жизненный цикл

Вылет этого вида продолжается более трех месяцев — с начала июля по октябрь. Рассмотрим результаты круглогодичных наблюдений в р. Кирпичной (окрестности Петропавловска).

Первые субимаго собраны 2 июля; 27 сентября наблюдался массовый вылет субимаго *C. malaisei*. Динамика роста личинок представлена в табл. 3.

Приведенные в табл. 3 данные показывают, что развитие яиц происходит сразу после откладки. В летне-осеннее время наиболее крупные личинки достигают 4 мм, после чего с ноября по апрель включительно увеличения максимального размера не наблюдается. Рост личинок возобновляется в мае, когда температура воды (1,7°) практически равна апрельской (1,5—1,6°).

Дефинитивного размера часть популяции достигает уже в начале июня (6,5°), личиночной зрелости — в середине июня (11°).

Кирпичная — мелкая предгорная речка, зимой покрывается льдом, но быстрые перекаты открыты.

Река Гаванка (приток р. Авачи) вследствие большей глубины и быстрого течения лишь местами закрыта ледяными закраинами и

Таблица 3

Сезонная динамика размерного состава личиночной популяции *Cinygmula malaisei* в р. Кирпичной

Дата	Температура воды, град.	Длина тела (пределы), мм	Примечания
13 сентября	7,3	1,9—3	Личиночки и молодые личинки нового поколения
		7—8	Взрослые нимфы старого поколения
27 сентября	7,4	1,2—3,3	Личиночки и молодые личинки нового поколения
16 октября	2,3	2—3,5	То же
4 ноября	0,8	2—4	»
17 декабря	0,3	1—4	»
21 января	0,1	2—4	»
28 февраля	0,8	2—4	»
19 марта	1,1	2—4	»
16 апреля	1,5—1,6	2—4	»
15 мая	1,7	2—5	Личиночки, личинки ранних и средних стадий развития
5 июня	6,5	2,5—7	Личинки разного возраста, включая последний
11 июня	11,0	3—8	Появились зрелые нимфы, линяющие в субимаго
18 июля	8,5—11,5	4—8	То же
31 июля	11,0	4—8	»
8 августа	13,0	4—8	»
8 сентября	13,0	6—8	Личинки предпоследнего возраста и зрелые нимфы

снежными мостами. Личиночная популяция *C. malaisei* 4 марта имела следующий размерный состав:

Длина тела, мм	2	3	4	5	6
% от общей численности	5,1	18,6	35,6	35,6	5,1

В условиях открытой зимой водной поверхности в р. Гаванке значительно богаче, чем в р. Кирпичной, развиваются водорослевые обрастания, чем, возможно, объясняется разница в размерном составе популяции *C. malaisei* в марте в этих речках.

*Cinygmula savum* (Ulmer)

Этот вид считается пока камчатским эндемиком, однако личинки его морфологически близки к личинкам *Cinygmula altaica* Tshern., вида описанного по личиночной фазе О. А. Черновой (1949). Не исключено, что *C. altaica* окажется синонимом *C. savum*.

*C. altaica* широко распространен по всей северо-восточной Азии. *C. savum* обитает по всему Камчатскому п-ову, достигая высокой численности в предгорных речках, таких, например, как притоки Азабачьего озера (Пономарская, Сновидова, Ламутная и др.).

Жизненный цикл *C. savum* подобен таковому у *C. malaisei*.

*Rhithrogena sibirica* Br.

Вид описан по имаго и субимаго Бродским (1930) с р. Бии (Алтай). Нами было установлено, что в реках Камчатки обитают личинки лишь одного вида *Rhithrogena*. Поскольку собранные у воды имаго относятся, по определению О. А. Черновой, к виду *Rh. sibirica*, есть все основания считать камчатских личинок принадлежащими к этому же виду.

Личинки *Rh. sibirica*, кроме Камчатки, известны нам из рек о-ва Сахалина и бассейна Амура (Леванидова, 1968)\*. Личинки не описаны. Длина взрослых нимф — 9—12 мм.

*Rh. sibirica* на Камчатке известен из рек Облуковина, Озерная (Западная), Жупановка, Камчатка (верхнее и среднее течение).

*Rh. sibirica* — типично речной вид, характерный для крупных предгорных рек с каменистым грунтом, холодноводных или умеренно тепловодных. В мелких притоках и речках горного типа личинки его отсутствуют. В таких же условиях *Rh. sibirica* обитает и в южной части ареала (бассейн Амура, Сахалин).

## Ж и з н е н н ы й    ц и к л

*Rh. sibirica* вылетает во второй половине июня и июле. Развитие личинок происходит без диапаузы; личинки новой генерации появляются в июле и августе и к зиме достигают 4—6 мм. Зимой, как в реках Камчатки, так и в притоках Амура, рост приостанавливается до весны, когда личинки быстро завершают свое развитие.

*Ison maculatus* Tshern.

Вид характеризуется обширным ареалом, охватывающим всю южную Сибирь от Алтая до Приморья и о. Сахалин.

*I. maculatus* был описан О. А. Черновой по личинке из притоков Телецкого озера (Чернова, 1949). Нами выведены крылатые насекомые (субимаго и имаго) из личинок, собранных в р. Кирпичной (окрестности г. Петропавловска).

*I. maculatus* — типичный олиготермный литореобионт, обитатель горных и предгорных ручьев и рек. Такова же его биология и в южных районах Дальнего Востока (Леванидова, 1968).

На Камчатке *I. maculatus* собран в реках Плотниковой, Сокоче, Андриановке, Воровской, Кирпичной. Личинки обитают на каменисто-галечных перекатах на быстром течении в реках с максимальной летней температурой воды 13°.

## Ж и з н е н н ы й    ц и к л

Вылет *I. maculatus* происходит с июля по сентябрь включительно. В течение полугода по март включительно личинки этого вида не были обнаружены. Лишь в апреле и мае в р. Кирпичной собрано несколько личинок. Это дает основание полагать, что *I. maculatus* зимует в стадии яйца.

Данные табл. 4 показывают, что с момента нахождения первых личинок до появления имаго проходит 3 месяца. Однако интенсивный рост и развитие происходит в еще более сжатые сроки.

\* Вид указан под названием *Rhithrogena* sp. № 1.

Таблица 4

Сезонная динамика размерного состава популяции *Igon maculatus* в р. Кирпичной

Дата	Температура воды, град.	Длина тела, мм	Примечания
16 апреля	1,6	1—1,5	Личиночки
15 мая	1,7	1—1,5	»
5 июня	6,5	1,5	»
18 июля	8,5—11,5*	5—10	Личинки и зрелые нимфы
31 июля	11	4—10	»
8 августа	13	3—10	»
8 сентября	13	8—10	Взрослые и зрелые нимфы
13 сентября	7,8	8—10	»

Сопоставляя быстрый темп роста личинок в июне и августе с наличием в бентосе в течение этих двух месяцев, наряду со взрослыми, личинок и молодых личинок, приходим к выводу, что в начале лета происходит постепенное пополнение популяции за счет продолжающегося вылупления яиц.

Феномен неравномерного вылупления яиц поденок, впервые обнаруженный Макеном (Mason, 1957), и в данном случае является экологической адаптацией вида.

Личинки *I. maculatus* достигают в реках высокой численности и биомассы. В табл. 5 приводятся количественные данные в среднем на 1 м<sup>2</sup> площади дна. Однако личинки *I. maculatus* в действительности образуют густые скопления в наиболее благоприятных для обитания местах — на поверхности крупных камней перекатов.

В случае одновременного вылупления и развития всей генерации внутривидовая и межвидовая конкуренция личинок из-за пищи и жизненного пространства была бы значительно напряженнее.

Таблица 5

Количественное развитие личинок *Igon maculatus* в р. Кирпичной в 1968 г.

Дата	Плотность, экз/м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Средний вес особи, мг
8 августа	347	2,07	6,0
13 сентября	272	4,50	16,5

Максимальная в году (сентябрьская) биомасса образовалась несмотря на интенсивный вылет насекомых, происходивший в течение двух предыдущих месяцев.

### *Heptagenia soldatovi* Tshern.

Вид описан по личинке О. А. Черновой (1952). *H. soldatovi* обитает в Восточной Сибири (реки Енисей, Ангара), в Амурско-Приморском крае (бассейн Амура и Уссури).

На Камчатке личинки *H. soldatovi* населяют предгорные реки со значительным расходом воды (Утка, Двухюрточная, Пенжина).

\* Колебания температуры в течение дня.

Личинки встречаются на быстрых участках реки на каменистом грунте и корягах, а также на заиленном каменистом грунте рек и проток с умеренным течением.

Тип развития личинок — переннирующий, зимуют молодые личинки, имеющие 2 периода интенсивного роста — летне-осенний и весенний. Взрослые нимфы были собраны в июле.

### *Heptagenia abnormis* Tshern.

Этот вид, описанный по личинке О. А. Черновой (1949) известен на Алтае, Ангаре, в бассейне Амура и в реках Охотского побережья (р. Иски). *H. abnormis* — северо-восточный вид, южная граница его ареала захватывает бассейн Амура лишь в самой северной его части — притоки лимана Амура (Леванидова, 1968), т. е. проходит вне пределов Амурской зоогеографической подобласти.

Во всех перечисленных районах *H. abnormis* не является многочисленным видом, местами он встречен единично (бассейн Амура).

На Камчатке *H. abnormis* довольно обычен в холодных сравнительно крупных предгорных реках (верхнее течение р. Камчатки, реки Жупанова и Пенжина). Личинки живут на галечном грунте и корягах на умеренном течении.

Вылет *H. abnormis* происходит в июне и июле, до наступления максимального прогрева воды. Малое количество материала и отсутствие зимних сборов из рек, где обитают личинки *H. abnormis*, не позволяют судить о типе развития личинок.

### *Heptagenia kibunensis* Imanishi

Ареал этого вида обширен: Япония, Северо-Восточный Китай, Уссурийский край, притоки нижнего течения Амура, притоки Енисея. Нахождение *H. kibunensis* на Камчатке позволяет предполагать, что это широко распространенный восточноазиатский вид.

Широкое распространение *H. kibunensis*, по-видимому, связано с относительной эвритермичностью его личинок, которые в бассейне Амура обитают как в холодноводных, так и в умеренно тепловодных реках (Леванидова, 1968). На Камчатке личинки *H. kibunensis* известны пока лишь из бассейна р. Хайрюзовой (западное побережье).

### Семейство *Baëtidae*

Это семейство представлено в водоемах Камчатки тремя родами: *Cloëon*, *Pseudocloëon* и *Baëtis*.

#### *Cloëon* sp. nova

Личинки и имаго этого вида собраны нами в нижнем течении р. Камчатка в районе поселка Камаки во время весенних разливов реки. Личинки найдены также в заболоченных участках оз. Кенужен (верхнее течение р. Камчатка).

Строением жаберных листков и нижнегубного щупика личинки хорошо отличаются от *Cloëon dipterum*. По заключению О. А. Черновой и Р. С. Казлаускаса, вид является новым для науки.

Имаго и субимаго этого вида собраны во второй половине июля.

*Pseudocloëon* sp. nova

Вид найден пока только на Камчатке. Нам известны личинки и самки (имаго). По личному сообщению Р. С. Казлаускаса, вид по личинке близок к одному из среднеазиатских видов.

Личинки *Pseudocloëon* sp. собраны в горных и предгорных реках Камчатки (Сокоч, Жупановка, Воровская, Ламутная, Асхава, Кирпичная и др.). Длина взрослой личинки 4—6 мм. Имаго собраны в верхнем течении р. Камчатки.

Личиночные популяции *Pseudocloëon* sp. в летнее время состоят из особей различного возраста. Взрослые личинки собраны в июле и августе; в течение этих месяцев, по-видимому, происходит и вылет этого вида. В июле в бентосе не встречены личинки менее 3 мм длины, в августе же и сентябре имелись личинки длиной 1—2 мм. Это дает основание полагать, что яйца *Pseudocloëon* sp. развиваются без диапаузы, зимуют личинки.

*Baëtis tenax* Etn.\*

Широко распространенный северный вид, известный из Скандинавского п-ова, средней Европы, бассейна Печоры, рек полярного Урала, низовьев Оби (Чернова, 1941). Принадлежность личинок к виду *B. tenax* установлена путем выведения имаго, которые любезно определены О. А. Черновой.

В реках Камчатского п-ова *B. tenax* является одним из наиболее массовых видов и самым многочисленным из семейства Baëtidae.

Личинки *B. tenax* на Камчатке обитают в реках, относящихся к различным гидрологическим типам: горные речки (Гаванка в среднем течении, Николка), предгорные (Сокоч, Плотникова, Пономарская, притоки р. Озерной — Курильской и р. Радуги, Кирпичная, верхнее течение р. Камчатки и многие другие), участки предгорных рек с медленным течением (Сновидова, Радуги, Камчатки и др.).

Личинки *B. tenax* играют значительную роль в питании рыб.

## Жизненный цикл

Лёт *B. tenax* продолжается с июня по сентябрь с двумя максимумами — в конце июня — июле и в августе — сентябре. В сочетании с возрастным составом личиночных популяций это свидетельствует о наличии двух поколений в году.

Яйца (во всяком случае, часть их) вылупляются вскоре после откладки. Поэтому в августе в популяции обычно имеются личинки новой генерации от яиц, отложенных в начале лета текущего года и перезимовавшие (прошлогодние) личинки различных стадий развития. Принадлежность личинок к тому или иному поколению в конце лета не всегда ясна.

В октябре в р. Кирпичной популяция состояла из личинок длиной от 1 до 4 мм, причем максимальный размер их увеличился по сравнению с сентябрем на 0,5 мм. Наличие личинок длиной 1 мм свидетельствует о продолжающемся вылуплении яиц. В дальнейшем у личинок наступает стадия покоя, которая продолжается вплоть до второй половины мая. В конце мая наблюдается резкое увеличение максимальной длины личинок до 8,5 мм, часть личинок достигает

\*Ранее по личинкам этот вид был определен как *Baëtis gr. thermicus* Ueno. (Леванидова, 1968).

дефинитивного размера и последней стадии развития. Минимальный размер личинок повышается до 2—2,5 мм.

Вылет субимаго начинается после прогревания рек до 6—8°, интенсивный лёт — при температуре 10—13°.

#### *Baëtis* sp. № 5

Этот вид известен пока только на Камчатке по личиночной фазе; имаго его не выведены. *Baëtis* sp. № 5 широко распространен по рекам полуострова.

Личинки его отличаются от других камчатских видов рода наличием зачаточного парацерка.

Личинки *Baëtis* sp. № 5 часто встречаются совместно с *B. tenax*, но предпочитают горные и небольшие предгорные речки с низкой летней температурой воды и быстрым течением. Являясь более стенотермными и ритрофильными по сравнению с *B. tenax*, личинки *Baëtis* sp. № 5 избегают крупных рек с медленным или умеренным течением.

Взрослые нимфы наблюдались в июле, зрелые — в августе, а в притоках оз. Потат-Гытхин — в середине сентября. Молодое поколение появляется осенью, зимует *Baëtis* sp. № 5 в стадии личинки.

#### *Baëtis rhodani* Pict.

Определение сделано О. А. Черновой по самцу субимаго и личинкам, собранным в нижнем течении р. Камчатки в конце июля и начале августа.

*B. rhodani* — широко распространенный европейский вид. Для Камчатки этот вид указывается впервые.

#### Семейство Siphonuridae

В водоемах Камчатки известны представители трех родов этого семейства: *Siphonurus*, *Parameletus* и *Ameletus*.

Личинки первых двух родов — типичные обитатели непроточных, а также слабопроточных водоемов, таких как старицы рек, заливы и отшнуровавшиеся от реки лужи. В этих водоемах личинки заселяют главным образом биотоп зарослей водной растительности. Личинки довольно эвритермны, но предпочитают умеренно тепловодные водоемы, вылет имаго приходится на наиболее теплое время года.

Личинки рода *Ameletus*, наоборот, реофильны, обитают в быстро текущих холодноводных и умеренно холодноводных предгорных реках и крупных ручьях на каменистом грунте.

#### *Siphonurus zetterstedti* Bgtss.

Ареал вида обширен: северная Европа, Север европейской части Советского Союза, бассейн Амура.

На Камчатке собраны как имаго, так и личинки *S. zetterstedti*.

Имаго *S. zetterstedti* собраны с июля по сентябрь на реках Плотниковой и Камчатке. Ранние личинки нового поколения собраны в августе, сборы личинок сделаны в придаточных водоемах рек Хайрюзовой и Воровской (западное побережье), лужах, озерах, старицах и притоках рек Камчатки, Пахачи и Гыргол-Илирваям.



*Parameletus minor* Bgtss.

Ареал этого вида: северная Европа, север европейской части Советского Союза, бассейн Амура.

На Камчатке личинки *P. minor* собраны в мелкой протоке р. Паланы, в луже болотца поймы р. Толбачик и в заливчике р. Авачи. В мае и июне встречены личинки среднего возраста, в июле — зрелые нимфы.

Определение камчатского материала по *P. minor* сделано О. А. Черновой.

*Ameletus camtschaticus* Ulmer

Вид описан по имаго Ульмером (Ulmer, 1927), известен пока только с Камчатки. Личинки этого вида не описаны.

*A. camtschaticus* распространен по всему полуострову, личинки его принадлежат к наиболее массовым представителям речного бентоса.

Типичные биотопы личинок *A. camtschaticus* — каменистые грунты горных и предгорных рек. Личинки — прекрасные пловцы.

## Жизненный цикл

Вылет *A. camtschaticus* происходит в июле и августе. Яйца (по крайней мере, часть их) развиваются без диапаузы: в середине октября были собраны личинки, достигшие длины 6—7 мм. Однако в первой половине мая при температуре воды от 0,3 до 3,9° популяция состояла из личинок длиной от 1 до 11 мм. Это дает основание предполагать, что вылупление яиц происходит неравномерно, часть яиц, возможно, зимует. В конце мая размерный состав популяции мало изменился: самые молодые личинки были длиной 3 мм. В начале июля (температура воды 5,6—6,5°) имелись зрелые нимфы, наблюдался вылет субимаго, но наряду с этим были и молодые личинки длиной 4—5 мм.

Следовательно, *A. camtschaticus* является сравнительно теплолюбивым видом, и рост личинок происходит лишь в теплое время года в конце лета и в начале следующего. В зимнее время происходит резкое замедление или полная остановка развития.

Семейство *Ametropodidae**Metretopus borealis* Etn. (*M. norvegicus* Etn.)

Этот вид, описанный из Северной Америки, характеризуется обширным ареалом, охватывающим север Голарктики. В Европе *M. borealis* указывается Иллиесом из Балтийской провинции и Фенноскандии (Illies, 1967), для севера европейской территории СССР — Черновой (1941). Личинки этого вида найдены в бассейне р. Ингоды (Чернова, 1952).

На Камчатке взрослые нимфы и личинки *M. borealis* собраны в нижнем течении р. Камчатки в конце июля.

Семейство *Brachycercidae**Caenis* sp. nova

Этот вид, по свидетельству О. А. Черновой (личное сообщение), является новым для науки. Массовый вылет наблюдался Б. Б. Врон-

ским 17—19 июля из оз. Кенужен (верхнее течение р. Камчатки). Там же были собраны личинки и личинные шкурки.

### Семейство Leptophlebiidae *Paraleptophlebia curvata* Ulmer

Вид описан Ульмером с Камчатки по имаго (Ulmer, 1927). Насекомые летали около лесного ручья в районе пос. Щапино (верхнее течение р. Камчатки) в июне. Личинки этого вида не известны; по-видимому, они обитают в медленно текущих ручьях, а в реках полуострова нами не встречены.

*P. curvata* считается камчатским эндемиком, так как из других местностей пока не известен.

### Значение поденок в бентосе и в питании рыб

Личинки поденок составляют заметную долю биомассы бентоса в реках Камчатки. Относительное значение их в водоемах различных гидрологических типов показано ранее (Леванидова и Кохменко, 1970). Характерной экологической чертой этой группы является наличие личинок тех или иных видов в бентосе рек в течение круглого года.

Среди поденок Камчатки лишь два вида принадлежат к темпорирующему типу развития, это *Ephemerella triacantha* и *Ison maculatus*. Первый зимует в грунте в стадии личиночки, второй — в виде яиц. Обладая довольно крупными размерами, эти виды наращивают свою биомассу в основном с половины или с конца июня по август или сентябрь.

В питании рыб эти виды почти не встречаются.

Переннирующим типом развития характеризуется целый ряд массовых речных видов: *Chitonophora aurivillii*, *Cinygmula cavum*, *Cinygmula malaisei*, *Heptagenia soldatovi*, *Ameletus camtschaticus*, *Baetis tenax*, *Baetis* sp. N 5, *Pseudocloëon* sp.

Личинки этих видов присутствуют в бентосе в течение почти всего года.

Личинки многих видов зимуют на ранних стадиях развития и поэтому по своим размерам доступны для питания молоди лососей, однако зимнее питание рыб почти не изучалось.

В течение всего весенне-летнего сезона личинки переннирующих видов поденок являются постоянным компонентом в пище лососей и других рыб.

Наибольшее значение в питании рыб в различных реках имеют *Chitonophora aurivillii*, *Chitonophora mucronata*, *Baetis tenax*, *Cinygmula cavum*, *Ameletus camtschaticus*.

Так, по данным Ж. Х. Зорбиди (1970), 14% веса пищевого комка годовиков кижуча в р. Плотниковой в апреле составляли личинки *Chitonophora mucronata* и *Chitonophora aurivillii*. Оба эти вида присутствовали в питании молоди кижуча по август включительно.

Поденки в питании всей молоди кижуча составляли в течение этих месяцев от 3,3 до 13% веса пищевого комка. Снижение количества поденок в пище в июне и июле связано не с уменьшением их численности в бентосе, а с увеличением роли хирономид в питании.

Особенно большой удельный вес в питании рыб имеют личинки *Chitonophora aurivillii*.

Так, по данным Л. В. Кохменко, личинки *Ch. aurivillii* в питании

гольца р. Николки составляли в процентах от веса пищевого комка: в апреле — 2,4, в июне — 29,2, в июле — 36,8, в августе — 30,0. Число личинок в одном желудке колебалось за тот же период от 7 до 32 экз.

У хариуса той же реки личинки *Ch. aurivillii* в весовом выражении составляли в июне 27,4% (49,6 экз.), в июле — 39,7% (63,6 экз. в одном желудке).

*Ch. aurivillii* морфологически и экологически очень близок к *Ephemerella taeniata* Tshern., обитающему в бассейне Амура. Оба вида обладают широким экологическим спектром, значительной изменчивостью и вследствие этого характеризуются высокими количественными показателями популяций.

Для иллюстрации приводим данные по биомассе и плотности личинок *Ch. aurivillii* в р. Дальней (табл. 6).

Таблица 6  
Сезонная динамика численности и биомассы личинок *Chitonophora aurivillii* в р. Дальней на 1 м<sup>2</sup>

Конец сентября			Начало апреля			Май			Июнь		
численность, экз.	биомасса, г	средн. вес 1 экз., мг	численность, экз.	биомасса, г	средний вес экз., мм	численность, экз.	биомасса, г	средн. вес 1 экз., мг	численность, экз.	биомасса, г	средн. вес 1 экз., мг
9113	31,11	3,4	1577	10,04	6,4	456	5,72	12,5	192	2,18	11,4

Размерная характеристика популяции в этой реке представлена в табл. 2.

Цифры, приведенные в табл. 6, отражают среднюю биомассу и численность. Личинки распределяются неравномерно и на отдельных камнях с обрастаниями водорослей достигают 96 г в пересчете на 1 м<sup>2</sup>.

В течение зимы и весны происходит элиминация значительной части популяции, превышающая прирост биомассы ее за счет индивидуального роста. Однако и в последний перед вылетом месяц количественные показатели этого вида довольно высоки.

Кроме личинок, рыбы поедают субимаго поденок различных видов в момент вылета, а также имаго этих насекомых, падающих в воду. Особенно заметную роль играют воздушные стадии насекомых в питании хариуса и молоди кижуча.

### Зоогеографическая характеристика

К настоящему времени список поденок, обитающих на Камчатке, увеличился до 21 вида. Вряд ли можно ожидать, что при дальнейших исследованиях этот список значительно пополнится за счет обитателей рек, хотя не следует упускать из виду, что слабо исследованными пока остаются р. Камчатка и ее крупные притоки. Расширение списка следует ожидать в результате детального фаунистического исследования непроточных и слабо проточных хорошо прогреваемых водоемов полуострова.

Характерной зоогеографической особенностью фауны поденок Камчатки является то, что основу ее составляют широко распространенные виды. Голарктическими ареалами характеризуются *Chitonophora aurivillii* и *Metretopus borealis*, евразийскими — *Chitonophora mucronata*, *Parameletus minor*, *Siphonurus zetterstedti*, *Baetis telax*. Большая группа видов (*Ephemerella triacantha*, *Rhithrogena*

sibirica, Iron maculatus, Heptagenia abnormis, Heptagenia kibunensis, Heptagenia soldatovi) населяет всю северную Азию, в том числе Алтай, а многие из них распространены на юго-востоке материка за пределами Советского Союза.

Характерная особенность этой широко распространенной фауны поденок (как и других амфибиотических насекомых) заключается в том, что север Азии является родиной для большинства перечисленных видов. Распространение поденок на северо-запад—вторичное явление. По направлению с востока на запад часть видов постепенно выпадает из фауны, резко сокращается численность других. Типичным примером может служить *Chitonophora mucronata*, считавшийся ранее североευропейским видом, но редкий на севере Европы и обильный в Азии.

Особняком стоит группа видов, условно считающихся эндемиками Камчатки. Есть основания полагать, что эндемизм их мнимый и базируется на недостаточной изученности сопредельных территорий. Так получилось в свое время и с многочисленными «эндемиками» бассейна Амура из числа поденок (Леванидова, 1968).

### Экологические особенности

Судя по литературным данным, широко распространенные виды на всем протяжении обширных ареалов сохраняют не только морфологический статус, но, в значительной мере, и свой экологический стандарт. Так, несмотря на обитание в различных климатических зонах, такие виды, как *Chitonophora aurivillii*, *Chitonophora mucronata*, *Ephemerella triacantha* и др., имеют одинаковый жизненный цикл.

Как полагает Тудэй (Thoday, 1953, цитируется по Майру, 1968), истинная пластичность организма состоит не в адаптивной изменчивости его, а, напротив, в способности формировать один и тот же фенотип при самых различных условиях среды. С этой точки зрения указанные камчатские виды следует признать высоко пластичными.

В небогатой по числу видов фауне поденок Камчатки представлены разнообразные типы развития. Личинки многих видов зимуют, некоторые в активном состоянии. У одних видов максимальное наращивание биомассы происходит в конце лета и осенью, у других — весной и в первую половину лета. Благодаря этому увеличивается продуцирование биомассы на единицу площади дна в течение года. Существование такой биоценотической адаптации в реках Дальнего Востока было показано нами ранее для бассейна Амура (Леванидова, 1968:196). В притоках Амура, где гидрофауна значительно богаче, эта адаптация выражена резче и во многих случаях касается близкородственных «пар» видов с одинаковой экологией. Среди поденок Камчатки имеется «пара» морфологически и экологически близких видов — *Cinygmula cavum* и *Cinygmula malaisei*, однако мы не наблюдали совместного обитания их личинок.

На существование упомянутой выше экологической адаптации беспозвоночных в ручьях указывает также Маскау (1969).

Несмотря на значительные различия в видовом богатстве фаун, биомасса бентоса в реках Камчатки и в притоках Амура выражается цифрами одного порядка. На этом основании можно говорить о том, что видовая бедность камчатских биоценозов в значительной мере компенсируется высоким количественным развитием имеющихся видов. Однако некоторые негативные черты камчатской гидрофауны могут быть восполнены путем акклиматизации.

Так, в гидрофауне Камчатки полностью отсутствуют виды поденок, личинки которых закапываются в грунт. Таким образом, недоиспользуется биотоп — толща речного грунта, что дает основание рекомендовать интродукцию *Ephemera amurensis* — вида, широко распространенного в северной Азии и в бассейне Амура.

Суровые климатические условия Камчатки могут препятствовать проникновению в ее фауну ряда видов даже из числа обитателей холодноводных предгорных рек территорий, расположенных к югу от полуострова.

Подобный случай был рассмотрен ранее на примере амурского вида *Ephemera basalis* Tshern. (Леванидова, 1968), для которого в предгорных реках Камчатки, по нашему мнению, недостаточна годовичная сумма температур.

Следовательно, бедность камчатской гидрофауны объясняется не только историческими причинами, но, в какой-то мере, и современными климатическими факторами.

### В ы в о д ы

1. Фауна поденок Камчатки насчитывает по последним данным 21 вид, то есть в несколько раз меньше, чем в других районах Дальнего Востока и Сибири. Неполно изучена фауна равнинных рек и стоячих водоемов.

2. Значительная часть видов характеризуется обширными ареалами: 6 — известны из северных районов Голарктики или Палеарктики, другие 6 — населяют восточную область Палеарктики. Видов, генетически тесно связанных с неарктической фауной, среди поденок не обнаружено.

3. В бентосе горных и предгорных рек массовыми или обычными являются личинки 12 видов поденок; 4 вида характерны для мощных равнинных потоков, остальные — обитатели медленно текущих или стоячих водоемов.

4. Поденки, населяющие горные или предгорные реки, обладают различной экологической валентностью вследствие чего степень распространения их по различным стациям и типам водотоков различна. Примером относительно эврибионтного вида является *Chitonophora aurivillii*, стенобионтного — *Ison maculatus*.

5. Большинство камчатских поденок имеет одногодичный цикл развития, некоторые дают 2 генерации в год.

6. В бентосе рек имеются виды с темпорирующим и переннирующим типом развития. При этом максимальный прирост биомассы отдельных совместно обитающих видов приходится на разные периоды года, чем обеспечивается наиболее рациональное использование жизненного пространства и кормовой базы личинок.

7. Отмеченные выше экологические особенности поденок, наряду с благоприятными условиями среды их обитания, обуславливают высокую численность и биомассу популяций (особенно на каменистых грунтах предгорных рек), что компенсирует фаунистическую бедность этой группы.

8. Личинками поденок питаются как туводные рыбы Камчатки, так и молодь лососей (кета, кижуч, чавыча, речная красная). Наибольшую роль в питании играют личинки *Chitonophora aurivillii*, *Ch. micronata*, *Baëtis tenax*, *Cinygmula cavum*, *Ameletus camtschaticus*. Рыбы поедают также взрослых поденок, падающих в воду в периоды массового лёта.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бродский К. 1930. К познанию Ephemeroptera Южной Сибири. Русск. Энтом. Обзор. XXIV № 1—2.
- Жадин В. П. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Труды зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Зорбиди Ж. X. 1970. Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки. Изв. ТИНРО, т. 73.
- Куренков И. И. 1967. Список водных беспозвоночных внутренних водоемов Камчатки. Изв. ТИНРО, т. 57.
- Леванидов В. Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура. Изв. ТИНРО, т. 67.
- Леванидов В. Я. и Леванидова И. М. 1962. Перестово-выростные водоемы Телловского рыбоводного завода и их биологическая продуктивность. Изв. ТИНРО, т. 48.
- Леванидова И. М. 1968. Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор). Изв. ТИНРО, т. 64.
- Леванидова И. М. 1970. Экология и зоогеография веснянок, поденок и русейников рек Камчатки. Изв. ТИНРО, т. 73.
- Леванидова И. М. и Кохменко Л. В. 1970. Количественная характеристика бентоса текучих водоемов Камчатки. Изв. ТИНРО, т. 73.
- Леванидова И. М. и Николаева Е. Т. 1968. Бентосток в реках Камчатки. Изв. ТИНРО, т. 64.
- Леванидова И. М. и Рубаненкова Л. С. 1965. О методике изучения жизненных циклов амфибиотических насекомых. Зоол. журнал, т. XLIV, вып. 1.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Изд. «Мир», М.
- Слободчикова Л. А. К вопросу о питании личинок веснянок и поденок притоков Амура. Изв. ТИНРО, т. 55.
- Чернова О. А. 1941. Фауна поденок Европейского севера СССР. Зоол. журн., т. XX, вып. 2.
- Чернова О. А. 1949. Нимфы поденок притоков Телецкого озера и р. Бии. Тр. зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Чернова О. А. 1952. Поденки бассейна реки Амур и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945—49 гг., т. III, М.
- Andrewartha H. G. 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev. 27.
- Edmunds G. F. 1959. Ephemeroptera. Fresh-Water Biology. New-York.
- Egglishaw H. J. 1964. The Distributional relationship between the Bottom fauna and plant detritus in streams.
- Hilles J. 1967. Ephemeroptera. Limnofauna Europaea. Stuttgart.
- Mason T. T. 1957. The life Histories and Migrations of the Ephemeroptera in a Stony Stream. Transactions of the society for British Entomology, vol. 12 p. 5. 111.
- Mackay R. J. 1969. Aquatic Insect Communities of a Small Stream on Mont. St. Hilaire, Quebec. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, Vol. 26, N 5.
- McC. Dunnough. 1933. The nymph of Cinygma integrum and description of a new Heptagenia genus. Canad. Ent. 65.
- Plescot G. 1958. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. Wasser und Abwasser.
- Schwoerbel I. 1964. Die Bedeutung des Hyporheals für die benthische Lebensgemeinschaft der Fließgewässer. Verh. int. Ver. Limnol. 15.
- Thoday J. M. 1953. Components of fitness. Symp. Soc. Exptl. Biol., N 7.
- Ulfstrand S. 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland Streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera; Simuliidae) Oikos, 19.
- Ulmer G. 1927. Entomologische Ergebnisse der schwedischen Kamtschatka — Expedition 1920—1922. 11. Trichopteren und Ephemeropteren. Arkiv för Zoologi, Bd. 19A N 8.

THE MAYFLIES OF KAMCHATKA  
(an ecological-faunistic review)

I. M. Levandova

Summary

The study is concerned mainly with the fauna of mountain and submountain rivers. At present, the list of Mayflies numbers 21 species: Ephemera triacantha Tshern.,

*Chitonophora aurivillii* Bgtss., *Chitonophora mucronata* Bgtss., *Cinygmula malaisei* (Ulmer), *C. cavum* (Ulmer), *Rhithrogena sibirica* Br., *Iron maculatus* Tshern., *Heptagenia soldatovi* Tshern., *H. abnormis* Tshern., *H. kibunensis* Imanishi, *Cloëon* sp. nova, *Pseudocloëon* sp. nova, *Baëtis tenax* Etn., *Baëtis* sp. (N 5), *Baëtis rhodani* Piet., *Siphonurus zetterstedti* Bgtss., *Parameletus minor* Bgtss., *Ameletus camtschaticus* Ulmer, *Metretopus borealis* Etn., *Saenis* sp. nova *Paraleptophlebia curvata* Ulmer.

The Ephemeroptera fauna of Kamchatka is poor as compared with other regions of Siberia. It is constituted in the main by widely distributed species which ranges cover the northern regions of the Holarctic, Palearctic or Asia (*Chitonophora aurivillii*, *Ch. mucronata*, *Metretopus borealis*, *Rhithrogena sibirica*, *Iron maculatus*, etc.). In the southwest of Asia, the ranges of some species extend beyond the limits of the Soviet Union. The original place of many of the species listed above is the north of Asia and here its populations are far more abundant than in Europe (*Chitonophora mucronata*, *Siphonurus zetterstedti*, etc.).

The larvae of *E. triacantha* and *I. maculatus* are characterized by a temporerial type of development and pass the greater part of the year in inactive state. Other species have a perennial, or intermediate type of development; their larvae develop all the year round. The difference in the time of maximum increase in weight for the various species tends to boost the annual production of the total biomass per unit area, per unit of area. The biomass of mayflies in the rivers of Kamchatka is expressed by values of the same order as in the tributaries of the Amur, where the number of species is several times greater. This is true also of other groups of benthic animals. Thus the small number of species of the Kamchatka hydrofauna is to a considerable extent compensated by the high quantitative development of the species present.