

ISBN 978-5-02-037133-0



9 785020 371330



В. Н. ШУБИНА • РУЧЕЙНИКИ (ТРИНОРТЕРА) ВОДОЕМОВ ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА

В. Н. ШУБИНА

**РУЧЕЙНИКИ  
(ТРИНОРТЕРА)  
ВОДОЕМОВ  
ПЕЧОРСКОГО  
БАССЕЙНА**



«НАУКА»

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ  
КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
Уральское отделение  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

V. N. Shubina

CADDIS FLIES  
(TRICHOPTERA)  
OF THE WATER  
BODIES  
OF THE PECHORA  
BASIN



Saint Petersburg  
«NAUKA»  
2012

В. Н. Шубина

РУЧЕЙНИКИ  
(ТРИХОПТЕРА)  
ВОДОЕМОВ  
ПЕЧОРСКОГО  
БАССЕЙНА



Санкт-Петербург  
«НАУКА»  
2012

УДК 599.345 (282.247.11)

ББК 28.082

Ш95

**Шубина В. Н. Ручейники (Trichoptera) водоемов Печорского бассейна.** — СПб.: Наука, 2012. — 183 с.

ISBN 978-5-02-037133-0

Впервые обобщены литературные сведения и результаты собственных многолетних (1958—2008 гг.) исследований личинок ручейников из бентоса и пищи рыб водоемов бассейна крупной северной европейской реки Печора.

В работе показано влияние различных факторов среды, в том числе антропогенного фактора, на видовой состав, количественные характеристики, миграции и распределение личинок ручейников в водоемах Печорского бассейна. Приводятся сведения о сезонной и межгодовой динамике численности и биомассы личинок этих беспозвоночных в горных реках западного склона Северного Урала. В монографию включены материалы по использованию личинок и куколок в пищу разными видами рыб. Выявлена зоогеографическая гетерогенность ручейников, обусловленная особенностями географического положения, многообразием природных условий, сложным геологическим прошлым Печорского бассейна.

Материалы монографии представляют интерес для биологов, зоологов, гидробиологов, ихтиологов, экологов, студентов и преподавателей высших учебных заведений.

Ответственный редактор А. А. ЕСТАФЬЕВ  
Рецензенты: М. В. ГЕЦЕН, Е. Н. МЕЛЕХИНА

**Shubina V. N. Caddis flies (Trichoptera) of the water bodies of the Pechora basin.** — Saint Petersburg: Nauka, 2012. — 183 p.

ISBN 978-5-02-037133-0

The literature data and the results of the own perennial studies (1958—2008) on the Trichoptera larvae from benthos and fish food of the water-bodies of the Pechora River basin were first summarized.

The work shows in what way different medium factors, including anthropogenic factors, affect species composition, quantitative characteristics, migration and distribution of the Trichoptera larvae in the Pechora River basin water-bodies. The book contains the data on the seasonal and interannual dynamics in number and biomass of the larvae in mountain rivers of the Northern Urals' western slope. The monograph includes the materials on exploitation of the larvae and pupae by different fish species as food components. The zoogeographical heterogeneity of caddis flies was found. It is affected by geographical position, nature conditions, and complex geological history of the Pechora River basin.

The monograph materials are interesting for the biologists, zoologists, hydrobiologists, ichthyologists, ecologists, students, and higher education lecturers.

© В. Н. Шубина, 2012

© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2012

© Редакционно-издательское оформление.

ISBN 978-5-02-037133-0

Издательство «Наука», 2012

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> . . . . .	9
<i>Глава 1. Общая характеристика объекта исследований</i> . . . . .	12
<i>Глава 2. Бассейн реки Печора (физико-географический очерк)</i> . . . . .	22
<i>Глава 3. История исследований ручейников в Печорском бассейне</i> . . . . .	44
<i>Глава 4. Материал и методы</i> . . . . .	48
<i>Глава 5. Ручейники лососевых рек Северного Урала</i> . . . . .	54
5.1. Личинки ручейников водотоков бассейна верхнего течения Печоры . . . . .	55
5.2. Личинки ручейников водотоков бассейна среднего течения Печоры . . . . .	61
5.3. Ручейники в бентосе и пище рыб водотоков Печоро-Ильчского государственного заповедника . . . . .	81
<i>Глава 6. Ручейники водоемов бассейна реки Уса (Приполярный Урал)</i> . . . . .	89
6.1. Личинки ручейников р. Уса . . . . .	89
6.2. Личинки ручейников левых притоков р. Уса — лососевых рек Приполярного Урала . . . . .	90
6.3. Влияние разработки россыпных месторождений золота на фауну ручейников р. Кожим . . . . .	100
6.4. Личинки ручейников правых тундровых притоков р. Уса . . . . .	102
<i>Глава 7. Ручейники среднего и нижнего течений Печоры и их равнинных притоков</i> . . . . .	104
7.1. Личинки ручейников магистрального русла среднего и нижнего течений Печоры . . . . .	104
7.2. Личинки ручейников равнинных притоков среднего и нижнего течений Печоры . . . . .	107
<i>Глава 8. Ручейники лососевых рек Тиманского края</i> . . . . .	110

8.1. Личинки ручейников в бентосе рек . . . . .	111
8.2. Ручейники в пище рыб . . . . .	120
<b>Глава 9. Ручейники озер Печорского бассейна . . . . .</b>	<b>134</b>
9.1. Личинки ручейников в бентосе пойменных озер . . . . .	134
9.2. Личинки ручейников в бентосе и пище рыб крупных озер Большеземельской тундры . . . . .	140
<b>Глава 10. Особенности трихонтерофауны горных и равнинных водоемов Печорского бассейна . . . . .</b>	<b>147</b>
10.1. Видовой состав и распределение личинок ручейников в водоемах бассейна р. Печора . . . . .	147
10.2. Зоогеографический анализ фауны ручейников . . . . .	155
10.3. Экологическая характеристика личинок ручейников в реках и озерах бассейна р. Печора . . . . .	159
10.4. Основные виды ручейников в водоемах Печорского бассейна . . . . .	164
<b>Заключение . . . . .</b>	<b>172</b>
<b>Литература . . . . .</b>	<b>177</b>

# CONTENTS

<b>Introduction</b> . . . . .	9
<i>Chapter 1. General characteristic of the study object</i> . . . . .	12
<i>Chapter 2. The Pechora River basin (physico-geographical review)</i> . . . . .	22
<i>Chapter 3. The state of knowledge on Trichoptera in the Pechora River basin</i> . . . . .	44
<i>Chapter 4. Material and methods</i> . . . . .	48
<i>Chapter 5. Trichoptera of the salmon rivers of Northern Ural</i> . . . . .	54
5.1. Trichoptera larvae of the water streams in the upper Pechora . . . . .	55
5.2. Trichoptera larvae of the water streams in the middle Pechora . . . . .	61
5.3. Trichoptera in benthos and fish food of the water streams in the Pechora-Ilych State Reserve . . . . .	81
<i>Chapter 6. Trichoptera of the Usa River basin water bodies (Pre-polar Ural)</i> . . . . .	89
6.1. Trichoptera larvae of the Usa river . . . . .	89
6.2. Trichoptera larvae of the left tributaries of the Usa river — salmon rivers of Pre-polar Ural . . . . .	90
6.3. The influence of placer gold mining on the Trichoptera fauna of the Kozhim river . . . . .	100
6.4. Trichoptera larvae of the right tributaries of the Usa river . . . . .	102
<i>Chapter 7. Trichoptera of the middle and low courses of the Pechora river and their plain tributaries</i> . . . . .	104
7.1. Trichoptera larvae of the main streams of the middle and low Pechora courses . . . . .	104
7.2. Trichoptera larvae of the plain tributaries of the middle and low Pechora courses . . . . .	107
<i>Chapter 8. Trichoptera of the salmon rivers of the Timan range</i> . . . . .	110
8.1. Trichoptera larvae in river benthos . . . . .	111
8.2. Trichoptera in fish food . . . . .	120



<i>Chapter 9. Trichoptera of the lakes of the Pechora River basin . . .</i>	134
9.1. Trichoptera larvae in benthos of floodplain lakes . . .	134
9.2. Trichoptera larvae in benthos and fish food of large lakes in the Bolshezemelskaya tundra . . . . .	140
<i>Chapter 10. The specificity of the Trichoptera fauna in mountain and plain water bodies of the Pechora River basin . . .</i>	147
10.1. Species composition and distribution of Trichoptera larvae in water bodies of the Pechora River basin . . .	147
10.2. Zoogeographical analysis of Trichoptera . . . . .	155
10.3. Ecological characterization of Trichoptera larvae in rivers and lakes of the Pechora River basin . . . . .	159
10.4. The main Trichoptera species in the Pechora River basin water-bodies . . . . .	164
<b>Conclusion . . . . .</b>	172
<b>References . . . . .</b>	177

## ВВЕДЕНИЕ

Фауна водоемов бассейна крупной северной европейской реки Печора издавна привлекает отечественных и зарубежных специалистов своей специфичностью, особенностями эволюционного развития, связанными со сложной геологической историей и географическим положением Печорского бассейна (Жадин, 1950; Thielenapp, 1950). Инвентаризация фауны, которая на современном этапе считается важнейшей задачей экологии (Чернов, 2004), дает ценный материал для решения вопросов зоогеографии и обсуждения истории формирования населения региона, для общего познания структуры и динамики естественных биоценозов рек и озер. С 60-х годов двадцатого столетия в Печорском бассейне, богатым биологическими и минеральными ресурсами, водоемы интенсивно вовлекаются в хозяйственную деятельность, что приводит к изменению их гидрологического и гидрохимического режимов, нарушению структуры водных экосистем, условий их нормального функционирования, обеднению видового разнообразия (Шубина, 2006а).

Одно из обязательных условий изучения состояния и охраны экосистемы водоемов — установление видового состава гидробионтов, без которого биологические наблюдения любого характера малоэффективны (Бродский, 1976). Необходимость видового определения фауны наиболее очевидна при исследованиях, «поставленных для того, чтобы более полно отразить состояние водной экосистемы в данный момент и получить объективные материалы, по которым ... спустя многие годы, можно будет обнаружить долговременные изменения под влиянием природных и антропогенных факторов» (Винберг, 1977, с. 4). Видовой состав водной фауны зависит от географического положения и типологических особенностей водоема: морфометрии, стадии развития, особенностей гидрологического и гидрохимического режимов, т. е. от лимнологического типа водоема и его изменений (Жадин, 1950), а также обусловлен и геологическим прошлым территории.

Принимая во внимание давний интерес биогеографов к бассейну р. Печора (Holdhaus, 1954), недостаточную изученность видово-

го состава водных животных Северо-Востока европейской части России (Зверева, 1969), автором большое внимание было уделено определению видового состава донных беспозвоночных, в том числе и ручейников, водоемов Севера (Шубина, 2006а). В водотоках бассейна р. Печора широко распространены личинки ручейников, они входят в число постоянных и важнейших гидробионтов в пресноводной фауне, играют значительную роль в трансформации вещества и энергии, определяют продуктивность водоемов (Зверева, 1969; Шубина, 2006а). Личинки и куколки ручейников составляют существенную часть кормовой базы многих видов рыб Печорского бассейна, а именно: молоди атлантического лосося *Salmo salar* (Linnaeus, 1758), сига-пыжьяна *Goregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1758), пеляди *Coregonus peled* (Gmelin, 1758), хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), окуня *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), ерша *Acerina cernua* (Linnaeus, 1758) и др. (Кучина, 1962; Соловкина, 1962; Шубина, Мартынов, 1977 и др.). Взрослые ручейники — важная часть энтомофауны рек Печорского бассейна: здесь, в прибрежных участках, они создают основной ее фон.

В экологических исследованиях ручейники, прекрасные биоиндикаторы среды, заключают в себе обширную информацию о состоянии бентосного сообщества, о реальной ситуации или потенциальной возможности ухудшения качества воды в результате антропогенного воздействия. При загрязнении среды они чутко реагируют на общую экологическую обстановку, сигнализируют о начале самых ранних стадий процесса деградации экосистемы.

В настоящей монографии обобщены литературные сведения и результаты собственных многолетних (1958—2008 гг.) исследований личинок ручейников из бентоса и пищи рыб многочисленных рек и озер бассейна р. Печора. В работе выполнена идентификация видов ручейников из различных типов водоемов, проведена их инвентаризация и систематизация и показано, что особенности географического положения, многообразие природных условий, сложное геологическое прошлое Печорского бассейна определяют гетерогенность фауны этого древнего отряда насекомых. Выявлены закономерности распределения личинок ручейников в зависимости от природных и антропогенных факторов водной среды. Приводятся сведения о сезонной и межгодовой динамике видового разнообразия, численности и биомассы личинок ручейников в горных реках западного склона Северного Урала. В монографию включены материалы по миграциям этих гидробионтов, по использованию личинок и куколок в пищу разными видами рыб, прежде всего наиболее массовыми представителями ихтиофауны Печорского бассейна.

Автор приносит глубокую благодарность коллегам по работе: Ю. А. Постникову, Ю. П. Шубину, М. И. Черезовой, В. И. Пономареву, А. Б. Захарову и О. А. Лоскутовой за помощь при сборе гид-

робиологического и ихтиологического материалов, искренне признателен В. И. Пономареву за предоставленные фотографии и Н. П. Соколовой за техническую помощь в оформлении монографии. Автор выражает сердечную признательность ответственному редактору монографии, доктору биологических наук А. А. Естафьеву за научное редактирование рукописи, за ценные советы и замечания по улучшению работы.

## ГЛАВА 1

### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы представлены на основании литературного обзора ряда публикаций (Мартынов, 1934; Жадин, Герд, 1961; Лепнева, 1964; Качалова, 1972; Корноухова, 1999; Биологический энциклопедический словарь, 1986, и др.).

**Ручейники**, власокрылые или волосистокрылые (*Trichoptera*), — древний отряд насекомых, обособившийся в пермский период палеозойской эры (Мартынов, 1938). За долгий срок своего существования этот отряд прошел сложный эволюционный путь, связанный с формированием материков и длительными многообразными изменениями гидрографической сети суши (Лепнева, 1964). Ручейники относятся к отряду насекомых с полным превращением, имеют стадию личинки, куколки и имаго. Большая часть их жизни (от яйца до куколки) проходит в водной среде, взрослые насекомые (имаго) — чисто наземные, держатся близ воды на берегу среди растительности и под камнями, неподалеку от водоемов, где проходило их развитие. Обычно ручейники известны не столько в имагинальной, сколько в личиночной стадии. Эволюционируя дивергентно в процессе освоения все новых и новых мест жизни, ручейники в своей личиночной фазе заселили широчайший круг водоемов: от больших озер и мощных рек до прудов и горных ручьев, приспособившись к жизни на различных биотопах текучих и стоячих вод суши (Жадин, Герд, 1961; Лепнева, 1964).

В текучих водах ручейники занимают второе после двукрылых место по числу видов и разнообразию экологических адаптаций. В состав отряда наряду с видами строго экологически специализированными, приуроченными к узкому кругу биотопов, входят значительные группы видов экологически пластичных, обитающих в довольно изменчивых и далеко не однородных условиях среды. Населяя различные типы водоемов, личинки ручейников обычно требовательны к определенным условиям жизни. Они любят стабильные твердые грунты с моховыми и водорослевыми обрастаниями, текучие чистые воды, насыщенные кислородом, очень чувствительны к повышенному содержанию органических веществ в воде. Большинство ручейников — олигосапробы и живут только в

чистой воде, лишь немногие виды — мезосапробы, обитают в слабозагрязненных водоемах (Черчесова, 2004; Шубина, 2006а).

В бентосе крупных озер ручейники занимают подчиненное положение, поселяясь в основном в литоральной зоне, где в условиях прибойного побережья обилие кислорода в воде обеспечивается динамикой водной массы. В небольших озерах личинки ручейников чаще отсутствуют.

Тело **личинок ручейников** червеобразно вытянуто или несколько уплощено и расчленено на голову, грудь и брюшко, имеет три пары ног и обычно трахейные жабры. На конце брюшка находится пара крючковидных придатков, которые представляют характерный признак отряда ручейников. Длина личинок колеблется от 2—3 до 50—60 мм (Лепнева, 1964). Среди личинок ручейников различают два типа. Одни виды живут свободно или строят из выделяемых шелкоподобных нитей ловчие сети и держатся в трубчатом их начале. Как правило, эти виды не сооружают чехликов-домиков, имея для удержания на течении мощные прицепки (рис. 1).

Личинки большинства видов ручейников обитают в домиках и, едва проклюнувшись из яйца, принимаются за его строительство. Они — лучшие «архитекторы» в мире гидроэнтомофауны, их домики отличаются изумительной тонкостью и мастерством исполнения и поражают причудливостью форм и своей конструкцией (Качалова, 1972). Для постройки домиков личинки используют са-

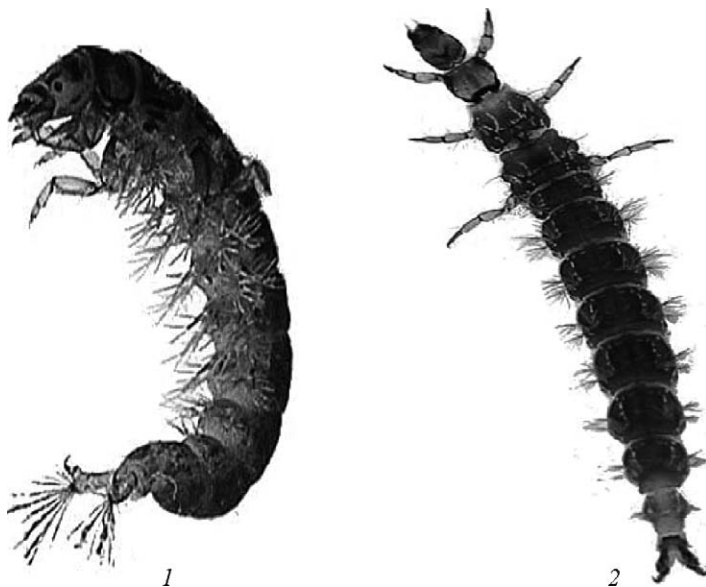
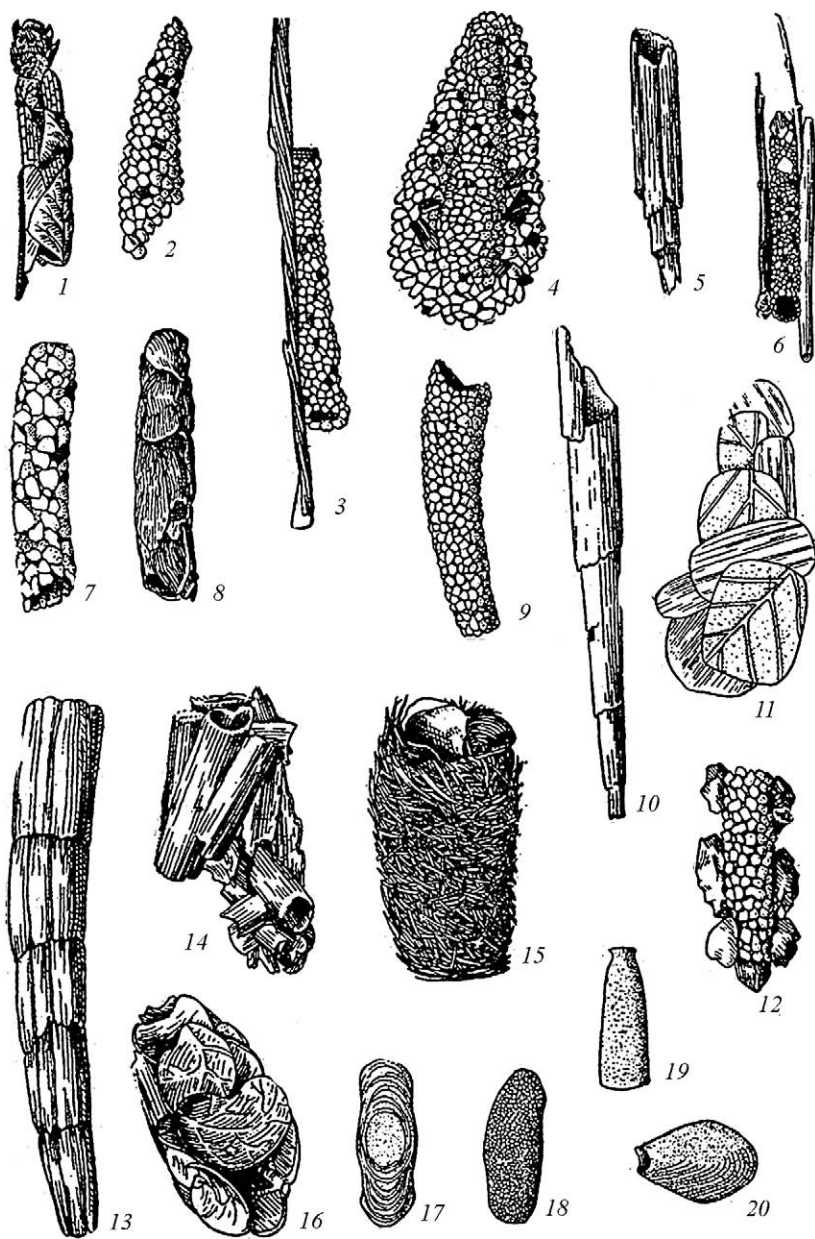


Рис 1. Свободно живущие личинки ручейников родов *Hydropsyche* (1) и *Rhyacophila* (2) ([www.troutnut.com](http://www.troutnut.com)).



мый различный растительный и минеральный материал: хвою, стебли и семена водных растений, палочки, водоросли, раковины погибших мелких моллюсков, песчинки, частицы гравия, мелкие камешки (рис. 2). Есть домики ручейников, целиком состоящие из секрета.

Домики различаются и по укладке составных частей. Архитектура (спиральное или кольцевое расположение хвои, или тип расположения раковин, или изогнутые песчаные домики) служит характерным видовым признаком ручейников. Внешний вид домика явно носит покровительственный характер. В домике помещается личинка и для нее он служит надежным убежищем: в случае опасности личинка вся втягивается в домик, закрывает головной капсулой входное отверстие. К тому же это убежище, построенное из материалов окружающей обстановки, хорошо замаскировано среди прочих подводных предметов и как бы копирует их. Личинка строит домик с помощью шелковистых выделений прядильных желез и по мере роста надстраивает его спереди. Рост личинки происходит путем линьки: старая шкурка сбрасывается, и, пока не затвердеет новая, происходит рост. Линек в течение личиночной фазы бывает 4 или реже 5—6, общее число личиночных стадий обычно 5, реже 6—7 (Лепнева, 1964). Продолжительность стадии личинки ручейника составляет не менее года, у некоторых видов на севере и дольше (до 3 лет).

Личинки ручейников дышат кислородом, растворенным в воде. На ранних стадиях развития они поглощают кислород тонким кожистым покровом всей поверхностью тела, позднее у большинства форм развиваются органы дыхания — трахейные жабры, при этом сохраняется и кожный способ дыхания.

Личинки ручейников — бентосные животные, медленно ходят или ползают, реже бегают по грунту водоема или по поверхности растений и предметов, находящихся на дне. Движение совершается с различной быстротой и ловкостью у свободно живущих и жи-

---

Рис. 2. Чехлики-домики личинок ручейников (по: Мамаев, 1972, с. 48, 52): 1 — ручейник лунный (*Limnephilus lunatus*); 2 — атрипсодес вырезной (*Athripsodes excisus*); 3 — призрачник лазурный (*Mystacides azurea*); 4 — щитконосец ушельный (*Molanna angustata*); 5 — ручейник мельчайший (*Grammotaulius atomarius*); 6 — анаболия (*Anabolia soror*); 7 — ручейник речной (*Potamophylax latipennis (stellatus)*); 8 — ручейник-строитель (*Halesus interpunctatus*); 9 — ручейник двуточечный (*Limnephilus bipunctatus*); 10 — ручейник северный (*Limnephilus borealis*); 11 — ручейник шершавый (*Nemotaulius punctatolineatus*); 12 — гера волосистая (*Goera pilosa*); 13 — семблис красивый (*Semblis phalaenoides*); 14 — ручейник ромбический (*Limnephilus rhombicus*); 15 — ручейник глазчатый (*Limnephilus stigma*); 16 — ручейник черноголовый (*Limnephilus nigriceps*); 17 — нитеедка многоточечная (*Agraylea multipunctata*); 18 — пухотел (*Hydroptila femoralis*); 19 — кувшинник (*Oxyethira distinctella*); 20 — власотел пластинчатый (*Ithytrichia lamellaris*).



вущих в переносных домиках. Открыто живущие личинки благодаря сильным и подвижным грудным ногам ловко и быстро бегают по поверхности дна. Личинки, живущие в домиках, ползают по дну водоема, волооча за собой чехлик: так они ищут пищу и строительный материал для надстройки домика. Способность к плаванию у взрослых личинок — явление редкое, однако молодым, только что вышедшим из яйца, она широко свойственна. Молодые личинки некоторое время удерживаются в воде во взвешенном состоянии или медленно активно передвигаются при помощи слабых движений брюшка. По выходе из яйцевой кладки личинки не скапливаются многими сотнями в одном и том же месте, а распространяются по всему водоему. У некоторых видов, лишенных домика, способность к плаванию сохраняется в течение всей личиночной жизни. Однако в сравнении с другими амфибиотическими насекомыми (поденками, веснянками) личинки ручейников старших возрастов слабо вовлекаются в дрейф. Если качество грунта удовлетворяет потребностям личинок, то они остаются на одном месте. В противном случае они активно передвигаются в поисках подходящего субстрата. Летом личинки мигрируют на небольшие расстояния. Лишь сильные дожди, нарушающие водный режим реки, приводят к возрастанию их миграций. Наибольшее количество и биомасса ручейников в дрейфе донных беспозвоночных установлены в периоды весеннего паводка и осеннего половодья, когда ухудшаются условия существования (повышаются мутность и уровень воды). В случае загрязнения среды, вызванного последствиями хозяйственной деятельности, даже летом наблюдается резкий снос личинок ручейников вниз по течению реки (Шубина, 2006а).

Для своего питания личинки используют трофическую базу в виде разнообразных источников органического вещества. Большая часть видов питается растительной пищей, разлагающимся детритом, населенным водорослями, грибами и бактериями. Взрослые личинки прожорливы и могут съесть за сутки количество пищи, равное массе собственного тела, молодые — даже несколько больше. Есть также всеядные и хищные личинки. Открыто живущие личинки — преимущественно хищники: они сооружают неподвижно прикрепленные к водным растениям, камням и другим подводным предметам постройки в виде воронковидных, мешкообразных ловчих сетей и камер, сплетенных из тонких паутинных нитей, расположенных широким отверстием против течения (рис. 3). Ловчие сети личинок задерживают пищу, состоящую из мельчайших организмов планктона, мелких личинок поденок, хирономид, ракообразных, водорослей, мхов, растительного детрита. Когда паутинная сеть слишком загрязняется, личинка покидает ее и строит новую.

Закончив свое развитие, взрослая личинка ручейника начинает готовиться к окукливанию: она уже не ест, заползает в укромное, пригодное для окукливания место и приступает к устройству кукольного домика или переделывает и укрепляет личиночный, где

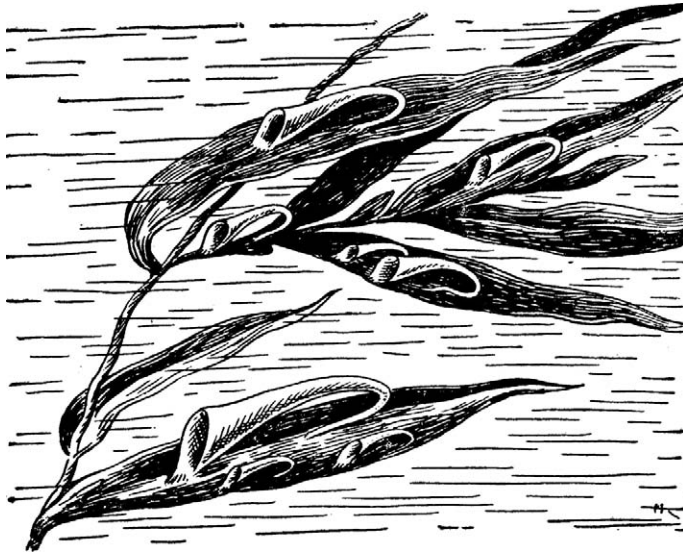


Рис. 3. Ловчие сети ручейников рода нейреклипса на листьях рдестов (по: Жадин, Герд, 1961, с. 91).

проходит линька на куколку. Продолжительность жизни куколки у ручейников составляет от 7 до 28 дней или несколько дольше (Лепнева, 1964).

**Куколка** совершенно непохожа на личинку и имеет своеобразный вид (рис. 4).

Куколки всех видов ручейников находятся в неподвижных, плотно приклеенных к субстрату домиках-пещерках, которые закрыты с обеих сторон ситовидной крышечкой, пропускающей необходимую для дыхания куколки воду. Куколки не питаются, обладают значительной активностью, совершая разнообразные движения внутри домика. Куколка открытая, у которой придатки головы и груди лежат свободно, будучи причленены к телу лишь своими основаниями, имеет длинные прижатые к телу ноги, хорошо различимые усики, зачатки крыльев, большие глаза и огромные жвалы. При помощи жвал созревшая куколка, перед превращением в имаго, прогрызает защитную крышечку чехлика, покидает домик и, гребя ножками, всплывает вверх, где в течение нескольких минут после освобождения из чехлика плавает по поверхности воды и добирается до берега. Выйдя из воды, она некоторое время ползает по земле или по торчащему из воды предмету, а затем успокаивается и обсыхает, готовясь к линьке. Насекомое сбрасывает куколочную шкурку, расправляет крылья, которые вскоре приобретают характерные для данного вида рисунок и окраску, и взлетает. Момент появления имаго не строго фиксирован для каждого вида:

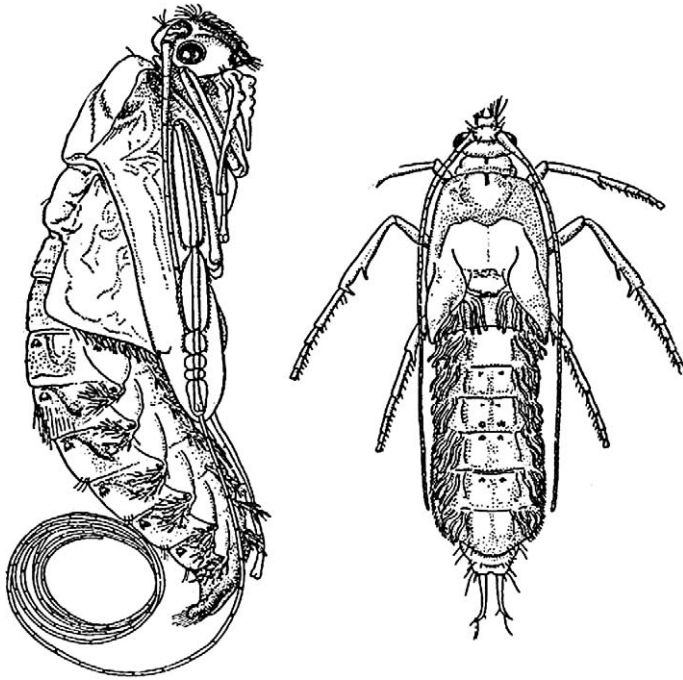


Рис. 4. Куколки ручейников (по: Лепнева, 1964, с. 87).

он сильно варьирует в зависимости от климатических условий весны и лета текущего года, а также от микроклимата станции (Мартынов, 1934).

**Взрослые (имаго) ручейники** — невзрачные, малозаметные, обычно бурые, серые или коричневатые насекомые различной величины: длина их тела составляет от 2 мм до 6 см (Станек, 1977). Тело имаго разделено на три отдела: голову, грудь и брюшко, имеется три пары членистых ног. На голове располагаются органы чувств — нитевидные усики, глаза, ротовые органы. Взрослый ручейник почти или совсем не питается: его ротовой аппарат приспособлен только для слизывания влаги. В покое у взрослых ручейников длинные усики соединены вместе, вытянуты вперед; две пары хорошо развитых перепончатых крыльев сложены крышеобразно на спине и сплошь покрыты волосками (рис. 5), поэтому этот отряд насекомых и называют власокрыльями.

Взрослые насекомые держатся близ водоемов, где живут их личинки. Днем они прячутся на растениях или под камнями, в скрытых местах, в щелях. Обычно летать они начинают в сумерках, перед заходом солнца, описывая круги низко над самой поверхностью воды, некоторые виды даже скользят по воде на длинных тонких ногах (Жадин, Герд, 1961). После совокупления (рис. 6)



Рис. 5. Взрослый (имаго) ручейник из рода лимнефилов (*Limnephilus*) (<http://zoorex.baikal.ru/pictures/amphybiont/Limnephilus.jpg>).



Рис. 6. Спаривание ручейников  
(по: Бассейн реки Малый Паток: дикая природа, 2007, с. 180).

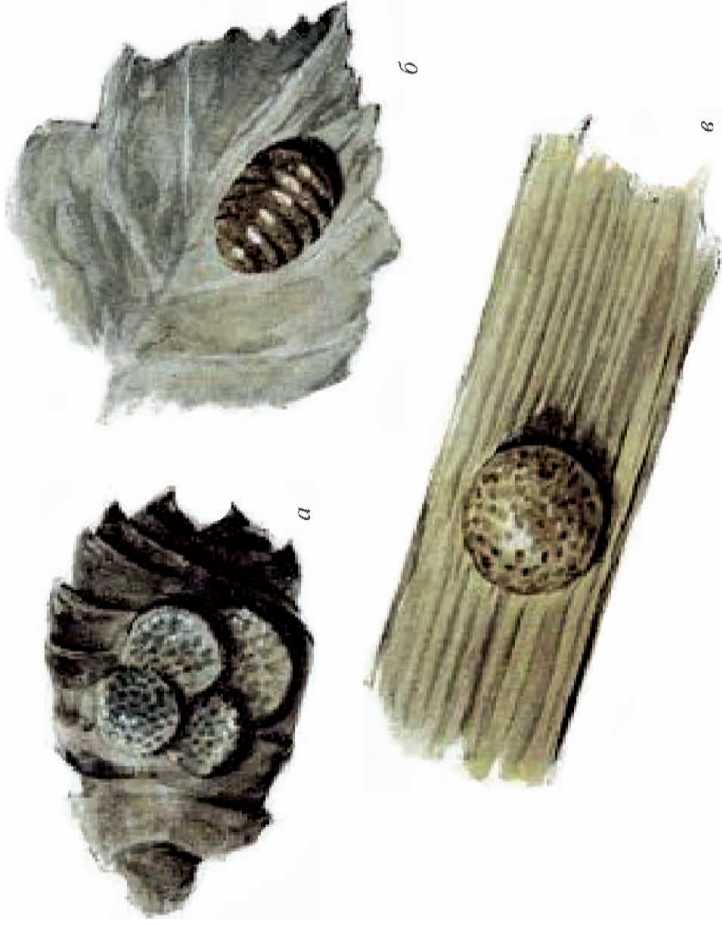


Рис. 7. Яйцекладки ручейников родов: а — *Micraseta*, б — *Netotaitilus*, в — *Limnerphilus* (по: Качалова, 1972, рис. XXV).

самки ручейников вскоре приступают к откладке яиц. Они входят в воду, проплывают некоторое расстояние и прикрепляют кладку яиц иногда на довольно значительную глубину (до 1.5 м) к подводным растениям, камням и т.п. Некоторые виды ручейников выбрасывают свою кладку прямо в воду, другие — для откладки яиц спускаются в воду. Жизнь взрослой формы недолговечна (обычно около недели), и после откладки яиц ручейник вскоре гибнет.

Имаго откладывают яйца целыми кучками (группами), склеенными слизистым или желеподобным выделением. Кладки яиц ручейников имеют разнообразную форму (рис. 7).

Чаще всего кладка имеет вид шаровидного или продолговатого слизистого комочка; реже встречаются кладки в виде студенистой круглой пластинки со спиральным расположением яиц или круглого слизистого шнура, имеющего вид баранки, где яйца погружены в слизистую массу правильными поперечными кольцами. В кладке от 300 до 1000 яиц. Яйца ручейников не крупные (0.1—0.5 мм).

Развитие в яйце до появления молоди личинок продолжается около трех недель. Личинки живут различное время. Вылет имаго происходит в разное время у разных видов. В северных широтах все виды имеют одну генерацию, т. е. взрослые особи выходят в один довольно растянутый период (Мартынов, 1934).

## ГЛАВА 2

### БАССЕЙН РЕКИ ПЕЧОРА (ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК)

Северная река Печора по длине (1814 км) занимает шестое место среди рек Европы (Зверева и др., 1953), относится к бассейну Баренцева моря. Северной и южной границами бассейна Печоры служат широты соответственно  $68^{\circ}18'$  и  $61^{\circ}27'$  с. ш., западной и восточной границами — долготы  $48^{\circ}38'$  и  $66^{\circ}16'$  в. д. Обширная и разнообразная в географическом отношении территория Печорского бассейна расположена в подзоне средней, северной и частично крайне северной тайги, по мере приближения к северу и северо-востоку тайга сменяется лесотундрой и далее — тундрой; таежная зона занимает большую часть территории.

Для Печорского бассейна характерна хорошо развитая речная сеть, представленная многочисленными реками, речками, ручьями, стекающими с Тиманского кряжа и западных склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала, а также реками, протекающими по Печорской низменности с многочисленными притоками и водоемами озерного типа. Большинство озер — пойменные, в период весеннего половодья заливаются речными водами, в остальные сезоны изолированы, не имеют стока либо связаны с руслом короткими и длинными протоками-висками\*. Район тундры включает множество озер и озерно-речных систем. Реки на своем пути вбирают воды притоков и пересекают разнообразные по рельефу, климату, растительности территории. В зависимости от объема поступающих вод и природных особенностей пересекаемых участков меняется характер реки: ширина и глубина ее русла, скорость течения, прозрачность воды, меняются условия обитания населения вод, что, естественно, будет влиять на живущих здесь беспозвоночных, в том числе и на ручейников.

Печорский бассейн охватывает области с разнообразным рельефом: Тиманский кряж (Тиман), западные склоны Уральского хребта (Урал) и Печорскую низменность, развитие которых протекало

---

\* В монографии применяются следующие местные названия: «курьи» — закосья и заливы рек и озер, «шары» — протоки русла, «вись» или «виски» — протоки между озерами поймы и рекой (Зверева, 1962).

в разных условиях (Варсанофьева, 1953). Наиболее высокая часть бассейна расположена на восточной его окраине и представлена западными склонами Северного, Приполярного и Полярного Урала, включающими две геоморфологические области: горную полосу Уральского хребта и область западной увалистой полосы. Горная полоса Урала — наиболее возвышенная часть территории Северо-Востока европейской части России, служит водоразделом между бассейнами европейской р. Печора и азиатской р. Обь. В области горной полосы намечается ряд меридионально вытянутых хребтов со средними высотами на Северном, Приполярном и Полярном Урале 800—900, 1300—1400 и 800—1200 м над ур. м. соответственно. Наивысшая точка Уральского хребта — гора Народная (Приполярный Урал) — достигает 1894 м. В геологическом строении горного Урала участвуют коренные породы кембрийского и частично докембрийского возраста. Область западной увалистой полосы сложена в основном из дислоцированных палеозойских пород (Варсанофьева, 1932). На значительном протяжении ее поверхность представляет собой волнисто-увалистую равнину с уровнем высот 300—400 м, с развитием карстовых форм рельефа. Вследствие значительных высот на Урале создаются своеобразные гидрологические условия, характерные для горных и предгорных стран. Накопление мощных запасов снега зимой и повышенная норма летних осадков определяют многоводность рек, которые имеют большое падение, долины их глубоко врезаны, течение быстрое.

Западный водораздел бассейна Печоры — Тиманский кряж. Он отличается от горной полосы Урала значительно меньшими высотами и меньшей врезанностью долин водотоков. Преобладающая его высота — 200—250 м (Зеккель, 1963), наивысшая точка (487,4 м) находится в верховье р. Светлая (приток Печорской Пижмы). Тиман подразделяется на Северный, Средний и Южный (Варламов, 1953). По сравнению с Уральским хребтом Тиманский кряж — более древнее, сильно разрушенное, складчатое горное сооружение (Исаченко, 1964), сложенное в основном палеозойскими породами. Местами здесь выступает протерозойский фундамент, и в гидрологические процессы вовлекаются древние и более глубокие геологические структуры. Коренной рельеф закрыт толщей четвертичных отложений. Тиманский кряж ориентирован перпендикулярно господствующим зимним ветрам. Это обстоятельство благоприятствует накоплению снега и соответственно повышает водоносность рек, берущих начало на Тимане.

Между Тиманским кряжем и Уральским хребтом располагается Печорская низменность, простирающаяся на севере до Баренцева моря, абсолютные высоты которой редко достигают 200 м. Река Печора здесь течет в основном в меридиональном направлении вдоль западных склонов Урала. Преобладающая часть бассейна Печоры относится к области Печорской низменности, с плоским,



местами слабо всхолмленным рельефом. Наибольшие высоты наблюдаются по восточным окраинам в области предгорий Урала. По геологическому строению Печорская низменность представляет собой область, где коренные породы погребены под четвертичными отложениями и лишь местами выходят на поверхность. Фундамент Печорской низменности сложен из горизонтальных и слабо дислоцированных пермских пород. Печорская низменность разделяется р. Уса, крупным притоком Печоры, и широтным коленом р. Печора (от с. Усть-Уса до с. Усть-Цильма) на две части. К югу от широтных отрезков рек Печора и Уса протянулась Печорская равнина. Северную часть низменности занимает Большеземельская тундра, а район, расположенный между Северным Тиманом и низовьем р. Печора, известен под названием Малоземельской тундры (Варламов, 1953).

Рельеф восточной части Большеземельской тундры представляет собой полого-холмистую равнину с высотой отдельных холмов разной ориентировки до 50—60 м, примыкающую к Печорской низменности и ограниченную с востока Уралом, с запада — Тиманом (Голдина, 1972). Абсолютные высоты местности не превышают 220 м (Власова, 1976). В геологическом строении территории принимают участие породы пермского возраста и четвертичные отложения, в основании которых лежит морена предпоследнего оледенения (Станкевич, 1962). Восточная часть Большеземельской тундры относится к эрозионным районам, сложившимся главным образом в межледниковую эпоху после отступления бореальной трансгрессии моря, когда сформировалась гидрографическая сеть (Зверева, 1966). Вопрос о происхождении озер восточной части Большеземельской тундры до последнего времени остается дискуссионным (Власова, 1976).

Гидрографическая сеть восточной части Большеземельской тундры густа. Здесь к числу рек бассейна Печоры относятся р. Уса и ее притоки: Адзьва, Большая Роговая, Сейда. Бассейн р. Уса включает значительную часть Большеземельской тундры, восточная часть которой выделяется наличием крупных озерно-речных систем: Вашуткинская (бассейн р. Адзьва), Падимейская (бассейн р. Большая Роговая, кроме оз. Малый Падимей, не входящего в состав бассейна Печоры) и Харбейская (бассейн р. Сейда). В окружении крупных озер имеется множество сообщающихся малых озер и озерно-речных систем (Зверева и др., 1970). Три крупные системы глубоководных озер представляют собой остаточные водоемы из серии крупных межледниковых озер, существовавших различное время вдоль западного Приуралья. О. С. Зверевой (1966) Вашуткинская система озер рассматривается как реликтовая, сохранившаяся до наших дней на месте самого северного из приуральских озер.

Климат Печорского бассейна, в его северо-восточной части, вследствие положения в относительно высоких широтах и уда-

ленности от Атлантического океана характеризуется значительной суровостью и континентальностью. Северное положение исследованной территории обуславливает относительно малый приток солнечной энергии, определяющий тепловой баланс. Зима продолжается до семи месяцев, лето длится 2—2.5 мес. Однако положение бассейна Печоры в высоких широтах создает в летний период благоприятные световые условия — длинный день. В результате за летний сезон территория получает значительное количество суммарной радиации, мало отличающееся от получаемого поверхностью земли в центральных районах европейской части России (Баранов, 1954). Высокий уровень солнечной радиации в определенной степени компенсирует малую продолжительность вегетационного периода. Водное питание р. Печора смешанное и осуществляется за счет снеговых, дождевых, поверхностных болотных и грунтовых вод. В бассейне Печоры наиболее распространены реки с преимущественным снеговым питанием. Доля снегового питания в общем годовом стоке составляет до 70 % на севере и 60 % в южных и центральных районах бассейна (Власова, 1988). Этот тип питания характеризуется высоким весенним половодьем и низким уровнем воды в зимнюю межень. Водотоки, протекающие в условиях предгорной и горной зон Урала и Тимана, получают питание за счет таяния снеговых отложений, расположенных на различных высотах (вплоть до 400 м над ур. м. на Тимане и до 1000—1500 м на Урале). Для рек этих территорий характерно замедленное таяние снега, обусловленное тем, что отдельные вертикальные зоны снегонакопления в речных бассейнах последовательно включаются в сток. Благодаря этому реки Урала и Тимана получают снеговое питание не только в течение весеннего половодья, но и в летний период. Зимнее питание формируется в основном за счет грунтовой составляющей. Видную роль в зимнем питании играет и гидрогеологический фактор (сильная изрезанность рельефа, выходы подземных вод, малая мощность четвертичных отложений, трещиноватость коренных пород).

Характерная особенность поверхностных вод Печорского бассейна, расположенных в зоне избыточного увлажнения, — низкая минерализация (до 100—150 мг/л), относящаяся к гидрокарбонатному классу группы кальция. Минерализация вод в среднем течении Печоры, где сказывается влияние высокоминерализованных грунтовых вод, заметно выше, чем в верхнем и нижнем течениях реки. Озера долины р. Печора имеют невысокую минерализацию воды. Различия в географии районов бассейна накладывают ряд специфических черт на состав вод.

В питании тиманских рек в сравнении с уральскими значительную роль играют грунтовые воды коренных известковых пород, которые обуславливают повышенную минерализацию (200—800 мг/л). Характер минерализации вод преимущественно гидро-

карбонатно-кальциевый. Однако ряд тиманских рек имеет воды с высоким содержанием сульфатов или хлоридов. На территории Тиманского края находятся также реки или их участки, для которых, как и для рек западного склона Северного и Приполярного Урала, характерна низкая минерализация воды (до 100 мг/л).

В питании глубоководных озер восточной части Большеземельской тундры грунтовые воды коренных пород играют большую роль. В результате в некоторых из них это обуславливает несвойственный для данной зоны гидрокарбонатно-натриевый состав вод. Для небольших ледниковых озер тундры характерна низкая минерализация воды — до 100 мг/л (Зверева и др., 1970).

Химический состав вод большинства водоемов Печорского бассейна свидетельствует о хорошем природном качестве: высокая насыщенность кислородом (свыше 100 %), слабощелочная реакция среды — 7.0—8.4, низкое природное содержание органических веществ и свободной углекислоты (Власова, 1988).

Река Печора — главная водная артерия Северо-Востока европейской части, сложная, весьма своеобразная река.\* Существует несколько систем деления этой реки на верхнее, среднее и нижнее течения, предлагавшихся различными исследователями: гидрологами, гидробиологами, геологами, геоботаниками. Мы придерживаемся деления, предложенного гидробиологом О. С. Зверевой (1969) с учетом исторических, гидрографических и гидробиологических особенностей долины и русла Печоры. К верхнему течению реки она отнесла участок от истока до впадения р. Волосница (протяженностью 234 км), к среднему — р. Волосница до устья р. Уса (825 км) и к нижнему — от устья р. Уса до впадения р. Печора в Баренцево море (755 км).

**Верхнее течение Печоры.** Истоки лежат на склонах Северного Урала между горными хребтами Енгиле-Сяхль и Печор-Я-Тальях-Сяхль на высоте 676 м над уровнем моря. На протяжении 174 км — от истока до впадения р. Унья — р. Печора пересекает две геоморфологические области: горную полосу Уральского хребта и область увалов западного склона Урала. Ниже впадения р. Унья река протекает по территории Печорской равнины. Выделенные участки различаются по геологическому строению долины, характеру русла и особенностям придаточных водоемов.

Участок скалистой пармы (рис. 8) расположен от впадения р. Большая Порожня до Собинской пармы. Уклоны дна по продольному профилю здесь значительны — 2.43 м/км, течение быстрое, в верхней части участка достигает 2.2 м/с (Зверева, 1969). Грунт галечно-валунный, гравий и пески на дне редки, в местах пересечения увалов из воды выступают большие валуны. Глубина реки в межень на плесах доходит до 1.5—2.0 м, но встречаются ямы до

---

\* Названия рек и озер в монографии даны в соответствии с картами «Атласа Коми АССР» (1964).



Рис. 8. Скалистые обнажения в верхнем течении Печоры (Северный Урал).  
Фото В. И. Пономарева.

10.0 м глубиной; на перекатах глубина от 0.2 до 1.5 м (Соловкина, 1963). На этом участке создаются однотипные заливы — «сиговые курии» (Никольский и др., 1947). Длина их до 300 м, глубина — 1.5—2.0 м. Сиговые курии обычно проточные в течение всего года, имеющие галечниковое, иногда слабо заиленное, дно, достаточно высокое содержание кислорода во всей толще воды.

Ниже по течению после пересечения р. Печора Собинской пармы начинается участок плитчатой пармы, переходный от увалистой полосы к Печорской равнине (Никольский и др., 1947). Здесь увеличиваются число и протяженность плесов, уменьшается количество перекатов, скорость течения — 0.8 м/с, ширина русла — 80—125 м, возрастает общая глубина. Дно реки галечно-валунное или плитчатое, у берегов нередко заиленное. Примеси песчано-гравийных отложений возрастают к нижнему концу участка, где грунт приобретает подвижность. Для плитчатой пармы характерны «щу-чьи курии» длиной 100—150 м, глубиной до 2 м. Дно курий сильно заилено, проточность их наблюдается только в период паводков; у дна этих курий иногда наблюдается недостаток кислорода. Как правило, они мельче сиговых курий и сильнее прогреваются (Никольский и др., 1947).

Приняв приток — р. Унья, р. Печора выходит на Печорскую равнину и постепенно утрачивает черты горной реки, приобретая равнинный характер. Длина участка — 60 км, ширина русла — до 200 м. Течение на этом отрезке спокойное (до 0.6 м/с), местами —

почти незаметное, продольный уклон — 0.2 м/км. Отложения дна разнообразны: галечные, валунно-галечные грунты, смешанные пески, гравий, у берегов иногда откладывается ил. Вниз по течению часто встречаются плесы до 5—6 м глубиной, на перекатах в межень глубина составляет 0.3—0.7 м (Зверева, 1955; Авдеев, 1964). Река в верховье свободна ото льда в среднем 169 дней (Авдеев, 1964). Минерализация воды этого участка реки в меженный период — 82 мг/л, ее характер гидрокарбонатно-кальциевый, рН воды — 7.0—7.7 (Соловкина, 1963). В летний период в русле реки на территории гор и предгорий температура воды колеблется от 13.8 до 16.5° (Шубина, Шубин, 2000), на территории Печорской равнины — от 17.0 до 19.2 °С (Власова, 1988).

Притоки р. Печора на участках горной полосы и западных увалов представлены сравнительно небольшими речками: Юргинская, Луговая, Выдырья, Малая Порожня, Большая Порожня, Шайтановка и др. и многочисленными ручьями. Большинство притоков имеет типичный горный характер. Крупный левый приток р. Печора — р. Унья длиной 170 км (Авдеев, 1964) — протекает в пределах горной полосы и западных предгорий Урала. Унья, еще не выработав профиль равновесия, многократно меняет свой характер в зависимости от петрографического состава тех пород, которые встречаются на ее пути. Притоки верхнего течения Печоры на территории Печорской равнины, например реки Волосница, Пожег, — типично равнинные.

В пойме верхнего течения Печоры имеется много курий и озер-стариц, остатки прежнего русла реки. Последние встречаются на равнинном отрезке реки. Форма стариц подковообразная, стадии развития самые различные — от недавно отшнуровавшихся, еще сохранивших связь с рекой, до древних, сильно заиленных, заросших и заболоченных. Озера в верхнем течении Печоры незначительны. На склонах Урала имеются небольшие каровые озера. В пойме р. Печора и в области Печорской равнины развиты озерастарицы площадью от 1 до 10 га.

**Среднее течение Печоры**, от впадения р. Волосница до устья р. Уса, имеет общее северное направление, параллельное главной оси Урала вдоль его западного склона. Здесь Печора постепенно утрачивает черты горной реки, приобретает равнинный характер (рис. 9) и к концу участка превращается в мощную равнинную реку, но уклоны дна переменны, что отражается и на меняющихся скоростях течения. Ширина русла реки в межень ниже устья р. Волосница — до 200 м, у с. Усть-Усы — до 1680 м, скорость течения на отдельных участках реки колеблется от 0.3 до 1.4 м/с, глубина на перекатах — от 0.3 до 0.7 м, на плесах — от 2 до 7.5 м (Зверева, 1969). Перекаты здесь мелко валунные или галечные, ниже с. Кожва — песчаные. На отдельных участках встречаются пороги, образованные коренными породами. Средняя скорость течения — 0.6 м/с.



Рис. 9. Среднее течение Печоры в районе с. Якша (Печорская равнина).  
Фото В. И. Пономарева.

Река Печора в среднем течении на значительном протяжении имеет каменистое дно, местами покрытое подвижными песчаными наносами, у берегов нередко отложения ила. Ниже пос. Кожва русло Печоры песчано-гравийное, начинают доминировать мощные песчаные грунты вплоть до впадения р. Уса.

О. С. Зверева (1969) выделяет четыре участка среднего течения Печоры: «Печорская труба», «Лебяжское колено», «Войские излу-чины» и Приусинский участок с островной поймой, весьма неоднородных по геологической истории, гидрографии и гидробиологии. Выделенные участки реки различаются не только по морфологии русла, но и по динамике руслового процесса, отражающейся на придонных условиях реки, характере его дна и отложений, степени подвижности наносов.

В разных пунктах реки минерализация воды среднего течения Печоры колебалась от 80 до 175 мг/л (Зверева, 1969). Характер минерализации — гидрокарбонатно-кальциевый. Реакция среды слабощелочная — 7.0—7.4, в прибрежных зарослях повышается до 8.4 (Власова, 1988). Река свободна ото льда от 131 до 184 дней, в среднем 157 дней в году.

Среднее течение Печоры принимает более 70 различных по величине притоков (Авдеев, 1964). Правобережные притоки, наибольшие из которых Илыч (длина 393 км), Вуктыл (180 км), Подчерье (165 км), Шугор (303 км), берущие начало на западном склоне Северного Урала, имеют сравнительно однообразные и типичные



Рис. 10. Верховье р. Подчерье (Северный Урал). Фото В. И. Пономарева.



Рис. 11. Порог на р. Щугор (Северный Урал). Фото В. И. Пономарева.

для горных рек черты (рис. 10, 11). Верхняя и средняя части бассейнов этих рек расположены на территории гор и в полосе увалов, нижняя часть лежит на Печорской равнине. Это — реки со сходными гидрохимическими и термическими условиями, с высокими скоростями течения, стабильными галечно-валунными грунтами, имеющими моховые и водорослевые обрастания, с четко выраженным чередованием плесов и перекатов (Шубина, 2006а).

В левобережной части бассейна среднего течения Печоры наблюдается сложное сочетание заболоченности территории с обнаженностью коренных пород древнего Тимана. Реку Печора в этих регионах питают многочисленные притоки, наиболее крупные из них — Северная Мыльва (протяженность 280 км), Велью (250 км), Лемью (250 км), Кожва (216 км). Они берут начало на низких водораздельных пространствах, на большем протяжении имеют равнинный характер, водосборы их нередко заболочены. Бассейны этих рек расположены на территории Печорской равнины с плоским и слабо всхолмленным рельефом, где наибольшая высота не превышает 150—200 м над ур. м. Дно рек песчаное, с небольшой примесью гравия, гальки, местами дно суглинистое, ближе к берегам — заиленное. В летнюю межень глубины на плесах — 1.0—2.0, на перекатах — 0.4—0.9 м.

Русло Северной Мыльвы характеризуется песчаным дном, значительной минерализацией вод (до 300 мг/л) за счет влияния высокоминерализованного притока Сойвы. Река Сойва (протяженность 150 км), прорезающая на большом протяжении Пермское плато Тимана, и верховья основного притока р. Велью — р. Нибель (90 км), связанные с отрогами Тимана, имеют выраженный предгорный характер с каменистыми грунтами.

Река Велью (протяженность 250 км) впадает в р. Печора с левой стороны на 1284 км от ее устья, начало берет на водоразделе с реками Ижма и Лемью, имеет песчано-галечные русло с включениями гравия, суглинка и камня, местами заросшее водной растительностью. В устье левого притока р. Печора — Лемью (длина 250 км), берущей начало на холмистом Ижмо-Печорском водоразделе на высоте 200 м, доминируют песчано-галечные грунты с моховыми обрастаниями. На устьевом участке левобережного притока р. Печора — равнинной р. Кожва (длина 216 км), вытекающей из болот Ижмо-Печорского междуречья, основу грунтов составляют пески с небольшой примесью гальки и гравия.

При общем сравнительно небольшом развитии озер в долине среднего течения Печоры (при исключении Приусинского участка островной поймы) отмечено их неравномерное распределение, обусловленное спецификой гидрографии района. В расширении долины Печоры, характерном для Лебяжского колена, слева от реки на разном от нее отдалении имеются два своеобразных глубоководных озера: оз. Большая Гудырья площадью около 90 га и глубиной до 37 м и оз. Лемты площадью 50 га и глубиной до 21 м (Зве-



рева, 1971). Редкие прирусловые озера среднего течения Печоры сильно эвтрофированы.

**Нижнее течение Печоры.** Водосбор нижнего течения Печоры занимает обширные северные районы Печорской равнины, захватывает склоны Приполярного и Полярного Урала, а также северо-восточную часть Тимана. В отличие от верхнего и среднего течений, которые считаются древними участками реки, нижнее течение Печоры, простираясь на обширной площади до района дельты, неоднократно подвергалось позднейшим оледенениям и морским трансгрессиям (Зверева, 1969; Гецен, 1973). Рельеф бассейна, за исключением его окраин, слабо всхолмленный, местами равнинный. Значительная часть бассейна р. Печора (северная и северо-восточная) лежит в области вечной мерзлоты (Зверева, 1955). Поверхность бассейна покрыта хвойными лесами, которые чередуются с крупными, преимущественно сфагновыми болотами. К северу леса сменяются редколесьем и переходят в лесотундру, на крайнем северо-востоке — в тундру. Приняв самый крупный приток р. Уса, Печора удваивает свой водосбор и становится мощной и полноводной рекой. Самые характерные отличия р. Печора в нижнем течении — это неустойчивость русла, широкая пойма, развитая на всем протяжении реки, и необозримые наносы песка. Русло Печоры здесь разбито многочисленными островами на рукава шириной 300—350 м и длиной до 10 км. Ширина русла колеблется от 650 до 2000 м. Глубины в период летней межени при среднем уровне воды на перекатах достигают 0,8—1,2 м, на плесах — до 10—15 м, имеются участки глубиной до 20 м. Особенность перекатов нижнего течения Печоры — их относительная глубина и ширина, мало отличающаяся от ширины плесовых участков (Зверева и др., 1953). Дно перекатов обычно песчаное, реже — галечное. На развитие органической жизни нижнего течения р. Печора влияют затяжной спад весенних вод, резкие колебания уровня воды, песчаное подвижное русло и суровый климат. Водные растения и беспозвоночные не способны закрепляться в реке на подвижном песчаном грунте, поэтому в нижнем течении Печоры они очень редко встречаются в русле, а поселяются в курьях, шарах (протоках) и озерах.

В нижнем течении на протяжении 130—140 км от устья (от с. Оксина) р. Печора находится в зоне влияния приливной волны, ее ширина вблизи устья достигает 45 км. Здесь она образует широкую дельту (рис. 12) с многочисленными рукавами, протоками и большим количеством низменных заболоченных островов, некоторые из них имеют длину 15—20 км. Течение реки спокойное, в меженный период в пределах 0,3—0,6 м/с, в период весеннего подъема воды скорость течения увеличивается до 0,9—1,4 м/с (Корнилова, 1970). Примерно такая же скорость течения и выше по реке (Авдеев, 1964). Река свободна ото льда от 122 до 180 дней, в среднем 151 день. Минерализация воды в нижнем течении Печоры изменялась в пределах от 63 до 152 мг/л (Власова, 1988). Наиболее



Рис. 12. Дельта реки Печора. Фото В. И. Пономарева.

высокие ее величины зафиксированы на участках, где сказывается влияние морской воды во время прилива. Наименьшие значения минерализации воды приходится на весенний период, максимальные — на зимний. Ионный состав воды нижнего течения Печоры карбонатно-кальциевый, типичный для р. Печора, в устьевой ее части за счет поступления морской воды он становится хлоридно-натриевым, рН изменяется от 7.1 до 7.5 с преобладанием величины 7.1—7.2. Температура воды в июле колеблется в разных пунктах реки от 15.3 до 19.5 °С.

Река Печора в нижнем течении не представляет единого потока. Благодаря развитой пойме и наносам песка она образует сложную сеть курий, шаров и многочисленных пойменных водоемов, среди которых преобладают старицы и остаточные межгрядные озера. Многие из шаров при меженном уровне с верхнего конца разобщаются с рекой, течение в них ослабевает, дно несколько заиливается. В большинстве своем шары по размерам, ширине и глубине русла значительны, длина их достигает 10 и более километров. Печора в нижнем течении принимает 45 притоков. Наиболее крупные правые притоки: уральская р. Уса (длина 667 км от истока р. Большая Уса) и тундровая (Большеземельская тундра) р. Лая (280 км); левые тиманские притоки: р. Ижма (512 км), р. Печорская Пижма (389 км), р. Цильма (363 км). Реку Печора в нижнем течении питают и многочисленные сравнительно небольшие притоки, протекающие по Печорской низменности. Среди них нами исследованы: левый приток — р. Енва, правые притоки — реки Низева и Сосья

(длиной до 130 км, глубиной на плесах до 1.5 м, на перекатах — до 0.5 м с доминирующим галечно-песчаным грунтом).

Река *Уса* — главный приток р. Печора как по площади бассейна (97 410 км<sup>2</sup>) и длине, так и по абсолютной водоносности, берет начало на западных склонах Полярного Урала и впадает в р. Печора у с. Усть-Уса. Водосборная площадь р. Уса составляет почти 1/3 бассейна р. Печора и занимает в климатическом отношении наиболее суровую северо-восточную часть Республики Коми и часть территории Ненецкого автономного округа. Бассейн р. Уса включает предгорные и горные области Полярного и Приполярного Урала, северо-восточную часть Печорской равнины и значительную часть Большеземельской тундры, ограничен с востока хребтом Урала, с севера — Большеземельским водоразделом.

Р. Уса образуется в верховье при слиянии горных рек Большая и Малая Уса, которые берут начало с западного склона Полярного Урала. Ее основной исток — р. Большая Уса длиной 101 км — вытекает из небольшого озера на высоте 680 м над ур. м. Приняв многочисленные притоки, Большая Уса становится полноводной горной рекой с большим уклоном падения, с порогами и перекатами. Река Малая Уса, длиной 85 км, берет начало из оз. Усва-ты, лежащего на высоте 233 м над ур. м. Долина р. Малая Уса — широкая, местами заболоченная, в пойме встречается много озер.

Река Уса от места слияния рек Малой и Большой Усы — типично горная. Однако горный облик она имеет только на первых 100 км, ниже находится в полосе увалов западного склона Урала. Перед впадением притока Лемва р. Уса выходит из полосы увалов и вступает в область Печорской равнины. Равнинность рельефа на ее дальнейшем пути нарушается лишь отрогом Урала — хребтом «Адак» (гряда Чернышева), который пересекает река ниже устья р. Косью. Близ устья р. Лемва ширина русла Усы достигает 250—650 м, а ниже ее впадения русло Усы расширяется почти вдвое. Глубина русла от р. Лемва до впадения р. Косью изменяется от 0.6 до 3.0 м. Ниже гряды Чернышева р. Уса становится мощной, спокойной, с широкой долиной (до 20 км) и хорошо развитой поймой. Ширина русла в устье р. Уса — 900—1000 м. До впадения в Печору средняя глубина р. Уса в период летней межени равна 2.5 м, максимальная — 10 м, на перекатах глубины составляют 1.0—1.6 м. Подобно большинству крупных североευропейских рек Уса имеет сложный характер русла, обусловленный различиями геологической деятельности реки, пересекающей на своем пути ряд геолого-геоморфологических районов, различающихся по степени выраженности эрозии, условиями гидрогеологии и химизма вод (Зверева, 1962).

Более 200 средних и малых рек образуют систему притоков р. Уса, составляющую около одной трети бассейна Печоры. Характер этих рек разнообразен (Власова, 1962). Неоднородностью рельефа правой и левой частей бассейна Усы объясняются существен-



Рис. 13. Озеро, из которого берет начало р. Войвож (Приполярный Урал).  
Фото А. А. Естафьева.

ные различия между многочисленными левобережными и правобережными притоками (Зверева, 1962).

Главнейшие из левых притоков Усы — реки Лемва, Косью, Большая Сыня. Истоки этих рек находятся в горной области Приполярного Урала, верхнее и частично среднее течения носят типичный горный характер: порожистые каменистые русла, быстрый ток воды, скалистые берега. В районе увалистой полосы и Усинской равнины они приобретают равнинный характер: отличаются широкими долинами, хорошо развитой поймой (притоки, курьи, пойменные озера), аккумулятивными условиями русла, местами высокой заиленностью грунта. Гидрологический режим, условия питания левых притоков имеют много общих черт, минерализация их вод невысокая.

Река Лемва длиной 220 км — самый северный из значительных левых притоков р. Уса, берет начало с западных склонов Урала, а в среднем и в нижнем течениях пересекает лесистую, иногда заболоченную местность.

Река Большая Сыня образуется слиянием двух небольших водотоков Войвож и Лунвож, собирающих воды с Саблинского хребта. Основным истоком р. Большая Сыня считается р. Войвож, которая берет начало из небольшого карового озерка (рис. 13). Длина р. Большая Сыня от истока р. Войвож составляет 300 км. Для р. Большая Сыня характерны высокие скорости течения, стабильный галечно-валунный грунт. Верховья р. Большая Сыня восходят к склонам

горы Сабля, а среднее и нижнее течения расположены в местности, занятой заболоченным лесом.

Крупный, многоводный левый приток Усы — р. Косью длиной 297 км впадает на 206-м километре от устья Усы. Основная водосборная площадь бассейна Косью находится в самой возвышенной части Приполярного Урала, где отдельные вершины его хребтов превышают 1800 м. Чередование продольных участков долин с поперечными — характерная особенность рек бассейна Косью, многие из которых (верховья Кожима, а также все его левые притоки) текут в широких древних тектонических долинах, заполненных ледниковыми отложениями. Наиболее крупные притоки р. Косью — реки Вангыр и Кожим.

Основной исток р. Косью вытекает из небольшого карового озера на склоне горы Народной на высоте 1030 м над ур. м. До впадения р. Вангыр Косью имеет горный характер, для нее типичны пороги и перекаты, ширина реки до 80—90 м. Ниже устья р. Вангыр Косью выходит из горной зоны: течение ее остается высоким, но пороги исчезают, для нее здесь типичны многочисленные валунно-галечные, мелкие перекаты. До впадения р. Кожим Косью в значительной мере испытывает влияние горной части реки. После впадения р. Кожим ширина русла р. Косью достигает 500—600 м, она становится полноводной рекой со средней скоростью течения 0.5—0.6 м/с, местами значительной глубиной — до 5—7 м, но чаще до 3 м. В отложениях дна песчаные и каменисто-галечниковые грунты. Характер реки равнинный.

Крупный и водоносный левый приток Косью — р. Вангыр (длина 112 км) — собирает воды с возвышенной части западного склона Исследовательского кряжа и хребта Курсамбай. Вангыр в верхнем течении — типично горная река, только в верховьях она течет спокойно в низких болотистых берегах, поросших ельником. Для горного участка реки характерны большие глубины, высокая скорость течения, галечный грунт, с наличием возвышающихся над поверхностью воды крупных валунов. В среднем течении и до впадения в р. Косью Вангыр имеет предгорный характер, сохраняя значительные скорости течения и галечное дно.

Река Кожим (длина 220 км) — наиболее крупный приток первого порядка Косью и третьего порядка Печоры, берет начало на западном склоне Народо-Итьинского кряжа на высоте 960 м над ур. м. и течет в слабо разработанной долине. Бассейн этой реки расположен в пределах наиболее высоко поднятой части Приполярного Урала, его рельеф близок к высокогорному типу. Почти на всем протяжении Кожим представляет собой типично горную реку с порожистым руслом, быстрым течением (1.0—3.0 м/с) и продолжающейся глубинной эрозией, русло р. Кожим изобилует порогами и перекатами (рис. 14). Лишь возле устья Кожим входит в пределы Печорской впадины. Притоки р. Кожим (Балбанью, Лембико-ю, Дурная, Сывью и др.) имеют горный характер, поро-



Рис. 14. Река Кожим в районе впадения р. Сывью (Приполярный Урал).  
Фото В. И. Пономарева.

жисты. В р. Кожим и ее притоках доминируют валунно-галечные грунты.

Участки бассейнов верхнего и среднего течений р. Кожим с 80-х годов прошлого столетия испытывают мощное влияние хозяйственной деятельности. Проводимые в бассейне р. Кожим разработки россыпных месторождений ведут к изменению естественного режима этой реки и ее притоков в результате разрушения и размыва берегов, залповых сбросов в реку сточных вод из отстойников. На участках рек с нарушенным ландшафтом на коренных грунтах побережья аккумулируются значительные песчано-глинистые и илисто-песчаные наносы, увеличивается концентрация взвешенных веществ в воде. Устойчивые проявления аккумуляции песчаных наносов зафиксированы непосредственно на участке разработки россыпных месторождений общей протяженностью 40—50 км. Осаждение илистых и пылевых фракций происходит и за пределами указанного района, включительно до устья реки и даже ниже по течению — до р. Косью, куда впадает р. Кожим. Создается определенная угроза сохранению водных экосистем бассейна р. Кожим, поскольку их состояние находится в прямой зависимости от состояния площади водосбора. Установлено негативное влияние последствий разработок россыпных месторождений на донное население верхнего и среднего течений р. Кожим и ее притоков (Шубина, 2006а).

В правой части бассейна р. Уса рельеф до самых окраин плоско-увалисто-холмистый, значительные пространства занимают за-

болоченные низины. Большинство правых притоков (Колва, Адзьва и др.) берет начало из озер и болот Большеземельской тундры и характеризуется слабо выработанными долинами, порожистыми руслами при слабой изрезанности береговой линии и почти полным отсутствием поймы, эрозионными условиями в русле, слабой заиленностью грунта, непостоянством гидрологического режима. Лишь в низовьях долины этих рек расширяются, отличаясь заболоченной поверхностью и обилием озер, расположенных на надпойменной террасе и иногда на коренных берегах (Попова, 1962).

Тундровая р. Колва — наиболее значительный правый приток Усы, берет начало из нескольких небольших озер, расположенных на южных склонах Большеземельской гряды, и впадает в р. Уса в 23.4 км от ее устья. Общая протяженность реки равна 387 км (Зверева, 1955), профиль дна не выработан. Характер р. Колва на всем протяжении равнинный, средние меженные скорости течения — 0.3—0.7 м/с, средняя ширина русла — от 110 до 300 м, дно реки преимущественно песчаное с примесью гравия и гальки, местами заиленное. Высокая степень заболоченности бассейна и преимущественно поверхностное питание обуславливают слабую минерализацию вод р. Колва, повышенное содержание органических кислот, углекислоты и железа (Попова, 1962). Для реки характерны очень непродолжительный меженный период и преобладание сравнительно низких температур воды даже в летнее время.

Река Уса вследствие различий ландшафта отдельных частей бассейна относится к рекам «сложного характера» с комбинированным водным режимом. Преимущественное питание р. Уса и ее притоков — снеговое (80 %). Относительная межень держится с середины июля до конца августа, в этот период наблюдаются в реке максимальные температуры воды (до 23 °С). Под воздействием снежников Урала в летне-осенний период температура воды в левых (уральских) притоках ниже, чем в р. Уса, а в р. Уса ниже, чем в ее правых притоках и в р. Печора. Газовый режим в р. Уса и ее притоках благоприятный; рН воды щелочной, чаще всего 7.5—7.7 (Власова, 1962).

**Крупные левые притоки нижнего течения р. Печора: Цильма, Печорская Пижма, Ижма** — реки древнего полуразрушенного Тиманского кряжа. В сравнении с водотоками западного склона Северного и Приполярного Урала они имеют более спокойное течение, их грунт состоит из мелких валунов и галечника, нередко покрытых песчано-гравийными и песчаными наносами, у берегов заиленными; местами дно выстлано обломками глинистых плиток или большими сплошными плитами из кристаллических пород. Для этих рек типичны обильные заросли высших цветковых водных растений и мощные моховые обрастания валунно-галечных грунтов. Воды тиманских рек в сравнении с уральскими теплее. Среднемесячная температура воды в реках Северного Урала в период открытой воды равна 7.8 °С (в летнюю межень —

13.8 °С), в реках Приполярного Урала — 6.9 °С (в летнюю межень — 12.8 °С), в реках Тиманского кряжа — 8.7 °С (в летнюю межень — 14.6 °С).

Река *Цильма* (длина 363 км) — левый приток р. Печора, впадает в нее на 413-м километре от устья (Авдеев, 1964). Она берет начало на Северном Тимане на склонах Косминского Камня. Половина площади бассейна реки находится в области Тиманского кряжа и его предгорий. В верхнем и среднем течениях р. Цильма имеет горный характер. Ширина ее здесь достигает 70 м, глубина — не более 1.0 м, русло извилистое, на отдельных участках каменистое и порожистое, с быстрым течением.

Нижнее течение р. Цильма расположено на территории Печорской равнины, где река имеет равнинный характер: скорость течения в летнюю межень — 0.2—0.5 м/с, глубина на плесах в межень — 1.5—2.5 м, на перекатах — 0.3—0.5 м. Исследован участок нижнего течения реки — в 6 км ниже впадения р. Мыла. Глубина р. Цильма здесь была 0.7—1.1 м, ширина — до 200 м, скорость течения — 0.35 м/с, грунт галечно-валунный с намывами песка.

Из притоков р. Цильма изучены р. Мыла с притоком Каменный Валас, реки Тобыш, Нонбур и Уса. Река Мыла — крупный правый приток Цильмы, ее протяженность — 150 км, ширина — до 50 м, глубины на исследованном участке — 0.5—0.8 м, грунт галечно-валунный, в прибрежье заиленный, скорость течения — 0.6—0.8 м/с. Река Каменный Валас (длина 48 км), левый приток р. Мыла, в районе исследований — в устье — имела ширину 7 м, глубину — 0.53 м и скорость течения 0.1 м/с, грунт — галечно-валунный. В устье р. Тобыш (длина 300 км), левого притока р. Цильма, ширина русла — 30 м, глубина — до 1.0 м, скорость течения — 0.3—0.4 м/с, грунт валунный с наилком и песком. Реки Нонбур и Уса — правые притоки р. Цильма, длиной 90 и 80 км соответственно, шириной в устье — 20—25 м.

Река *Печорская Пижма* впадает в р. Печора с левой стороны на 419-м километре от устья. Общая протяженность р. Печорская Пижма составляет 389 км, она вытекает из Ямозера, расположенного на Тимане на высоте 149 м над ур. м. Более половины площади бассейна Печорской Пижмы (истоки, верхнее и среднее течения, многие притоки) находится в области Среднего Тимана. В нижнем течении река протекает по Печорской равнине. По рельефу местности и общему характеру течения р. Печорская Пижма делится на два участка: первый — от истока до дер. Верховская, второй — ниже дер. Верховская и до устья (Авдеев, 1964).

На первом участке Печорская Пижма течет в узкой горной долине. Ширина ее русла — 40—180 м, грунт преимущественно галечно-валунный или представлен обломками известковых плит, в прибрежье среди зарослей заиленный. Река имеет много порогов и перекатов; ее плесы сравнительно неглубокие, с ровным дном и замедленным течением. Приняв большой приток — р. Светлая, Пе-



чорская Пижма становится широкой и многоводной рекой. Русло ее преимущественно галечное, ближе к берегам — песчаное; ширина реки здесь — 100—200 м. Ниже устья р. Умба р. Печорская Пижма вновь врезается в Тиманский кряж. Именно здесь сконцентрировано большинство крупных порогов и отмечены самые глубокие ямы — до 7 м глубиной. Дно порогов, перекатов и плесов валунное или выстлано сплошными плитами из кристаллических пород. На дне ям скапливается песок, на больших глубинах ям образуется наилот на песке.

На втором участке, ниже дер. Верховская, р. Печорская Пижма выходит на равнину и течет в северном направлении до устья. Хотя основа русла по-прежнему каменистая, прибрежные отмели и берега сложены в значительной степени из песка. На этом участке ширина реки — 85—300 м, глубины достигают 4.0—6.0 м, скорость течения в летнюю межень — 0.32—0.49 м/с (Зверева, 1955). В низовье Печорской Пижмы русло неустойчивое, преобладает песчано-гравийный подвижный грунт.

Река *Ижма*, наибольший левый приток нижнего течения р. Печора, впадает в нее на 454-м километре от устья. Общая длина р. Ижма — 512 км (Авдеев, 1964). Большая часть бассейна Ижмы (площадь водосбора 32 600 км<sup>2</sup>) представляет собой плоскую или слабо увалистую равнину. Возвышенности до 300 м наблюдаются в верховьях правых притоков — Айюва и Собысь, и в южной части бассейна — у отрогов Тимана. Реку делят на три участка: верхний — от истока до впадения р. Ухта; средний — от впадения р. Ухта до дер. Картаель и нижний — от дер. Картаель до устья. Гидробиологические исследования проведены в бассейне верхнего течения реки и частично — среднего, где р. Ижма и ее притоки протекают по Тиманскому кряжу и его отрогам.

В верхнем течении, на первых 70 км, Ижма представляет собой небольшую извилистую речку шириной до 12 м, со значительными уклонами — 1.3 м/км. Ниже дер. Крутая р. Ижма расширяется до 20 м и врезается в коренные породы. На этом отрезке реки часто встречаются пороги и каменистые перекиды, уклоны здесь составляют 0.6—0.9 м/км. Приняв приток Черь Ижемская, р. Ижма расширяется до 50 м и течет среди высоких крутых берегов. Река местами порожистая, скорость течения достигает 1.5 м/с. Ниже устья р. Розь ширина р. Ижма доходит до 100 м, глубина — до 2 м. На этом отрезке реки грунт галечно-валунный, галечно-гравийный с большой примесью песка, дно реки часто выстлано каменистыми плитами с наносами валунов, гальки, гравия и песка.

В районе г. Сосногорск характер берегов р. Ижма меняется: бортовые террасы, сопровождающие р. Ижма, исчезают, река врезается в восточные предгорья Тиманского кряжа (Чернышев, 1915). Грунт на этом отрезке реки песчано-гравийный и галечно-валунный с примесью песка, глубина реки достигает 3 м и более, ширина реки до 180 м, скорость течения до 1.3 м/с.



Рис. 15. Река Ижма ниже впадения р. Ухта (Тиманский кряж).  
Фото В. И. Пономарева.

Основные притоки верхнего течения р. Ижма: Черь Ижемская, Леккем, Айюва, Седью, Ухта. Наиболее полно исследованы два притока: Седью и Ухта. Река Седью (длина 180 км) — левый приток р. Ижма, впадает в нее на 341-м километре от устья, образуется слиянием двух рек — Пость и Вежавож. Доминируют в р. Седью и ее притоках галечно-валунные грунты, в летнюю межень глубина в реках на стрежне не превышает 1.0 м, скорость течения — 1.0—1.9 м/с.

Река Ухта (длина 199 км) — крупный приток р. Ижма. В верхнем течении река протекает в районе Верхневымской гряды Тиманского кряжа. Для р. Ухта характерны высокие скорости течения — 0.7—1.63 м/с, доминирует в русле галечно-валунный грунт, в прибрежье — слабо заиленный. На коренных каменистых грунтах отдельных участков реки имеются намывы песка, местами дно выстлано обломками глинистых плиток или большими сплошными плитами из характерных для реки кристаллических пород.

Приняв р. Ухта, Ижма в среднем течении становится большой, многоводной рекой, ее ширина здесь увеличивается до 250 м, русло реки сложено песчано-гравийными грунтами с примесью гальки. Гидробиологические исследования выполнены на участке среднего течения р. Ижма (рис. 15) от впадения р. Ухта до впадения р. Сюзью. Глубина реки в прибрежье здесь достигала 1.8 м, ско-



Рис. 16. Харбейские озера, Большеземельская тундра.  
Фото В. И. Пономарева.

рость течения — 1.6 м/с, грунт — песок, гравий, галька, валуны, заиленный плитняк.

Исследованные притоки среднего течения р. Ижма: Кедва (длина 50 км), Белая Кедва (93 км), Черная Кедва (90 км), Белый Эшмес (80 км), Сюзью (140 км) — формируются на территории отрогов Тиманского кряжа и обладают типичными чертами горных рек. Здесь доминируют галечно-валунные грунты с небольшими песчаными наносами, речное дно на отдельных участках выстлано каменными плитами, скорость течения достигает 0.7—1.5 м/с, глубина — до 2.0 м, ширина рек — 25—100 м.

**Озерно-речные системы восточной части Большеземельской тундры: Вашуткины озера, Падимейские и Харбейские озера** — расположены в зоне сплошного распространения толщи мерзлотных пород (Зверева и др., 1970).

Для сурового континентального климата этого региона тундры характерна амплитуда температурных колебаний, превышающая 80 °С. Общность физико-географических условий (суровый климат, наличие вечномёрзлых толщ, избыточное увлажнение, специфика тундровых почв) обуславливает весьма однородный гидрологический режим и химический состав вод крупных озёр. Для них характерны низкая температура, высокое насыщение кислородом, низкая (до 100 мг/л) минерализация, преимущественно с гидрокарбонатно-кальциевым составом ионов, незначительное содержание соединений биогенных элементов азота, фосфора и органических

веществ, слабощелочной рН — 7.2—8.0, высокая (4.5—9.0 м по диску Секки) прозрачность воды в летний период (Голдина, 1972; Сидоров, Власова, 1978). Наряду с зональными чертами в гидрохимии тундровых озер имеются особенности, обусловленные проявлением локальных физико-географических факторов: повышение минерализации в придонном горизонте отдельных глубоководных озер до 202 мг/л и отклонения в составе важнейших ионов. Почвенный и растительный покровы тундры в районе этих озер неоднородны, характер их меняется в зависимости от подстилающих пород, рельефа, экспозиции склонов, степени увлажнения (Зверева и др., 1966).

Климатические условия определяют кратковременность периода открытой воды на озерах, который длится около трех месяцев. Особенности термического режима отдельных озер определяются различием их морфологии. На глубоководных озерах летом хорошо выражена термическая стратификация, для мелководных озер характерен значительно менее устойчивый термический режим. Температура в поверхностном слое воды в летний период (июль—август) в системе Вашуткиных озер колебалась в пределах 4.1—16.6 °С, Харбейской системы — 12—16 °С, Падимейской — 10.6—17.6 °С (Голдина, 1972). Наибольшие глубины имеют Вашуткины (максимальная — до 40 м, средняя — 1.3—7.0 м) и Падимейские озера (максимальная — до 57.0 м, средняя — 3.0—13.7 м), более мелководны (максимальная глубина до 17.2 м, средняя — 1.8—4.6 м) Харбейские озера (рис. 16). Основные грунты в литорали крупных озер Большеземельской тундры галечно-валунные, местами песчаные, на небольших глубинах заиленные; в бухтах поверх галечников встречаются отложения ила или песчано-гравийные наносы с минеральным наилком. В профундали и сублиторали крупных озер преобладают различные по характеру илы. Дно небольших по величине тундровых озер покрыто илом и заиленными песками (Зверева, 1966).

## ГЛАВА 3

# ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ РУЧЕЙНИКОВ В ПЕЧОРСКОМ БАССЕЙНЕ

Первые сведения о фауне ручейников Печорского бассейна находим в сводной работе А. В. Мартынова (1924), в которой он указывал *имаго* *Rhyacophila obliterata* McL., *Dicosmoecus palatus* McL. и *Chaetopteryx obscurata* McL. (цит. по: Лепнева, 1953). Данные по водным фазам ручейников, роли личинок ручейников в бентосе и в питании рыб в водоемах бассейна верхнего течения Печоры (за исключением горной части) и ее притока р. Илыч представлены в работе Г. В. Никольского и его соавторов (1947). Личинки ручейников в этих реках — постоянная группа бентоса, составляют значительный удельный вес в общей биомассе донного населения (до 50.7 %) и служат важным объектом питания молоди семги, хариуса и сига. В этой работе дана характеристика распределения личинок ручейников по грунтам, по элементам русла верхнего течения Печоры на участках скалистой и плитчатой пармы западных предгорий Северного Урала и в пределах Печорской равнины. Личинки ручейников из водоемов бассейна верхнего течения Печоры определены только до рода. Здесь обитают представители родов *Ecnomus*, *Hydropsyche*, *Brachycentrus*, *Leptocera*, *Phryganea*, *Holostomus*. На перекатах доминируют личинки *Brachycentrus* и *Leptocera*, на плесах — *Psychomyia*, *Ecnomus*, *Macronema*, *Brachycentrus*. В пище хариуса выявлены личинки ручейников из семи родов (*Leptocera*, *Brachycentrus*, *Ecnomus*, *Phryganea*, *Hydroptila*, *Agapetus*, *Hydropsyche*) при доминировании *Brachycentrus* и *Leptocera*. Определение ручейников из бентоса горных притоков верхнего течения Печоры добавило род *Arctopsyche*. В придаточных водоемах, в Волосницкой старице и озере Тимино, установлены личинки ручейников *Ecnomus* и *Phryganea*.

Видовой состав *личинок* ручейников из водоемов Печорского бассейна впервые получен в результате их идентификации из 19 проб бентоса, собранных сотрудниками Коми филиала АН СССР (ныне Коми научный центр УрО РАН) в среднем и нижнем течениях Печоры в 1943—1945 гг., из небольших качественных сборов ручейников, выполненных геологом Н. Н. Иорданским в 1925—1927 гг. в русле верхнего течения Печоры (от верховий до

с. Троицко-Печорск), в р. Илыч и его притоках (Лепнева, 1953). Помимо этого С. Г. Лепнева (1953) в работе привела видовые определения личинок из сборов, произведенных в 1905, 1906, 1910 гг. А. В. Журавским в бассейне нижней Печоры (реки Уса, Косью, Адзьва и др.), из единичных сборов Н. А. Кулика из р. Хоседаю, притоке р. Адзьва (сборы 1908 г.), и Г. Д. Рихтера — из р. Шапкина (сборы 1921 г.), хранящихся в коллекциях Зоологического института РАН, а также включила в эту статью видовое определение единственной личинки ручейника, собранной А. М. Поповым в 1924 г. в окрестностях Печорского лимана, и результаты видовой обработки небольших сборов ручейников А. С. Мончадского летом 1946 г. в низовье бассейна Печоры, в пределах тундрового плато. Большинство вышеперечисленных материалов представлено личиночной фазой. В статье С. Г. Лепневой (1953) приводятся определения и имаго ручейников. Всего указывается 25 видов ручейников (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Видовой состав ручейников Печорского бассейна  
(по литературным источникам)**

Видовой состав	С. Г. Лепнева (1953)	Э. И. Попова (1962)	Э. И. Попова (1978)
<i>Rhyacophila nubila</i> Zett.	+	+	—
<i>R. obliterated</i> McL.	+	—	—
<i>Glossosomatinae</i>	—	+	—
<i>Oxyethira</i> sp.	—	+	—
<i>Hydroptila</i> sp.	—	+	—
<i>Agraylea multipunctata</i> Curt.	—	—	+
<i>Agraylea</i> sp.	—	+	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i> Kol.	+	+	—
<i>Hydropsyche (Ceratopsyche)* nevae</i> Kol.	+	+	—
<i>H. ornatula</i> McL.	+	—	—
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	+	+	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pict.	+	—	—
<i>Holocentropus picicornis</i> Steph.	—	—	+
<i>Cyrnus flavidus</i> McL.	—	+	—
<i>Agrypnia obsoleta</i> Hag.	+	—	—
<i>A. pagetana</i> Curt.	—	—	+
<i>A. picta</i> Kol.	—	—	+
<i>Agripnia</i> sp.	—	+	—
<i>Phryganea grandis</i> L.	—	+	—
<i>P. striata</i> L. ( <i>P. bipunctata</i> Retz.)	+	+	—
<i>Oligostomis reticulata</i> L.	—	—	+
<i>Dicosmoecus palatus</i> McL.	+	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Видовой состав	С. Г. Лепнева (1953)	Э. И. Попова (1962)	Э. И. Попова (1978)
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curt.	+	+	+
<i>Oligoplectrodes potanini</i> Mart.	—	—	+
<i>Micrasema gelidum</i> McL.	—	—	+
<i>Apatania crymophila</i> McL.	—	—	+
<i>A. majuscula</i> McL.	—	—	+
<i>A. stigmatella</i> Zett.	—	—	+
<i>Apatania</i> sp.	+	+	—
<i>Limnophilus bipunctatus</i> Curt.	+	—	+
<i>L. borealis</i> Zett.	+	—	—
<i>L. decipiens</i> Kol.	—	—	+
<i>L. flavicornis</i> Fabr.	—	—	+
<i>L. politus</i> McL.	+	—	—
<i>L. rhombicus</i> L.	—	+	—
<i>L. vittatus</i> Fabr.	—	—	+
<i>Grammotaulius atomarius</i> Fabr. ( <i>G. nigropunctatus</i> Retz.)	—	+	+
<i>Grammotaulius signatipennis</i> McL.	+	—	—
<i>G. sibiricus</i> McL.	+	—	—
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> Retz.	+	+	—
<i>Anabolia soror</i> McL. ( <i>A. laevis</i> Zett.)	+	+	+
<i>Phacopteryx brevipennis</i> Curt.	—	+	+
<i>Asynarchus lapponicus</i> Zett.	—	—	+
<i>Stenophylax stellatus</i> ( <i>Potamophylax latipennis</i> ) Curt.	+	—	+
<i>Halesus</i> sp.	—	+	—
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i> Mart.	—	—	+
<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> McL.	—	—	+
<i>Chaetopteryx</i> ( <i>Annitella</i> ) <i>obscurata</i> McL.	+	—	—
<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i> Stein	—	—	+
<i>Silo pallipes</i> Fbr.	+	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i> Fbr.	+	+	—
<i>Leptocerus</i> ( <i>Ceraclea</i> ) <i>annulicornis</i> Steph.	—	+	—
<i>L. fulvus</i> ( <i>Ceraclea fulva</i> ) Ramb.	—	+	—
<i>Mystacides azurea</i> L.	+	—	—
<i>M. longicornis</i> L.	—	+	+
<i>Oecetis ochracea</i> Curt.	—	—	+
<i>Notidobia ciliaris</i> L.	+	—	—
<i>Molannodes zelleri</i> McL. ( <i>M. tinctus</i> Zett.)	—	—	+

Примечание. «+» — вид зарегистрирован, «—» — вид не установлен. \* В скобках даны названия родов и видов по «Определителю пресноводных беспозвоночных России ...», 2001.

М. И. Владимирская (1957), проанализировав питание молоди семги в верховьях р. Печора, отмечает большое значение ручейников в пище рыб и в числе основных кормов приводит *Brachycentrus* sp., *Hydropsyche* sp., *Leptocerus* sp. В 1959 г. выходит статья А. А. Заболоцкого «Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги». В этой работе в нижнем течении Подчерема (р. Подчерье) автором установлены ручейники: *Rhyacophila* sp., *Hydroptila* sp., *Tinodes* sp., *Polycentropus* sp., *Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche* sp., *Molannodes zelleri*, *Anabolia* sp., *Halesus* sp., *Brachycentrus* sp., неопред. Leptoceridae и Sericostomatidae). Главная пища молоди семги и хариуса р. Подчерем — личинки рода *Hydropsyche* и семейства Leptoceridae.

Э. И. Попова (1962, 1978), определив личинок ручейников из р. Уса, ее притоков и озер, а также из озер Харбейской системы, принадлежащих бассейну р. Печора, добавила к списку С. Г. Лепневой 33 вида (табл. 1).

В работе Л. Н. Соловкиной (1964) «Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма» при оценке пищевых взаимоотношений рыб приведен видовой состав ручейников в пище рыб этой тиманской реки, включающий *Hydropsyche nevae*, *H. ornatula*, *Arctopsyche ladogensis*, *Lepidostoma hirtum*, *Brachycentrus subnubilus*, представителей рода *Leptocerus* sp. и подсемейства Glossosomatinae.

Отечественные научные экспедиции, которые носили разрозненный, рекогносцировочный характер, собрали небольшой материал по водной фауне в бассейне Печоры, давший приблизительное представление о водном населении региона. Это был начальный период регистрации и инвентаризации животного мира водоемов Печорского бассейна. Первая попытка обобщить данные по видовому составу личинок ручейников водоемов этого бассейна была предпринята О. С. Зверевой, которая считала, что состав ручейников, широко распространенных беспозвоночных в реках и озерах Печорского бассейна, полученный на основании гидробиологических и ихтиологических сборов, к сожалению, недостаточно изучен. В монографии «Особенности биологии главных рек Коми АССР» О. С. Зверева (1969) приводит список личинок ручейников для водоемов бассейна р. Печора, состоящий из 43 видов и форм. Более поздние исследования видового разнообразия ручейников из проб бентоса и пищевых проб рыб из Харбейских озер, принадлежащих бассейну Печоры, выполненные Э. И. Поповой (1978), дополнили этот список 13 видами. До наших исследований в фауне Печорского бассейна указывалось 58 видов и форм ручейников (табл. 1).



## ГЛАВА 4

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили результаты многолетних гидробиологических и ихтиологических исследований автора и сотрудников Лаборатории ихтиологии и гидробиологии Института биологии Коми научного центра УрО РАН, выполненных в 1958—2008 гг. на водоемах бассейна р. Печора (рис. 17). Отбор проб производился в русле главной реки в ее верхнем, среднем и нижнем течениях, в бассейнах наиболее крупных лососевых притоков первого порядка (длиной 165—389 км): реках Северного Урала (Унья, Илыч, Светлый Вуктыл, Подчерье, Щугор); в лососевых водотоках Приполярного Урала (Косью, Кожим, Вангыр, Лемва, Большая Сыня), Тиманского края (Ижма, Печорская Пижма, Цильма); в реках, берущих начало из болот и на холмах Ижмо-Печорского междуречья (Кожва, Северная Мылва, Лемью, Велью), в их притоках, курьях, пойменных озерах, в реках и озерах Большеземельской тундры. Объем собранного биологического материала составил 2800 проб бентоса, 700 проб дрефта и 5000 пищевых проб рыб. Первоначальная обработка этих сборов и видовое определение личинок ручейников из них выполнены автором.

В работе использованы коллекции личинок ручейников из 200 проб бентоса и дрефта беспозвоночных, взятых гидробиологами О. А. Лоскутовой и Ю. В. Лешко в водоемах дельты Печоры, в реках Колва, Большая и Малая Уса, Большой и Малый Паток и переданных автору для видового определения. В дополнение ко всем перечисленным сборам автором определены также личинки ручейников из проб бентоса, собранных в 1958, 1959, 1963—1966 гг. в водоемах бассейна среднего течения р. Печора (реках Сойва, Нибель, озерах Ивейты, Лемты) гидробиологами О. С. Зверевой и М. В. Гецен.

Для определения видового и количественного составов ручейников в бентосе и в кормовой базе рыб из водоемов Печорского бассейна, для обобщения и систематизации материалов автором проанализировано свыше 60 тыс. экземпляров личинок этих гидробионтов из 3.2 тыс. проб бентоса, 0.7 тыс. проб дрефта беспозвоночных и 5 тыс. пищевых проб рыб: сига-пыжьяна, европейского ха-

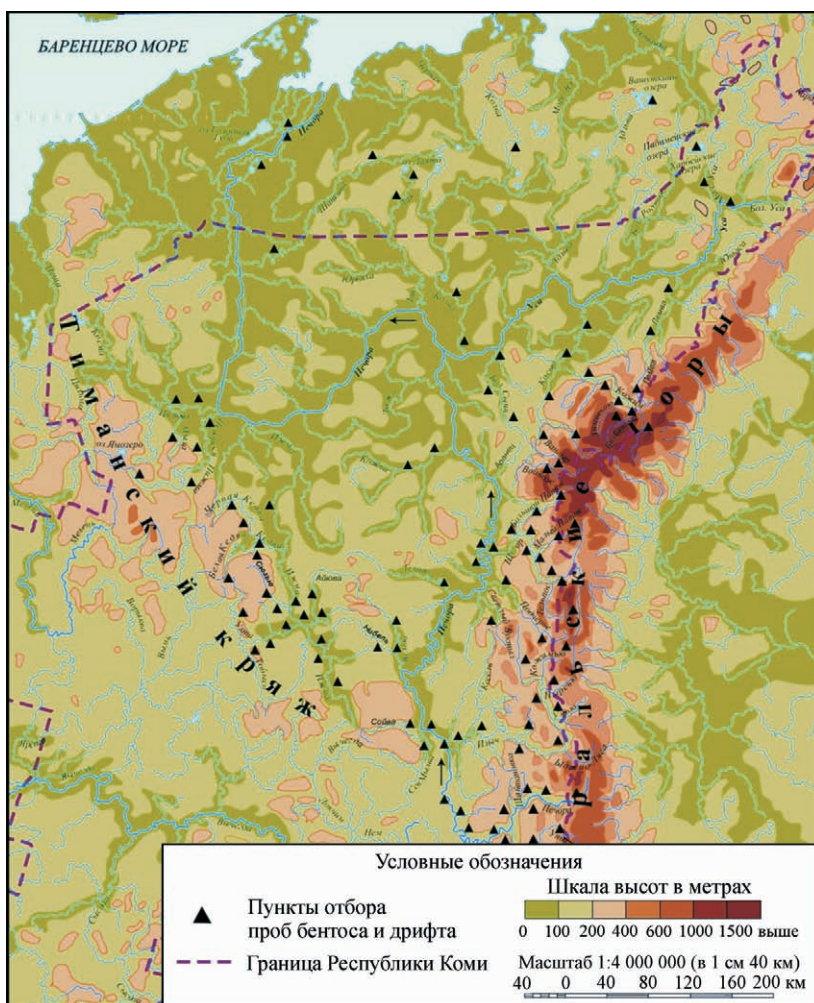


Рис. 17. Карта-схема района работ и пунктов отбора проб бентоса и дрифта донных беспозвоночных.

риуса, молоди атлантического лосося, пеляди и других представителей ихтиофауны.

Научный гидробиологический материал получен в процессе маршрутных и стационарных исследований по единой методике, разработанной в Лаборатории ихтиологии и гидробиологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН для галечно-валунных грунтов горных рек (Шубина, 1986). При отборе проб бентоса с галечно-валунных и гравийных грунтов с глубины более 0.4 м использовали скребок с длиной лезвия 30 см. Пробы собирали с валунов, гальки

и с подстилающего их грунта — гравия и песка, так как известно, что часть донных организмов в водоемах способна проникать под камни в слои грунта на разные глубины (Мущенко, 1961; Schwoebel, 1964; Williams, Hynes, 1974; Hynes et al., 1976; Poole, Stewart, 1976). Наши исследования подтвердили, что сбор проб бентоса только с валунов, без учета подстилающего грунта, приводит к потере до 10 % численности и около 1 % биомассы личинок насекомых, в том числе и личинок ручейников. Площадь исследованных валунов вычислена путем определения площади их проекции на дно (Schröder, 1932; Жадин, 1960). Для взятия проб бентоса на равнинных реках и озерах с песчаных и песчано-гравийных грунтов применялись дночерпатели Петерсена, Экмана–Берджа в модификации Боруцкого, щуп Кирпиченко, скребки, драги (Жадин, 1960). При сборе качественных проб в зарослях высших водных растений использованы сачок и смывы гидробионтов с растений. Промывка качественных и количественных проб бентоса произведена через капроновое сито с ячейей 0.26, 0.23 и 0.20 мм (№ газа соответственно 38, 43 и 49).

Для сбора проб дрефта донных беспозвоночных использованы ловушки, представляющие собой металлические рамки со сторонами 25 × 25 см с прикрепленным мешком из капронового сита (газ № 43, длина мешка 1.6 м). Материал собран в поверхностном и придонном горизонтах воды (в 10 см от поверхности и 10 см от дна). Время экспозиции ловушки для взятия количественных проб дрефта донных беспозвоночных в реках в период открытой воды составило 2 мин, в период ледостава — 15 мин. При изучении суточной динамики дрефта донных организмов пробы отбирали через каждые 2 ч. Численность и биомасса мигрирующих личинок ручейников рассчитаны на 1 м<sup>3</sup> воды (Шубина, 2006а).

Для выявления состава пищи рыб и роли в ней ручейников отловлены сеголетки хариуса и семги сачком и мальковым неводом (длина 25 м, ячей в приводе 7 мм), для вылова рыб (сига, пеляди, хариуса, окуня, язя, плотвы, ерша и др.) старшего возраста использованы невод и ставные сети, которые проверяли регулярно два раза в сутки, крючковые снасти.

Основные сборы гидробиологических проб и пищевых проб рыб осуществлены в период открытой воды (в мае–октябре), небольшие сборы — в период ледостава: в ноябре, декабре, феврале–апреле.

Сведения о значении ручейников в донных биоценозах получены по количественным пробам бентоса, взятым на гидробиологических разрезах, которые прошли по типичным биотопам рек и озер. Кроме того, обследованы редкие для водоемов биотопы. В ручьях и небольших речках взяты одноразовые пробы бентоса.

Многолетние стационарные наблюдения за сезонной и межгодовой динамикой ручейников (в основном в период открытой воды — с июня по октябрь 1975—1992 гг.) осуществлены в среднем

течении реки Щугор (Северный Урал), в 8 км выше впадения ее притока Большой Паток, на постоянных станциях; отбор гидробиологических проб производился через каждые 10 дней.

Сбор первичных материалов и наблюдений для выяснения воздействия антропогенных факторов на фауну ручейников был приурочен к району разработок (полигонов) россыпных месторождений золота в верхнем течении р. Кожим (Приполярный Урал), к району строительства веток газопровода «СРТО–Торжок» в верхнем течении р. Щугор и в среднем течении р. Светлый Вуктыл (Северный Урал), а также к верхнему течению р. Ижма (в окрестностях города Сосногорск) и ее притоку Ухта (Тиманский кряж), подвергающихся загрязнению промышленными, сельскохозяйственными и бытовыми стоками. Для оценки биологических последствий антропогенного воздействия на ручейников использован сравнительный анализ видового разнообразия их фауны на чистых участках и участках рек с различной степенью загрязнения, в зоне непосредственного влияния промузлов и полигонов, а также выше и ниже их по течению. Для расчета сходства фауны ручейников водоемов использован показатель сходства (в %) по Серенсену (Sørensen, 1948).

На участке среднего течения Печоры в районе впадения р. Щугор был проведен в июле–сентябре 1964 г. эксперимент по заселению донной фауной (в том числе и ручейниками) древесного субстрата. Этот эксперимент был выполнен для прогноза биологического режима Щугорского залива, площадью 40 тыс. га, и приплотинной части Северного плеса проектируемого Усть-Войского водохранилища в случае переброски Печоры в бассейн Волги. Предполагалось здесь лес не вырубать, а затопить. В этом опыте на р. Печора использованы четыре варианта: ствол ели, хвоя ели, ствол березы, кроны березы; 10 еловых и березовых чурок и столько же веток были поочередно с одного конца закреплены капроновой нитью на общей основе с грузилом (бревно и камни), на р. Щугор — только один вариант: еловые чурки. «Подопытные плетни» были погружены в воду на щугорской стороне Печоры (ниже села Усть-Щугор) в 6 м от берега, а также в устье р. Щугор, у левого берега. Чурки и ветки в р. Печора находились в толще воды на глубине 10—15 см от ее поверхности, чурки на р. Щугор — на глубине 75 см. Со временем в результате снижения уровня воды в р. Печора «плетень» оказался почти на самой поверхности воды. В р. Щугор глубина, на которой находился «плетень», также колебалась от 0.5 до 1.2 м. Пробы с древесного субстрата брали один раз в декаду. Площадь хвои и листьев определена весовым методом, площадь поверхности чурок вычислена путем умножения окружности среза чурки на ее длину.

Одновременно со сборами бентоса и дрефта донных беспозвоночных в исследуемых водоемах осуществлены замеры глубины, температуры воды, отмечен характер грунта, взяты пробы воды на

химический анализ. Концентрация взвешенных веществ в воде определена прибором «Solomat 520С». В реках скорость течения измерена в основном вертушкой ГР-55, частично ручным электронным прибором (Сафонов и др., 1985). В работе приведены виды донных водорослей, определенные альгологами М. В. Гецен и С. П. Бариновой, и виды мохообразных, определенные Т. П. Шубиной.

Первичная обработка пищевых проб рыб произведена счетно-весовым методом (Методическое пособие., 1974). Индексы совпадения видов ручейников в пище рыб рассчитаны по методу А. А. Шорыгина (1952). Степень использования рыбой (молодью семги) ручейников из бентоса оценена с помощью индекса элективности В. С. Ивлева (1977).

Пробы бентоса, дрефта, пищевые пробы рыб фиксировали 4 %-ным водным раствором формальдегида (10 %-ным формалином), качественные пробы личинок ручейников — 70 %-ным раствором этилового спирта. Биомасса ручейников после их обсушки до исчезновения влажных пятен на фильтровальной бумаге определена взвешиванием на торсионных весах типа ВТ-100. Масса ручейников из гидробиологических проб и пищевых проб рыб приведена без веса домиков.

Видовая принадлежность личинок ручейников выявлена в основном с использованием определителей С. Г. Лепневой (1964, 1966). При анализе полученного материала, обобщении видового состава ручейников и его систематизации принимались во внимание современные литературные сведения. Видовое разнообразие ручейников в водоемах Печорского бассейна приведено с учетом последней ревизии, и названия видов выверены по «Определителю пресноводных беспозвоночных России...» (2001, т. 5). В тексте монографии и таблицах в скобках даны ранее (Лепнева, 1964, 1966) употреблявшиеся названия некоторых родов и видов. Лично мне, как специалисту, более импонируют определители С. Г. Лепневой, содержащие прекрасные рисунки и хорошее таксономическое описание видов.

В «Определителе пресноводных беспозвоночных России...» (2001, т. 5), к сожалению, дано весьма краткое описание внешней морфологии видов личинок ручейников и представлены не очень выразительные их рисунки. Из семейства *Limnephilidae* выделено подсемейство *Apataniinae* как новое семейство *Apataniidae*. Без объяснения авторы поменяли у некоторых видов ручейников род. Например, у вида *Hydropsyche nevae* появилось новое родовое название *Ceratopsyche*. Этот вид — самый распространенный в Печорском бассейне, поэтому мною в скобках указывается его прежнее родовое название, которое приводится в работах С. Г. Лепневой (1964, 1966) и в монографии «*Limnofauna Europaea*» (1978).

Род ручейника, который описан и назван С. Г. Лепневой (1964) как *Mystrophora*, отнесен ею к подсемейству *Glossosomatinae* се-

мейства Glossosomatidae. В «Определителе пресноводных беспозвоночных России...» (2001, т. 5) этот род вообще отсутствует, есть род *Glossosoma* подсемейства Glossosomatinae семейства Glossosomatidae. Авторы «Определителя пресноводных беспозвоночных России...» (2001, с. 69) указывают, что род *Glossosoma* «разделен на несколько подродов, которым нередко придают родовой статус, что преимагинальные стадии 10 российских видов (видимо, виды определены по имаго. — Прим. авт.) недостаточно изучены». В новом определителе, кроме невзрачного рисунка личинки *Glossosoma* sp., нет описаний ни одного вида из данного рода. Поэтому наша попытка отнести *Mystrophora altaica* Mart. к одному из видов рода *Glossosoma* не увенчалась успехом. Этот вид нами оставлен с учетом, что определение наших сборов личинок и куколок *Mystrophora altaica* в свое время было проверено видным трихоптерологом О. Л. Качаловой, которая подтвердила их видовую принадлежность (Шубина, 1986). В статье В. В. Заики (2007) для Тувы и Северо-Западной Монголии приведен вид *Glossosoma altaica* Mart., возможно, это и есть наш вид *Mystrophora altaica* Mart. Поэтому в тексте и таблицах этот вид мы указываем как *Mystrophora* (*Glossosoma*?) *altaica*.

Следует заметить, что *Potamophylax stellatus* в определителе С. Г. Лепневой (1966) по описанию и определительным таблицам по рисунку головы совершенно не похож на вид *P. latipennis*, который приводится в «Определителе пресноводных беспозвоночных России...» (2001, т. 5). В монографии «Limnofauna Europaea» (1978) дан синоним «*stellatus*» как «*latipennis*», а такой вид, как *P. stellatus*, ни в «Limnofauna Europaea» (1978), ни в «Определителе пресноводных беспозвоночных России...» (2001, т. 5) не указан. В таблицах и тексте нами приводится *Potamophylax latipennis*, а в скобках дано еще видовое название «*stellatus*», согласно определителю С. Г. Лепневой (1966).

Необходимо также отметить, что водные фазы ручейников изучаются, к сожалению, в отрыве от имаго, что привело к возникновению двух самостоятельных систематик, соответствие видов которых устанавливается лишь путем изучения всех фаз метаморфоза ручейников. Нами имаго до вида не определены, в работе представлены только видовые определения личинок.

## ГЛАВА 5

# РУЧЕЙНИКИ ЛОСОСЕВЫХ РЕК СЕВЕРНОГО УРАЛА

Лососевые реки Северного Урала, в которых воспроизводится крупнейшая в мире печорская семга — атлантический лосось *Salmo salar* — и речной период жизни молоди которой в этих реках продолжается 3—4 года, относятся к бассейнам верхнего течения Печоры (русло Печоры, р. Унья) и среднего течения Печоры (реки Ильч, Светлый Вуктыл, Подчерье, Щугор). Эти реки принадлежат одной гидрологической категории. Для них характерны высокие скорости течения воды (до 3.0 м/с), чередование плесов и перекатов, стабильные галечно-валунные грунты. Эти водотоки близки и по гидрохимическим показателям. Химический состав вод рек Северного Урала свидетельствует об их высоком природном качестве (Власова, 1988). Воды имеют слабощелочную реакцию среды — 7.2—8.0, низкую минерализацию, гидрокарбонатно-кальциевый состав ионов. Содержание растворенного кислорода в воде в летний период составляет 100 и более процентов насыщения, соединения биогенных и органических веществ присутствуют в незначительных количествах.

Состав и распределение донных беспозвоночных, в том числе и ручейников, в русле рек определяют многие экологические факторы (тип грунта, точнее субстрат, течение, глубина, температура и минерализация воды, паводки), которые взаимно обусловлены и влияют на организмы как целостная система (Жадин, 1940, 1950; Бродский, 1976; Hynes, 1970; и др.). В распределении речных бентосных животных наиболее важны течение воды и характер грунта (Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975; Barnes, Minshall, 1983; Peckarsky, 1983). По классификации речных донных биоценозов, в основе которой в числе генеральных факторов находятся течение и грунт (Неизвестнова-Жадина, 1937; Жадин, 1940, 1950), вся совокупность донного населения в руслах рек Северного Урала нами (Шубина, 2006а) дифференцирована на два основных биоценоза: литореофильный (население галечно-валунного грунта) и псаммореофильный (население песчано-галечного, песчано-гравийного и песчаного грунтов).

В лососевых реках Северного Урала на перекатах, порогах, проточных частях плесов и ям доминирует литореофильный био-

ценоз, который характеризует донное население исследованных водотоков в целом. Входящие в этот биоценоз личинки и куколки ручейников играют большую роль в его продуктивности: биомасса водных фаз ручейников составляет в среднем 30.8 (15.1—58.8) % от общей биомассы зообентоса. Личинки ручейников широко распространены в лососевых реках Северного Урала, обитая на галечно-валунных грунтах на глубинах 0.1—7.8 м на участках с различными скоростями течения (от 0.01 до 3.0 м/с). Большое значение в распределении личинок в реках принадлежит растительным обрастаниям на грунтах, и прежде всего моховым, которые служат местом концентрации ручейников.

### 5.1. Личинки ручейников водотоков бассейна верхнего течения Печоры

В русле *верхнего течения Печоры*, в районе гор и увалистой полосы Северного Урала, доминируют высокие скорости течения, стабильные галечно-валунные грунты с растительными (моховыми и водорослевыми) обрастаниями. Водоросли обрастаний представлены видами различных отделов: сине-зелеными, диатомовыми, красными, зелеными и желто-зелеными, основу составляют роды *Tolypothrix*, *Chantransia*, *Tetraspora*, *Nostoc*, *Draparnaldia*. Среди моховых обрастаний часто встречаются *Drepanocladus exannulatus*, *Fontinalis antipyretica* и *Hygrohypnum ochraceum*. Выйдя на равнину, Печора приобретает более спокойный характер, в ее русле преобладают грунты: галечник, гравий, смешанные пески.

В бентосе этих неоднородных по геоморфологии и скорости течения участков верхнего течения Печоры меняется и значение личинок ручейников: от горного участка к равнинному уменьшаются их встречаемость, численность, биомасса, роль в общей численности и биомассе донного населения (табл. 2).

В бентосе русла верхнего течения Печоры выявлено 35 видов и форм ручейников (см. табл. 22), однако массовое развитие получают немногие из них. В июле 2003 г. на галечно-валунных грунтах горного участка реки обнаружены виды: *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Micrasema* sp., *Apatania*, juv., *Notidobia ciliaris*, по биомассе в этот период доминировали личинки и куколки ручейников *Rhyacophila nubila* и *Arctopsyche ladogensis*.

Видовой состав личинок ручейников р. Печора в районе увалистой полосы рассматривается отдельно по участкам с различными физико-географическими условиями: по скалистой и плитчатой парме. Состав ручейников в июле–августе (данные за 1993, 1994, 1997, 1999 и 2003 гг.) на участке скалистой пармы более разнообразный: *R. nubila*, *Mystrophora (Glossosoma?)* sp., *Oxyet-*



Т а б л и ц а 2

**Количественные показатели ручейников  
в бентосе верхнего течения Печоры по участкам, июль 2003 г.**

Показатели	Участок		
	горный	увалистый	равнинный
Встречаемость, %	89.0	72.2	33.3
Численность, экз./м <sup>2</sup>	220.0	368.6	7.4
Доля от общей численности бентоса, %	3.0	2.2	0.2
Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	5799.4	2116.8	57.7
Доля от общей биомассы бентоса, %	70.9	50.0	7.5

*hira* sp., *Hydroptila tineoides*, *Agraylea multipunctata*, *A. ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *P. flavomaculatus*, *Psychomyia pusilla*, *Brachycentrus subnubilus*, *Micrasema* sp., *Apatania crymophila*, *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*, *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*. На участке плитчатой пармы установлены лишь *Mystrophora (Glossosoma?)* sp., *Agraylea multipunctata*, *Ceratopsyche (H.) nevae*, *Apatania* sp., *Limnephilus rhombicus*. Сокращение количественных показателей и видового разнообразия ручейников при переходе реки от скалистой к плитчатой парме объясняется увеличением подвижности грунта, так как ручейникам для обитания нужны стабильные каменистые грунты. В русле Печоры для увалистой полосы в летний период наиболее многочисленны ручейники: *R. nubila*, *C. (Hydropsyche) nevae*, *Apatania crymophila*, *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*, *Polycentropus flavomaculatus*, *B. subnubilus*. В бентосе верхнего течения р. Печора на равнинном участке, где в основном распространены подвижные песчаные грунты, роль ручейников крайне мала. В июле 2003 г. здесь на песчано-галечных грунтах присутствовали виды: *P. pusilla*, *Ceratopsyche (H.) nevae*, *Hydropsyche ornatula*, *B. subnubilus*. Не характерен этот отряд насекомых и для донного населения курий. Только в бентосе проточных курий на участке верхнего течения Печоры отмечены молодые личинки *Apatania* sp. с очень низкими показателями численности и биомассы.

В притоках Печоры, имеющих разные скорости течения, типы грунта (по небольшому числу проб бентоса), установлены *Asynarchus lapponicus*, *P. flavomaculatus* (р. Юргинская), *A. ladogensis*, *A. crymophila*, *P. latipennis (P. stellatus)* (р. Маньская Волосница), *P. flavomaculatus*, *Ceraclea annulicornis* (р. Шежим), *R. nubila*, *Ceratopsyche*, juv. (устье р. Малая Порожня), *Rhyacophila nubila* (р. Выдарья), *Apatania* sp. (р. Луговая), куколки *Limnephilus* (р. Большая Хорошевка), *Apatania* sp., *Athripsodes bilineatus* (р. Волосница). В безымянных ручьях верхнего течения Печоры выявлены

*P. latipennis* (*P. stellatus*), *Micrasema* sp. Не во всех ручьях, питающих верхнее течение Печоры, в бентосе присутствовали ручейники. Состав ручейников более крупных лососевых водотоков в бассейне верхнего течения Печора — рек Шайтановка и Большая Порожня — приведен в табл. 24 и 27.

Личинки ручейников в пище основных видов рыб верхнего течения Печоры — хариуса и молоди семги — относятся к числу важных объектов питания, составляя почти половину массы пищевого рациона; в питании сига их роль невелика (табл. 3). Наличие в бентосе русла верхнего течения Печоры большого числа видов ручейников приводит к их значительному разнообразию и в пище хариуса, обитающего на этом участке реки. Однако по числу экземпляров и биомассе в желудочно-кишечном тракте рыб, как правило, преобладали один-два вида личинок ручейников (табл. 4). В питании молоди семги состав ручейников не отличался видовым разнообразием: в первой-второй декадах июля 1974 г. и в первой-второй декадах сентября 1976 г. в пище рыб были выявлены *Hydroptila* sp., *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*, *Brachycentrus subnubilus*, *A. crymophila*, *Grammotaulius nigropunctatus*, *Ceraclea annulicornis*.

С учетом литературных сведений и данных качественных сборов ручейников из различных водотоков бассейна верхнего течения Печоры дополнительно к вышеуказанным видам установлены *Hydropsyche angustipennis*, *H. contubernalis*, *Macrostemum radiatum*, *Cyrnus flavidus*, *Ecnomus tenellus*, *Limnephilus bipunctatus*.

Река **Унья**, крупный левый приток верхнего течения Печоры, протекает по территории горной полосы и западных предгорий Урала. Исследованы ручейники в среднем и нижнем течениях реки в пределах предгорий Урала (от Уньинской пещеры до устья р. Унья). Галечно-валунные грунты среднего течения Уньи обросли нитчатками водорослями, реже на грунтах присутствовали мхи *Fontinalis antipyretica*, *Leptodictyum riparium*, *Drepanocladus exannulatus*, различные водоросли из ностоков и лиманея. Личинки ручейников — постоянные представители бентоса р. Унья. По численности и биомассе в верхнем течении р. Унья (восточная часть увалистой полосы) доминируют личинки *Brachycentrus subnubilus*, *Lepidostoma hirtum*, рода *Hydropsyche*, на участке среднего течения реки в полосе известняков по биомассе преобладают *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae* и *Hydropsyche pellucidula*. Нижнее течение Уньи находится в области развития ледниковых отложений. Здесь на галечно-валунных грунтах реки имеются намывы песка, детрита, среди обрастаний присутствуют ностоки, нитчатка, редко мох *Drepanocladus exannulatus*, доминирует нитчатка.

*Rhyacophila nubila* доминировали в р. Унья по биомассе (табл. 4). По сборам бентоса, выполненным в августе 1981 г., в составе ручейников нижнего течения Уньи (дополнительно к табл. 4) выявлены личинки рода *Oxyethira*. В левом притоке р. Унья —

## Личинки ручейников в пище рыб верхнего течения р. Печоры

Видовой состав	Хариус, количество исследованных рыб — 30, 1997 г.				Сиг, количество исследованных рыб — 6, 1999 г.			
	Встречаемость, %	Среднее число		Средняя масса	Встречаемость, %	Среднее число		Средняя масса
		экз. в одном желудке	доля, %			экз. в одном желудке	доля, %	
<i>Rhyacophila nubila</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	1.20	0.1	—	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hydropbila</i> sp.	10.0	0.5	0.9	0.43	< 0.1	—	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	23.3	0.4	0.8	10.42	0.9	—	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	0.30	< 0.1	—	—	—
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	3.3	0.1	0.2	3.33	0.3	—	—	—
<i>H. pellucidula</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	1.12	0.1	—	—	—
<i>Hydropsyche</i> sp.	0.3	< 0.1	< 0.1	0.85	0.1	—	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	0.05	< 0.1	—	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	0.05	< 0.1	—	—	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	86.7	47.4	91.0	891.28	73.6	—	—	—
<i>Micrasema</i> sp.	20.0	1.0	1.9	3.49	0.3	—	—	—
<i>Limnephilus stigma</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	9.37	0.8	—	—	—

<i>Limnephilus</i> sp.	20.0	0.5	1.0	27.75	2.3	—	—	—	—	—
<i>Anabolia laevis</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	3.43	0.3	—	—	—	—	—
<i>Asynarchus lapponicus</i>	3.3	0.1	0.2	2.98	0.2	—	—	—	—	—
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>Potamophylax stellatus</i> )	36.7	1.0	1.9	225.89	18.7	—	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	26.7	0.9	1.7	13.67	1.1	—	—	—	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	—	—	—	—	—	16.7	7.0	93.3	10.83	92.9
<i>Ceraclea annulicornis</i>	3.3	< 0.1	< 0.1	0.35	< 0.1	16.7	0.5	6.7	0.83	7.1
<i>Notidobia ciliaris</i>	13.3	0.2	0.4	14.93	1.2	—	—	—	—	—
<b>Beero</b>		52.1	100.0	1210.89	100.0	—	7.5	100.0	11.66	100.0

Т а б л и ц а 4

Видовой состав, средняя численность (1) и биомасса (2) личинок ручейников в бентосе р. Унья по участкам, 22.07—6.08 1994 г.

Видовой состав	Верхнее течение		Среднее течение		Нижнее течение	
	1	2	1	2	1	2
	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>
<i>Rhyacophila nubila</i>	6.3	7.93	—	—	2.0	164.77
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	5.2	1.03	38.7	6.02	7.7	2.15
<i>Hydroptila</i> sp.	31.9	5.86	65.7	9.00	6.8	2.02
<i>Agraylea multipunctata</i>	—	—	—	—	1.4	0.81
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	5.2	8.27	39.9	27.14	13.0	27.62
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	15.2	390.5	9.5	77.63
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	1.2	25.61	15.2	540.61	—	—
<i>Hydropsyche</i> , juv.	40.5	5.85	82.8	4.87	72.3	13.90
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	2.5	4.53	12.8	59.63	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	—	—	11.5	7.52
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	38.4	21.40	19.7	17.12	10.8	2.88
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	13.9	0.46	16.0	1.60
<i>Apatania crymophila</i>	8.7	1.75	6.3	0.95	—	—
<i>Apatania</i> sp.	6.5	0.65	11.0	24.88	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	18.0	78.02	7.8	22.42	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	36.0	5.94	15.6	1.01	7.8	3.50
<i>Ceraclea annulicornis</i>	5.0	0.50	—	—	—	—
Trichoptera, juv	8.4	0.66	23.7	0.23	4.1	0.20
Всего	213.8	168.00	368.3	1104.84	162.9	304.60

р. Кисунья — установлены *B. subnubilus* (доминировали по численности и биомассе), *Hydroptila* sp. и *Athripsodes bilineatus*.

В летний период доля по массе личинок ручейников в пище рыб р. Унья не превышала 14 %. Доминировали в пищевом рационе молоди семги личинки *Ceraclea annulicornis*, молоди харнуса — *Hydropsyche pellucidula*, *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*) и *Notidobia ciliaris* (табл. 5). Помимо приведенных в табл. 5 видов ручейников в пищевых комках молоди семги, выловленной в июле 1976 г., с небольшой встречаемостью отмечены личинки *Grammotaulius nigropunctatus* и *Halesus radiatus*.

В составе личинок ручейников основного русла р. Унья по пробам бентоса и пищи рыб зарегистрировано 24 вида из 13 семейств (см. табл. 22).

Т а б л и ц а 5

## Ручейники в пище молоди семги и хариуса р. Унья, 1994 г.

Видовой состав	Молодь семги, n = 36		Молодь хариуса, n = 17	
	1	2	1	2
<i>Mytrophora (Glossosoma?)</i> sp.	—	—	0.1	0.09
<i>Hydroptila</i> sp.	0.7	0.75	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	0.1	3.28	0.1	0.33
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	0.2	1.11
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	< 0.1	0.11	0.2	4.15
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	—	—	0.1	0.06
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	0.3	0.28	0.1	0.23
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	0.1	0.01
<i>Apatania</i> sp.	0.1	0.09	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	< 0.1	0.46	—	—
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	—	—	0.1	4.33
<i>Lepidostoma hirtum</i>	< 0.1	0.04	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.3	0.61	0.2	0.12
<i>Ceraclea annulicornis</i>	2.3	6.11	—	—
<i>Notidobia ciliaris</i>	—	—	0.1	3.08
Всего	3.8	11.73	1.3	13.51

Примечание. 1 — среднее число экземпляров ручейников в одном кишечном тракте, 2 — средняя масса (мг) ручейников в одном кишечном тракте, n — количество исследованных рыб.

## 5.2. Личинки ручейников водотоков бассейна среднего течения Печоры

Река **Илыч** по длине занимает первое место среди других лососевых рек Северного Урала. Исследованный в августе 1996 г. участок русла Илыча (от устья р. Кожимью до впадения р. Когель) охватывает часть верхнего течения, все среднее и часть нижнего течения реки. Выполнены гидробиологические работы и на лососевых притоках Илыча: Кожимью, Пырсью, Укью, Косью, Испередью.

Стабильные галечно-валунные грунты лососевых рек бассейна Илыча обросли мохообразными и различными водорослями (масса нитчаток, ностоков и др.). В сборах бентоса в составе мохообразных русла р. Илыч по встречаемости и обилию доминирует *Fontinalis antipyretica*, в притоках Илыча кроме него в обрастаниях грунта велико значение вида *Hygrohypnum ochraceum*.

Т а б л и ц а 6

Видовой состав, средняя численность (1) и биомасса (2) личинок ручейников р. Илыч по участкам, август 1996 г.

Видовой состав	Верхнее течение		Среднее течение		Нижнее течение	
	1	2	1	2	1	2
	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	5.6	0.56	96.2	109.15	26.2	17.18
<i>Hydroptila</i> sp.	16.0	14.19	28.5	22.77	4.8	1.42
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	4.2	4.15	7.4	45.88	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	2.1	31.54	202.4	1042.48	16.7	12.53
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	—	—	14.2	133.79	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	31.9	35.21	35.9	18.93	4.7	8.55
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	23.6	71.42	22.2	116.20	—	—
<i>Micrasema</i> sp.	14.6	0.56	—	—	—	—
<i>Apatania crymophila</i>	2.8	3.89	—	—	—	—
<i>Apatania</i> sp.	—	—	3.7	2.96	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	7.6	2.36	21.6	58.87	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	37.5	10.44	—	—	80.8	18.52
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	14.2	22.77	—	—
Trichoptera, juv	106.8	1.82	64.3	7.29	23.7	0.48
Всего	252.7	176.14	510.6	1581.09	156.9	58.68

Ручейники — одна из основных групп донного населения р. Илыч, прежде всего на участке среднего течения реки, где сосредоточены важнейшие нерестилища семги и места откорма ее молоди. В верхнем течении основного русла реки в биомассе донного населения доминируют личинки *Brachycentrus subnubilus*, в среднем течении — *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, в нижнем — *Mystrophora (Glossosoma?)* sp. и *Athripsodes bilineatus* (табл. 6).

В исследованных притоках р. Илыч преобладают валунные грунты с моховыми и водорослевыми обрастаниями, среди последних содержится много нитчаток. Низкими количественными показателями ручейников отличается донное население р. Кожимью, где на валунных грунтах присутствуют наносные пески, а высокими показателями — р. Косью с валунными грунтами, имеющими моховые обрастания (*Fontinalis antipyretica*, *Leptodictyum riparium*, *Chiloscyphus rivularis*). С видовым составом и количественными показателями развития ручейников в притоках Илыча: Кожимью, Пырсью, Укью, протекающих по территории Печоро-Илычского заповедника, можно ознакомиться в подразделе 5.3. «Ручейники в

Т а б л и ц а 7

**Видовой состав, средние численность (1) и биомасса (2)  
личинок ручейников в бентосе притоков р. Илыч,  
август 1996 г.**

Видовой состав	р. Косью		р. Испередью	
	1	2	1	2
	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>
<i>Rhyacophila</i> , juv.	30.3	1.52	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	—	—	79.8	585.20
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	30.3	60.60	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	575.7	3636.00	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	30.3	109.08	—	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	454.5	1066.56	26.6	106.40
<i>Apatania crymophila</i>	—	—	26.6	13.30
Всего	1121.1	4873.76	133.0	704.90

бентосе и пище рыб водотоков Печоро-Илычского государственного заповедника» (см. табл. 23, 24). В бентосе притоков Илыча — Косью и Испередью — в летний период при небольшом видовом разнообразии личинок ручейников отмечены высокие показатели их биомассы (табл. 7).

Сведения о ручейниках р. *Светлый Вуктыл* нами получены по пробам бентоса, взятым в нижнем течении реки и в среднем течении в районе прохождения газопровода СРТО—Торжок. Река имеет характерный для лососевых рек Северного Урала галечно-валунный грунт с моховыми (*Fontinalis antipyretica*) и водорослевыми (в основном ностоковыми) обрастаниями. В местах прохождения газопровода грунт заилен.

В бентосе среднего течения реки на галечно-валунном грунте численность и биомасса личинок ручейников были 511.9 экз./м<sup>2</sup> и 696.04 мг/м<sup>2</sup> соответственно. Доля их в бентосе: 1 % от общей численности и 17 % от общей биомассы, причем 14 % из них приходилось на долю биомассы куколок *Rhyacophila nubila*. В составе личинок ручейников зарегистрированы *R. nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche*, juv., *Polycentropus flavomaculatus*, *Brachycentrus subnubilus*.

В нижнем течении Светлого Вуктыла — в 8 километрах от его устья — на стабильных валунных грунтах отмечены моховые обрастания. Здесь установлены высокие численность и биомасса личинок ручейников: 12608.4 экз./м<sup>2</sup> и 4238.55 мг/м<sup>2</sup> соответственно с бóльшим, чем на участке среднего течения реки, видовым разнообразием: *Rhyacophila nubila*, *Glossosoma intermedium*, *Hydropsyche* sp., *Agraylea multipunctata*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche*



Т а б л и ц а 8

Средние численность (1) и биомасса (2) ручейников  
р. Подчерье по участкам

Ручейники стадии развития	Верхнее течение, 25. 07 2000 г.		Среднее течение, 27. 07 2000 г.		Нижнее течение, 16—18. 07 1993 г.	
	1	2	1	2	1	2
	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>	экз./м <sup>2</sup>	мг/м <sup>2</sup>
Trichoptera, lv.	2076.8	4601.58	3675.1	6127.33	637.7	575.97
Trichoptera, pp.	36.2	684.49	—	—	10.5	12.60

(*Hydropsyche*) *nevae*, Hydropsychidae, juv., *Psychomyia pusilla*, *Micrasema* sp., *Brachycentrus subnubilus*, *Apatania* sp., *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*. На количественный и качественный составы ручейников среднего течения реки в районе отбора проб сказалось негативное влияние эксплуатации газопровода (Шубина, 2006а).

Для стабильных галечно-валунных грунтов р. *Подчерье* в летний период типичны обрастания мохообразными (*Calliergon giganteum*, *Drepanocladus fluitans*, *Fontinalis antipyretica*, *F. dalecarlica*, *Leptodictyum riparium*, *Chilloscyphus rivularis*) и водорослями (в верхнем и среднем течениях — *Hydrurus* sp., *Lemanea* sp., диатомовые, из сине-зеленых доминировали ностоки, часто в пробах бентоса на протяжении всей реки присутствуют нитчатые). В зимний период характерны растительные, в основном водорослевые, обрастания, доминирующий вид — *Hydrurus* sp. Из сине-зеленых в этот период наиболее часто встречаются *Plectonema nostocorum* и *Plectonema* sp., из диатомовых водорослей — *Merydion* sp., зеленые представлены *Ulothrix zonata*. В небольшом количестве в зимних пробах обнаружен детрит и водяной мох (Шубина, 2006а).

В летний период личинки ручейников — одна из основных групп донного населения верхнего и среднего течений р. Подчерье, где доля ручейников в общей биомассе бентоса составляет 44 %. В нижнем течении средние показатели численности и биомассы личинок и куколок ручейников уменьшаются на порядок (табл. 8). Более чем вдвое (до 16 %) сокращается доля их в общей биомассе донного населения.

Ручейники играют важную роль в формировании бентоса и зимой, хотя в этот период в сравнении с периодом открытой воды абсолютные численность и биомасса личинок ручейников, а также их доля в составе общих численности и биомассы речного бентоса сокращается:

Доля по численности (%)		Доля по биомассе (%)	
третья декада июля 2000 г.	февраль—март 2004 г.	третья декада июля 2000 г.	февраль—март 2004 г.
6.8	0.8	40.7	12.7

Личинки ручейников в бентосе р. Подчерье в феврале–марте представлены крупными видами, и даже при незначительной численности — 8.1 экз./м<sup>2</sup> — в биомассе донного населения они занимают третье место после веснянок и поденок; их биомасса составляет 278.57 мг/м<sup>2</sup>.

По количественным сборам бентоса в верхнем течении р. Подчерье установлены *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsychidae*, *juv.*, *Mystrophora (Glossosoma?) sp.*, *Apatania crytophila*, в среднем течении в составе донного населения зарегистрирован еще вид *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*. В бентосе верхнего и среднего течений р. Подчерье в летний период доминируют личинки *Rhyacophila nubila* и *Arctopsyche ladogensis*. В составе зообентоса нижнего течения реки во второй декаде июля по численности преобладают личинки *Psychomyia pusilla*, по биомассе — *Ceratopsyche (H.) nevae* (табл. 9).

Летние качественные сборы донного населения на р. Подчерье дополнили состав ручейников видами: *Rhyacophila obliterated*, *Rhyacophila sp.*, *Hydroptila tineoides*, *Agraylea multipunctata*, *Hydropsyche pellucidula*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Potomophylax latipennis (P. stellatus)*.

Т а б л и ц а 9

Личинки ручейников в бентосе нижнего течения р. Подчерье,  
15—16.07 1993 г.

Видовой состав	Встречаемость, %	Средняя численность		Средняя биомасса	
		экз./м <sup>2</sup>	доля, %	мг/м <sup>2</sup>	доля, %
<i>Rhyacophila nubila</i>	62.2	39.9	6.3	50.48	8.8
<i>Hydroptila sp.</i>	12.5	10.8	1.7	2.17	0.4
<i>Agraylea, juv.</i>	12.5	5.6	0.9	2.23	0.4
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	50.0	50.0	7.8	413.39	71.8
<i>Hydropsyche, juv.</i>	25.0	24.2	3.8	6.33	1.1
<i>Psychomyia pusilla</i>	87.5	451.7	70.9	85.78	14.9
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	12.5	11.2	1.7	2.23	0.4
<i>Apatania sp.</i>	12.5	3.9	0.6	0.78	0.1
<i>Lepidostoma hirtum</i>	12.5	5.4	0.8	3.25	0.5
<i>Athripsodes bilineatus</i>	12.5	10.8	1.7	8.12	1.4
Trichoptera n/det., juv.	25.0	24.2	3.8	1.21	0.2
Всего		637.7	100.0	575.97	100.0

В период ледостава в бентосе р. Подчерье выявлено два вида ручейников (табл. 10). В пробах отмечены пустые домики ручейников (до 11 экз. на одну пробу), принадлежащие роду *Potamophilax*.

А. А. Заболоцкий (1959) в бентосе нижнего течения р. Подчерье, помимо указанных нами видов, выявил еще *Tinodes* sp., *Molanodes tinctus* (*M. zelleri*), *Anabolia* sp., *Halesus* sp. и показал важную роль ручейников в стадии личинок в формировании кормовой базы рыб, в частности молоди семги, этой реки. Для исследованных им 40 экземпляров молоди семги в возрасте 2—4 лет, выловленных в нижнем течении р. Подчерье в июле 1955 г. неводом и на мушку, А. А. Заболоцкий приводит частоту встречаемости личинок ручейников в пище рыб — 92 %. Среди компонентов ручейников им указываются только представители рода *Hydropsyche* и семейства Leptoceridae.

В наших сборах, в пищевых комках молоди семги, выловленной в августе 1979 г. в нижнем течении Подчерья, частота встречаемости личинок ручейников была 48 %. В пище двухлеток молоди семги в этот период установлен один вид ручейников — *Athripsodes bilineatus*, у трех- и четырехлеток — по пять видов ручейников (табл. 11). По числу экземпляров в пищевом рационе трехлеток семги доминировали личинки рода *Apatania*, по массе — *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*, у четырехлеток по числу экземпляров и массе в пищевом рационе преобладали личинки рода *Apatania*.

В зимней пище рыб р. Подчерье личинки ручейников при частоте встречаемости 45.5 % занимали первое место по массе, составляя 43.3 % от массы пищевого комка хариуса. В период ледостава в питании хариуса установлены *Asynarchus lapponicus* и *Rhyacophila nubila*.

По пищевым пробам рыб и пробам бентоса с учетом литературных данных в р. Подчерье зарегистрировано 25 видов ручейников из 14 семейств (см. табл. 22).

Т а б л и ц а 10

**Видовой и количественный составы ручейников р. Подчерье в период ледостава, февраль–март 2004 г.**

Видовой состав	Встречаемость, %	Средняя численность		Средняя биомасса	
		экз./м <sup>2</sup>	доля, %	мг/м <sup>2</sup>	доля, %
<i>Rhyacophila nubila</i>	55.6	7.5	92.6	220.95	79.3
<i>Potomophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	11.1	0.6	7.4	57.62	20.7
Всего		8.1	100.0	278.57	100.0

Т а б л и ц а 11

**Личинки ручейников р. Подчерье  
в пище молоди семги по возрастам, сборы 20.08 1979 г.**

Видовой состав	1+		2+		3+	
	1	2	1	2	1	2
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	0.07	1.16	0.05	0.54
<i>Apatania cymophila</i>	—	—	1.00	0.88	4.00	6.00
<i>Apatania</i> sp.	—	—	0.29	0.16	0.40	0.45
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.50	0.48	0.79	0.52	0.50	0.37
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	0.07	0.07	0.20	0.21
Всего	0.50	0.48	2.22	2.79	5.15	7.57

Примечание. 1 — среднее число экземпляров ручейников в одном кишечном тракте, 2 — средняя масса (мг) ручейников в одном кишечном тракте.

Ручейники в бассейне р. *Щугор* заселяют разнообразные биотопы водоемов различного типа. В бентосе озер-стариц они не имеют большого значения: их встречаемость — менее 50 %, средняя численность — 2.1 экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса — 1.0 мг/м<sup>2</sup>, доля от общих численности и биомассы донного населения — 0.1 %. В текущих водах, где доминируют стабильные галечно-валунные грунты с моховыми (27 видов мохообразных) и водорослевыми (установлено более 300 видов, разновидностей и форм водорослей) обрастаниями, личинки ручейников — постоянная группа бентоса и главный корм обитающих здесь рыб (Шубина, 1986). Что касается изменения продуктивности ручейников в зависимости от продольного сечения реки, то в естественной обстановке их роль в бентосе от истоков к устью сокращается. Такая же закономерность установлена и для ручейников большинства лососевых рек Северного Урала с ненарушенными гидрологическими условиями. К низовью р. Щугор, по направлению от горного к равнинному участку, доля этих гидробионтов в общей биомассе зообентоса уменьшается: от 49 % (на горном участке) до 19 % (на равнинном). Однако ручейники всегда входят в число ведущих групп речных донных беспозвоночных.

Личинки ручейников в русле р. Щугор и ее притоков обитают на глубинах от 0.1 до 7.8 м, на участках рек с различными скоростями течения: от тихих плесов и ям до быстрых перекатов и порогов. В летний период на перекатах и плесах р. Щугор от верхнего течения к нижнему сокращается и их средняя численность (экз./м<sup>2</sup>):

Элемент русла	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение
Перекааты	490.8	392.7	265.0
Плесаы	321.8	339.5	161.7

Проанализированы видовой состав и численность личинок ручейников в зависимости от скорости течения на перекате в среднем течении р. Щугор (первая декада августа 1976 г.):

Видовой состав	Скорость течения, м/с				
	0.4	0.5	0.7	1.0	1.2
	Численность, экз./м <sup>2</sup>				
<i>Rhyacophila nubila</i>	34.3	—	14.0	50.0	36.3
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	—	50.0	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	—	50.0	28.3
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	101.3	113.0	119.0	300.0	280.3
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	—	100.0	34.3
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	—	—	—	—	9.3
<i>Apatania crymophila</i>	180.3	454.0	480.5	500.0	225.0
<i>Apatania</i> sp.	42.7	103.0	—	—	34.6
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	—	14.0	100.0	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	21.0	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	—	—	14.0	—	—

На перекатах видовой состав личинок ручейников разнообразнее, а показатели количественного развития выше, чем на ямах (табл. 12).

Проведем сравнительный анализ фауны ручейников, наиболее значимых организмов в литореофильном биоценозе р. Щугор, используя Шенноновский показатель общего разнообразия ( $\bar{H}$ ), показатель видового разнообразия по Маргалефу ( $\alpha$ ) и показатель сходства по Серенсену (S). Два первых показателя вычислены в битах, третий — в процентах (формулы индексов по: Одум, 1975).

Показатели видового разнообразия личинок ручейников на перекатах выше, чем на плесах:

	Перекаты		Плеса	
	$\bar{H}$	$\alpha$	$\bar{H}$	$\alpha$
Ручейники	2.70	1.86	1.75	0.97

Хотя по числу видов установлено превосходство перекатов над плесами, однако коэффициент сходства по Серенсену между этими элементами русла по ручейникам высокий — 76 %.

В распределении ручейников на стабильных галечно-валунных грунтах р. Щугор большую роль играют и типы их растительных обрастаний: моховые, нитчатые, обрастания водорослью *Lemanea* и слизистый водорослевый налет. В моховых обрастаниях галеч-

Т а б л и ц а 12

Видовой состав, средняя численность (1) (экз.м<sup>2</sup>)  
и биомасса (2) (мг/м<sup>2</sup>) ручейников на разных элементах русла  
среднего течения р. Щугор, 13.07 1983 г.

Видовой состав	Перекаты		Ямы (глубокие плесы)	
	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	65.17	10.93	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	8.77	2.63	—	—
<i>Hydroptila</i> , pp.	7.00	2.80	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	48.00	2071.80	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	242.95	1256.70	3.70	11.1
<i>Hydropsyche</i> juv.	—	—	22.2	2.22
<i>Psychomyia pusilla</i>	26.27	2.16	—	—
<i>Apatania crymophila</i> , lv.	265.02	12.70	262.70	13.50
<i>A. crymophila</i> , pp.	13.90	44.48	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	204.00	20.40	3.70	2.22
<i>Athripsodes bilineatus</i>	—	—	14.80	3.26
<i>Athripsodes</i> sp.	34.00	1.70	—	—
Всего	915.08	3426.30	307.10	32.30

но-валунных грунтов в сравнении с водорослевыми количественные показатели развития личинок этих беспозвоночных выше. Ручейники, населяющие моховые и нитчатые обрастания галечно-валунного грунта реки, отличаются богатым видовым составом с различными доминирующими по биомассе видами. Кроме вида *Apatania crymophila*, преобладающего в обоих типах обрастаний, в моховых обрастаниях в число основных видов входят *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis* и *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*.

В период открытой воды биомасса (мг/м<sup>2</sup>) личинок ручейников в бентосе за счет роста нового и предыдущего поколений к осени возрастает (данные за 1977 г., среднее течение р. Щугор, стационарный участок):

11—14.VI	30.VI—3.VII	20—21.VII	10.VIII	28.VIII	22.IX
242.2	171.6	227.4	361.8	304.7	819.5

Ход сезонной динамики личинок ручейников меняется в зависимости от гидрологических особенностей года. В разные по гидрологическим условиям годы количественные показатели развития

личинок ручейников колеблются, что свидетельствует об их высоких адаптационных возможностях, сложившихся в процессе эволюции. Каждый вид характеризуется определенными экологическими требованиями к среде обитания. Выделяются отдельные экологические группы видов со сходными ответными реакциями на воздействие факторов внешней среды. Например, в р. Щугор в холодные годы среди ручейников по биомассе при сравнительно небольшой численности доминируют более крупные по размерам холодолюбивые широко распространенные в Сибири виды. В подледный период некоторые виды личинок ручейников (в частности, *Apatania crymophila*) продолжают рост и развитие, происходит их массовое окукливание, и в конце зимы биомасса куколок ручейников составляет 90 % от общей биомассы бентоса (Шубина, 1986).

В период открытой воды личинки ручейников в р. Щугор активно и пассивно мигрируют. В июне–июле они слабо вовлекаются в дрейф беспозвоночных, и только сильные дожди в эти месяцы приводят к возрастанию их миграций. Наибольшие число и биомасса мигрирующих личинок ручейников установлены в весенний паводок (в мае) и в осеннее половодье (в конце августа, сентябре), когда в реке повышаются мутность и уровень воды. Во время ледовых явлений — шуга, забереги — (в октябре) и ледостава ручейники в дрейфе беспозвоночных не обнаружены. Наибольшее число видов мигрирующих ручейников в период открытой воды в р. Щугор зарегистрировано в августе («+» — вид установлен; «-» — вид не установлен):

Вид	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Rhyacophila nubila</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Ceratopsyche (H.) nevae</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Apatania crymophila</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	—	—	+	—	—

В течение всего года ручейники относятся к постоянным и важнейшим объектам питания хариуса и молоди семги, наиболее многочисленных и широко распространенных видов рыб р. Щугор. Масса ручейников в пище этих видов рыб составляет в период открытой воды в среднем 40—52 % от массы пищевого комка. Частота встречаемости, численное и весовое содержание ручейников в пище с возрастом рыб увеличиваются. К осени в теплые годы (1977 г., сумма градусо-дней воды — 1733.6) возрастает роль (по массе) ручейников в пищевом комке рыб, в годы с низкой температурой воды (1978 г., сумма градусо-дней воды — 963.3) и неустойчивым водным режимом реки наблюдается обратная картина. Эти

изменения обусловлены динамикой биомассы ручейников в бентосе.

Хариус и молодь семги используют в пищу личинок, куколок и имаго ручейников, но преимущественно личинок, на долю которых приходится 97 % от числа и 77 % от массы всех потребленных ручейников. Роль имаго в питании невелика (0.3 % от веса комка); доля куколок в период открытой воды варьирует в зависимости от температурных условий года. В годы с затяжной холодной весной, когда развитие ручейников задерживается, еще в июне–июле куколки, уже покинувшие свой домик, непосредственно перед вылетом находятся в числе основных компонентов пищи рыб и на их долю приходится до 40 % веса потребленных ручейников; в эти же месяцы теплого года — лишь 5 %, так как в это время уже произошел массовый вылет ручейников. Необходимо отметить, что встречаемость, количество и масса куколок и имаго ручейников в пищевом комке хариуса выше, чем у молоди семги: хариусу присущ «верховой» тип питания. По морфологическим особенностям молодь семги лучше, чем хариус, адаптирована к питанию в придонных горизонтах, в результате чего она более интенсивно потребляет личинок ручейников с домиками и, наоборот, меньше использует ручейников на стадии куколки. У одновозрастных рыб (1+—3+) независимо от условий года средняя масса (в мг) ручейников в одном пищеварительном тракте у хариуса в сравнении с молодь семги выше:

Вид рыбы	1976 г.	1977 г.	1978 г.
Молодь семги	13.01	7.52	16.36
Хариус	17.41	10.33	31.19

Правильно оценить пищевые взаимоотношения рыб дает обработка их кормовой базы на видовом уровне. Определены личинки ручейников из пищи хариуса и молоди семги р. Щугор. Наличие в бентосе русла р. Щугор большого числа видов личинок ручейников приводит к их значительному разнообразию в пище рыб: выявлено 33 вида. В составе пищи молоди семги зарегистрированы 24 вида ручейников, в составе пищи хариуса — 29 видов (табл. 13).

В зависимости от пола рыбы не установлено расхождения в видовом составе потребленных ручейников (Шубина, 1986). Необходимо отметить лишь крайнюю бедность видового состава этих беспозвоночных в пище карликовых самцов семги: у них обнаружено всего 4 вида ручейников, тогда как в пище неполовозрелых самок и самцов семги, выловленных на тех же местах откорма и в те же сроки, — 15 видов.

Роль отдельных видов в питании рыб неодинакова: по массе, как правило, преобладают один-три вида ручейников. В пище ха-



Т а б л и ц а 13

**Видовой состав ручейников в пище хариуса и молоди семги  
р. Щугор (по сборам 1964, 1969—1970, 1973, 1975—1981 и 1983 гг.)**

Видовой состав	Хариус	Молодь семги
<i>Rhyacophila fasciata</i>	—	+
<i>R. nubila</i>	+	+
<i>R. obliterata</i>	+	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	+	+
<i>Hydroptila tineoides</i>	+	+
<i>Agraylea multipunctata</i>	+	+
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	+	+
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	—	+
<i>H. ornatula (H. guttata?)</i>	+	+
<i>H. pellucidula</i>	+	—
<i>Hydropsyche sp.</i>	—	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	+
<i>Psychomyia pusilla</i>	+	+
<i>Phryganea bipunctata</i>	+	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+
<i>Micrasema sp.</i>	+	+
<i>Apatania crymophila</i>	+	+
<i>A. wallengreni</i>	+	+
<i>Apatania sp.</i>	+	+
<i>Limnephilus extricatus</i>	+	—
<i>Limnephilus sp.</i>	+	+
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	+	+
<i>G. sibiricus</i>	+	—
<i>Anabolia laevis</i>	—	+
<i>Asynarchus lapponicus</i>	+	—
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	+	+
<i>Halesus radiatus</i>	+	—
<i>Silo pallipes</i>	+	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	+
<i>Ceraclea annulicornis</i>	+	+
<i>Notidobia ciliaris</i>	+	—

риуса и молоди семги доминируют, как правило, одни и те же виды личинок ручейников, состав которых определяется условиями года, сезоном и спецификой трихoptерофауны участка реки, где была поймана рыба. В пределах одной реки по участкам установлен различный доминирующий состав личинок ручейников в пищевом рационе рыб. В частности, рыбы, выловленные на уча-

Т а б л и ц а 14

**Доминирующие виды ручейников в пище молоди семги по массе  
(% от общей массы ручейников в пищевом комке)  
в разные по гидрологическим условиям годы по месяцам**

Видовой состав	1977 г. (теплый)				1978 г. (холодный)			
	месяц				месяц			
	VI	VII	VIII	IX	VI	VII	VIII	IX
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i> , lv.	26.4	16.3	3.8	—	89.9	42.8	24.1	—
<i>C. (Hydropsyche) nevae</i> , pp.	4.1	—	—	—	—	52.9	44.5	—
<i>Apatania</i> sp.	< 0.1	8.1	51.0	93.1	—	0.2	16.1	58.0
<i>Athripsodes bilineatus</i>	64.1	57.0	27.6	5.9	0.2	2.4	7.9	33.0
<i>Ceraclea annulicornis</i>	1.1	13.9	11.0	—	—	< 0.1	0.5	7.6
Остальные виды	4.3	4.7	6.6	1.0	9.9	1.7	6.9	1.4

стке р. Щугор, протекающем в горной области, чаще питались личинками *Rhyacophila nubila* и *A. ladogensis*, в предгорной области — *C. (Hydropsyche) nevae*, видами родов *Apatania* и *Athripsodes*, в равнинной области — *Psychomyia pusilla*, *Lepidostoma hirtum* и личинками рода *Apatania*. Обычно рыбы отдают предпочтение массовым видам ручейников в бентосе данного участка реки (табл. 14).

Для установления сезонных и годовых особенностей качественного и количественного составов ручейников в пище хариуса и молоди семги, а также для выявления характера пищевых взаимоотношений этих видов рыб по ручейникам нами использованы результаты анализа пищи рыб, выловленных неводом на стационарном участке р. Щугор в аналогичные даты 1977 и 1978 гг.

В июне–сентябре теплого 1977 г. встречаемость личинок ручейников в пищевых комках у двух- — пятилеток молоди семги была свыше 70 %, у возраста 0+ — 40 %. В холодный 1978 г. встречаемость этих гидробионтов в пищевых трактах молоди семги была невысокой: у двухлеток — 25.4 %, трехлеток — 46.2 %, только у четырехлеток и пятилеток она сохранялась на уровне 1977 г. — соответственно 72.4 % и 85.2 %. С возрастом семга потребляет в пищу ручейников более разнообразного видового состава, увеличиваются и их количественные показатели. За период открытой воды в холодные годы в сравнении с теплыми весовое содержание ручейников в одном кишечном тракте молоди семги более старших возрастов увеличивается за счет большего потребления в пищу видов более крупных по размерам холодолюбивых ручейников, доминирующих в эти годы и в бентосе. Наибольшее количество видов, наибольшие численность и масса личинок ручейников в пищевом

Т а б л и ц а 15

Личинки ручейников в пище молоди семги  
в теплый 1977 г.

Видовой состав	1+		2+		3+		4+	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Hydroptila tineoides</i>	0.02	0.01	—	—	0.03	0.02	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	—	—	0.02	0.57	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydro- psyche) nevae</i> , lv.	0.06	0.25	0.06	0.34	0.27	1.14	0.55	2.86
<i>C. (H.) nevae</i> , pp.	—	—	—	—	0.01	0.17	—	—
<i>Hydropsyche</i> sp.	—	—	—	—	—	—	0.09	0.76
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	—	—	0.01	0.01	—	—
<i>Apatania crymophila</i>	1.87	1.32	4.42	2.96	6.46	5.16	—	—
<i>Apatania</i> sp.	0.58	0.61	0.66	0.55	0.78	0.88	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	0.06	0.09	0.08	0.16	0.04	0.06	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	2.00	1.31	4.22	2.42	4.18	3.59	10.64	9.87
<i>Ceraclea annulicornis</i>	0.81	0.37	1.08	0.79	0.54	0.84	—	—
Всего	5.40	3.96	10.52	7.22	12.34	12.44	11.28	13.49

Примечание. 1 — среднее число экземпляров в одном пищевом тракте, 2 — средняя масса (мг) в одном пищевом тракте.

комке рыб в оба года исследований зарегистрированы у четырехлеток и пятилеток семги (табл. 15, 16).

В теплый 1977 г. встречаемость личинок ручейников в пище хариуса возраста 1+—4+ доходила до 100 %, у хариуса возраста 0+ она составляла менее 50 %. В июне—августе холодного 1978 г. встречаемость личинок ручейников в пищевых комках хариуса двух-—четырёхлеток была 56.3 %.

Мы не располагаем материалом по питанию хариуса за весь период открытой воды, но есть возможность сравнить питание хариуса аналогичных возрастов за июль месяц 1977 и 1978 гг. (табл. 17, 18).

В холодный год в питании хариуса разных возрастов, как и у молоди семги, увеличивается видовое разнообразие и весовое содержание ручейников (табл. 18).

В период ледостава (в апреле) в пищевом рационе хариуса и молоди семги видовой состав ручейников не богат, но хариус в сравнении с молодьёю семги использует в пищу более разнообразный состав ручейников (табл. 19).

В разные сезоны, в различные по гидрологическому режиму годы прослеживается большая степень сходства видового состава ручейников, потребленных хариусом и молодьёю семги. Наибольшее совпадение по массе (степень сходства по Шорыгину (1952) —

Т а б л и ц а 16

Личинки ручейников в пище молоди семги  
в холодный 1978 г.

Видовой состав	1+		2+		3+		4+	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	—	—	0.03	0.31	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	—	—	0.03	1.14	0.07	1.39
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i> , lv.	0.01	0.01	0.13	0.84	1.71	20.81	3.52	26.88
<i>C. (H.) nevae</i> , pp.	0.03	0.33	0.05	0.55	1.29	19.90	0.11	1.96
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	—	—	—	—	0.02	0.17	—	—
<i>H. ornatula</i>	—	—	—	—	0.01	0.06	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	—	—	0.04	0.06	—	—
<i>Apatania crymophila</i> , lv.	0.44	0.21	0.66	0.45	0.25	0.08	0.19	0.22
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	—	—	—	—	—	—	0.07	0.42
<i>Apatania</i> sp.	0.82	0.41	1.42	0.83	0.75	0.44	0.30	0.16
<i>Potamophylax</i> , фрагменты	—	—	—	—	0.01	0.05	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	—	0.03	0.02	0.07	0.24	0.04	0.07
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.10	0.07	0.48	0.36	0.61	1.24	0.89	1.14
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	0.11	0.12	—	—	0.07	0.06
Всего	1.40	1.03	2.88	3.17	4.82	44.50	5.26	32.30

Примечание. 1 — среднее число экземпляров в одном пищевом тракте, 2 — средняя масса (мг) в одном пищевом тракте.

Т а б л и ц а 17

Личинки ручейников в пище хариуса  
в июле теплого 1977 г.

Видовой состав	1+		2+		3+		4+	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	—	—	0.12	2.43	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	1.00	9.60	0.75	7.25	0.80	5.85
<i>Apatania crymophila</i>	—	—	0.50	0.18	0.11	0.03	0.20	0.03
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.07	0.10	0.25	1.45	0.75	1.68	0.90	1.83
<i>Ceraclea annulicornis</i>	0.11	0.06	0.50	0.35	0.12	0.06	0.10	0.10
Всего	0.18	0.16	2.25	11.58	1.85	11.45	2.00	7.81

Примечание. 1 — среднее число экземпляров в одном кишечном тракте, 2 — средняя масса (мг) в одном кишечном тракте.

Т а б л и ц а 18

**Личинки ручейников в пище хариуса  
в июле холодного 1978 г.**

Видовой состав	1+		2+		3+	
	1	2	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	—	—	0.08	1.63
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	0.06	0.91	0.42	8.72
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i> , lv.	2.38	20.38	0.44	2.06	11.17	116.04
<i>C. (Hydropsyche) nevae</i> , pp.	0.15	2.14	0.25	3.71	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	0.08	0.20	—	—	0.25	0.82
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	—	—	—	—	0.08	0.83
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.08	0.08	1.00	1.69	1.08	0.70
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	—	—	0.17	0.70
Куколки n/det.	0.23	1.20	—	—	0.25	1.65
Всего	2.92	24.00	1.75	8.37	13.50	131.09

Примечание. 1 — среднее число экземпляров в одном кишечном тракте, 2 — средняя масса (мг) в одном кишечном тракте.

Т а б л и ц а 19

**Ручейники в пище рыб р. Щугор в период ледостава,  
апрель 1980 г.**

Видовой состав	Хариус		Молодь семги	
	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	0.04	0.01	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	0.04	0.06	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	0.04	0.14	—	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	0.09	0.83	—	—
<i>Apatania crymophila</i> , lv.	0.83	2.87	0.60	1.20
<i>A. crymophila</i> , pp.	0.70	4.88	—	—
<i>Potamophylax latipennis (Potamophylax stellatus)</i> , lv.	0.26	6.29	—	—
<i>P. latipennis (P. stellatus)</i> , pp.	0.04	2.36	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	—	—	0.40	0.22
<i>Ceraclea annulicornis</i>	0.22	2.59	0.60	1.66
Всего	2.26	20.03	1.60	3.08

Примечание. 1 — среднее число экземпляров в одном кишечном тракте, 2 — средняя масса (мг) в одном кишечном тракте.

Т а б л и ц а 20

**Степень сходства пищи хариуса и молоди семги р. Щугор  
по ручейникам (СП-коэффициенты)**

Год	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
1976	—	47.3	93.0	72.6
1977	29.9	34.7	74.8	68.9
1978	46.9	49.7	59.5	—

Примечание. Знак минус (—) — нет данных.

до 73 %) этой группы беспозвоночных в пище хариуса и молоди семги наблюдается в конце летней межени и осенью (табл. 20).

Наибольшее совпадение по ручейникам наблюдается в пищевом рационе у хариуса и молоди семги в возрасте 2+. Однако напряженность пищевых взаимоотношений между хариусом и молодь семги ослаблена за счет разобщенности их кормовых стаций и за счет расхождения стаций питания разновозрастных групп рыб одного вида (Соловкина, 1975; Шубина, Мартынов, 1977; Сидоров, 1979).

В водотоках бассейна Щугора по пробам бентоса и пищевым пробам рыб зарегистрированы 43 вида ручейников (табл. 21, 22).

Состав видов ручейников, обитающих в русле верхнего, среднего и нижнего течений р. Щугор, сходен, но существует различие по доминированию ведущих видов. Например, по числу особей и биомассе на перекатах верхнего течения р. Щугор преобладают *Rhyacophila nubila* и *Arctopsyche ladogensis*, в среднем — *A. ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, личинки рода *Apatania*, в нижнем — *Psychomyia pusilla* и *C. (H.) nevae*; на плесах реки — личинки родов *Apatania*, *Athripsodes* и *Ceraclea*.

На дне притоков р. Щугор на территории гор чаще обитают виды *R. nubila*, *A. ladogensis*, *Apatania crymophila*, предгорий — *R. nu-*

Т а б л и ц а 21

**Состав и распределение ручейников  
в водотоках бассейна р. Щугор**

Семейство, вид	Русло р. Щугор			Притоки р. Щугор		
	I	II	III	I	II	III
<i>Rhyacophila fasciata</i>	—	+*	—	—	—	—
<i>R. nubila</i>	+	+	+	+	+	—
<i>R. obliterated</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Mystrophora (Glossosoma?) sp.</i>	+	+	+	—	—	—

Таблица 21 (продолжение)

Семейство, вид	Русло р. Щугор			Притоки р. Щугор		
	I	II	III	I	II	III
<i>Oxyethira flavicornis</i>	+	+	—	—	+	+
<i>Hydroptila tineoides</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	—	+	+	—	—	—
<i>Agraylea multipunctata</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	+	+	+	—	+	+
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	—	+	—	—	—	—
<i>H. guttata</i>	+	+	—	—	—	—
<i>H. ornatula</i>	+	—	+	—	—	—
<i>H. pellucidula</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	+	+	—	—	+
<i>Phryganea bipunctata</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Micrasema</i> sp.	+	+	+	—	+	+
<i>Apatania crymophila</i>	+	+	+	+	+	+
<i>A. stigmatella</i>	+	—	+	+	+	—
<i>A. wallengreni</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Apatania</i> sp.	+	+	+	—	—	+
<i>Limnephilus extricatus</i>	—	+	—	—	—	—
<i>L. lunatus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>L. rhombicus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>L. stigma</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	—	+	+	—	+	—
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	—	+	—	—	—	—
<i>G. sibiricus</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	—	—	—	+	—	+
<i>Anabolia laevis</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Asynarchus lapponicus</i>	—	+	—	+	+	—
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	+	+	—	+	+	+
<i>P. nigricornis</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Halesus radiatus</i>	+	+	—	—	+	+
<i>Silo pallipes</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+	+	—	+	+
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	+	+	+	+	—	+
<i>Notidobia ciliaris</i>	—	+	+	—	—	—

Примечание. +\* — виды ручейников на данном участке реки выявлены только в пище рыб; I — верхнее течение, II — среднее течение, III — нижнее течение.

Т а б л и ц а 22

**Состав и распределение ручейников  
в бассейнах рек Северного Урала**

Семейство, вид	Верхняя Печора	Унья	Под- черье	Илыч	Щугол
<b>RHYACOPHILIDAE</b>					
<i>Rhyacophila fasciata</i>	—	—	—	+	+
<i>R. nubila</i>	+	+	+	+	+
<i>R. obliterated</i>	—	—	+	—	+
<i>Rhyacophila</i> sp.	—	—	+	—	—
<b>GLOSSOSOMATIDAE</b>					
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	+	—	—	+	+
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	+	+	—	+	+
<b>HYDROPTILIDAE</b>					
<i>Oxyethira flavicornis</i>	+	—	—	—	+
<i>Oxyethira</i> sp.	+	+	—	—	—
<i>Hydroptila tineoides</i>	+	+	+	+	+
<i>Hydroptila</i> sp.	+	+	+	+	—
<i>Agraylea multipunctata</i>	+	+	+	—	+
<i>Agraylea</i> sp.	+	—	—	—	—
<b>ARCTOPSYCHIDAE</b>					
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+	+	+	+
<b>HYDROPSYCHIDAE</b>					
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	+	+	+	+	+
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	+	—	—	—	—
<i>H. contubernalis</i>	+	—	—	—	+
<i>H. guttata</i>	—	—	—	—	+
<i>H. ornatula</i>	+	—	—	—	+
<i>H. pellucidula</i>	+	+	+	—	+
<i>Hydropsyche</i> sp.	—	—	+	+	+
<i>Macrostemum radiatum</i>	+	—	—	—	—
<b>POLYCENTROPODIDAE</b>					
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	—	—	—	—	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Cyrnus flavidus</i>	+	—	—	—	—
<b>PSYCHOMYIIDAE</b>					
<i>Psychomyia pusilla</i>	+	+	+	+	+
<i>Tinodes</i> sp.	—	—	+	—	—
<b>ECNOMIDAE</b>					
<i>Ecnomus tenellus</i>	+	—	—	—	—



Таблица 22 (продолжение)

Семейство, вид	Верхняя Печора	Унья	Под- черье	Ильч	Щугор
PHRYGANEIDAE					
<i>Phryganea bipunctata</i>	—	—	—	—	+
<i>Semblis phalaenoides</i>	—	—	—	+	—
BRACHYCENTRIDAE					
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+	+	+	+
<i>Micrasema</i> sp.	+	+	—	+	+
APATANIIDAE					
<i>Apatania crymophila</i>	+	+	+	+	+
<i>A. stigmatella</i>	—	—	—	—	+
<i>A. wallengreni</i>	—	—	—	—	+
<i>Apatania</i> sp.	+	+	+	—	+
LIMNEPHILIDAE					
<i>Limnephilus bipunctatus</i>	+	—	—	—	—
<i>L. borealis</i>	+	—	—	+	—
<i>L. extricatus</i>	—	—	—	—	+
<i>L. lunatus</i>	—	—	—	—	+
<i>L. rhombicus</i>	+	—	—	—	+
<i>L. stigma</i>	+	—	—	+	+
<i>Limnephilus</i> sp.	+	+	—	+	+
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	+	+	—	—	+
<i>G. sibiricus</i>	—	—	—	—	+
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	—	—	—	—	+
<i>Anabolia laevis</i>	+	—	—	—	+
<i>Anabolia</i> sp.	—	—	+	—	—
<i>Asynarchus lapponicus</i>	+	—	—	—	+
<i>Potamophylax latipennis (stellatus)</i>	+	+	+	+	+
<i>P. nigricornis</i>	+	—	—	—	+
<i>Potamophylax</i> sp.	—	+	—	—	—
<i>Halesus radiatus</i>	—	+	—	—	+
<i>Halesus</i> sp.	—	—	+	—	—
<i>Anitella obscurata</i>	—	—	—	+	—
GOERIDAE					
<i>Goera pilosa</i>	—	—	—	+	—
<i>Silo pallipes</i>	+	—	—	—	+
LEPIDOSTOMATIDAE					
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+	+	+	+
LEPTOCERIDAE					
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	+	+	+	+

Таблица 22 (продолжение)

Семейство, вид	Верхняя Печора	Унья	Под- черье	Илыч	Щугор
LEPTOCERIDAE					
<i>Athripsodes</i> sp.	+	—	—	+	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	+	+	+	+	+
<i>Mystacides azurea</i>	+	—	—	—	—
SERICOSTOMATIDAE					
<i>Notidobia ciliaris</i>	+	+	—	+	+
MOLANNIDAE					
<i>Molannodes tinctus</i>	—	—	+	—	—

*bila* и *Mystrophora* (*Glossosoma?*) *altaica*. В ручьях, питающих Щугор, высокую встречаемость имеют *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*) и *A. cymophila*. В озерах- старицах бассейна Щугора зарегистрированы *Phryganea bipunctata*, *Limnephilus* sp. В питании рыб, как правило, преобладают доминирующие в бентосе виды личинок ручейников.

В составе ручейников в бассейнах крупных лососевых рек Северного Урала установлены виды, принадлежащие различным зоогеографическим группам. В целом фауна ручейников этого региона представлена видами, распространенными на Севере Европы, Западной и Восточной Сибири (Лепнева, 1964, 1966). Совершенно ясно выражен горный характер фауны ручейников рек этого региона.

### 5.3. Ручейники в бентосе и пище рыб водотоков Печоро-Илычского государственного заповедника

Научный и практический интерес представляют сведения о фауне ручейников Печоро-Илычского государственного заповедника, образованного в 1930 г., — уникального природного комплекса на западном склоне Северного Урала. Его территория пронизана густой сетью рек и ручьев, питающих р. Печора и ее правый приток Илыч. Реки заповедника остались в первозданном состоянии, законодательно выведены из хозяйственного оборота, в них расположены нерестилища крупнейшей в мире печорской семги. Наиболее крупные из рек: правые притоки верхнего течения Печоры (Кедровка, Шайтановка, Большая Порожня, Большая Горевка), левые притоки Илыча (Кожимью, Пырсью, Укью, Шежимью), а также участки рек Илыч и Печора, принимающие их. Все перечисленные

реки — типичные горные, условия обитания в которых благоприятны для личинок ручейников.

Исследования донного населения выполнены в летний период (июль–август). Помимо личинок ручейников из проб бентоса в нашем распоряжении были личинки, куколки и имаго этого отряда насекомых из пищи хариуса и молоди семги, выловленных 02—15.08 1996 г. в реках Илыч, Укью, Кожимью, 02.10 1993 г. — в р. Пырсью, 23.05 2000 г. — в р. Большая Порожня.

Горные реки заповедной зоны имеют длину не более 100 км, глубины на стрежне — до 1.2—2.5 м, сравнительно высокие скорости течения на перекатах и быстрых плесах (0.8—1.0 м/с). На перекатах доминируют стабильные галечно-валунные грунты с растительными обрастаниями, среди которых присутствуют мохообразные (*Fontinalis antipyretica*, *F. dalecarlica*, *Leptodictyum riparium*, *Drepanocladus fluitans*, *D. exannulatus*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Chilosecyphus rivularis* и др.) и масса нитчатых водорослей, представленных видами различных отделов: сине-зелеными, красными, зелеными и желто-зелеными. В прибрежье плесов и перекатов на галечно-валунных и песчано-гравийных грунтах наблюдается небольшое заиление. Речные воды в летний период (июль–август) имеют слабощелочной рН — 7.9—8.1, низкие мутность (0.5 г/м<sup>3</sup>), минерализацию (до 100 мг/л) и температуру (до 14 °С), высокую (свыше 100 %) степень насыщения кислородом. Доминирует в реках заповедника литореофильный биоценоз.

Отряд ручейников в бентосе рек Печоро-Илычского заповедника представлен 19 видами, 18 родами и 15 семействами (табл. 23), дополнительно зарегистрированы: в ручьях — вид *Asynarchus lapponicus*, в курье р. Кожимью — *Phryganea bipunctata* и в пище рыб — *Limnephilus borealis*. В крупных водотоках Печоро-Илычского заповедника найдена лишь треть числа видов ручейников, известных для горных рек Урала (Шубина, 2004).

В реках и ручьях заповедника личинки ручейников входят в число основных групп донного населения, поселяясь на разных глубинах, на участках с различными скоростями течения, отдавая предпочтение перекатам и быстрым плесам со стабильными галечно-валунными грунтами с растительными обрастаниями. Средняя численность ручейников в исследованных водотоках составляет 341 (114—725) экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса — 927.5(179.3—2640.3) мг/м<sup>2</sup>. В летний период на долю личинок и куколок отряда Trichoptera приходится до 35 % общей биомассы бентоса.

В табл. 24 приводится процентное содержание видов ручейников от численности и биомассы этих беспозвоночных в бентосе.

Массовое развитие в июле–августе получают немногие виды. В бассейне Печоры основной комплекс ручейников в летнюю межень состоит из представителей быстрых рек: *Rhyacophila nubila* и *Arctopsyche ladogensis*. В бассейне Илыча доминируют: в русле Илыча — *Brachycentrus subnubilus*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) ne-*

Т а б л и ц а 23

**Состав и распределение видов ручейников  
в водотоках Печоро-Илычского заповедника в летний период**

Видовой состав	Реки бассейна верхнего течения Илыча				Реки бассейна верхнего тече- ния Печоры	
	Илыч	Ко- жимью	Пыр- сью	Укью	Печора	Шайта- новка
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	+	+	—	+	+
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	+	+	+	—	+	+
<i>Oxyethira flavicornis</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Hydroptila tineoides</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Agraylea multipunctata</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	—	+	—	+	+	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	—	+	+	+	+
<i>Micrasema</i> sp.	+	+	—	—	+	+
<i>Apatania crymophila</i>	+	+	+	+	+	+
<i>A. stigmatella</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	—	+	—	—	+	—
<i>Silo pallipes</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+	+	—	+	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	+	—	+	+	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Notidobia ciliaris</i>	—	+	—	+	+	—

*vae* и *Psychomyia pusilla*, в р. Пырсью — *A. ladogensis*, *C. (Hydropsyche) nevae*, в р. Кожимью — *A. ladogensis*, *C. (Hydropsyche) nevae*, *Notidobia ciliaris* и *R. nubila*, в р. Укью — *B. subnubilus*. В сравнении с *R. nubila* и *A. ladogensis* виды *C. (Hydropsyche) nevae*, *P. pusilla*, *B. subnubilus*, *N. ciliaris* — обитатели более спокойных рек и ручьев. Общий характер фауны ручейников водотоков заповедника определяют реофильные и близкие к ним виды, предъявляющие высокие требования к кислородному режиму, к качеству воды, предпочитающие стабильные твердые грунты. В основном здесь зарегистрирована холодолюбивая фауна.

Ручейники в реках заповедника составляют существенную часть кормовой базы хариуса и молоди семги, многочисленных и близких по экологии видов рыб. В пищевых комках этих видов

Таблица 24

## Ручейники в летнем бентосе водотоков Печоро-Ильчского заповедника

Видовой состав	Бассейн верхнего течения Печоры				Бассейн верхнего течения р. Ильч, 1996 г.							
	основное русло Печоры, 07.2003		р. Шайтановка, 12.08.1981		основное русло Ильча, 08—09.08		р. Кожамъю, 07.08		р. Пырсью, 03—07.08		р. Укью, 23—25.07, 12—15.08	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	28.6	77.6	15.7	48.5	—	—	1.8	18.6	5.1	4.1	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	1.0	<0.1	6.0	13.9	2.2	0.3	12.7	0.8	4.3	2.4	—	—
<i>Hydroptila tineoides</i>	5.3	0.6	—	—	6.3	7.9	1.8	0.1	1.8	0.4	0.6	<0.1
<i>Agraylea multipunctata</i>	2.8	0.3	—	—	0.8	1.7	10.9	3.5	—	—	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	10.3	10.5	3.0	11.5	1.6	2.3	20.0	20.4	26.1	58.4	1.2	0.7
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	3.7	3.9	—	—	0.8	17.6	5.4	31.8	3.5	16.9	0.2	<0.1
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	0.9	1.1	—	—	—	—	—	—	1.8	1.4	3.5	6.1
<i>Psychomyia pusilla</i>	3.0	0.2	—	—	12.5	19.7	5.5	0.8	16.1	6.9	—	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	5.7	0.4	3.1	0.7	9.3	39.9	—	—	11.9	5.5	62.3	83.2
<i>Micrasema</i> sp.	8.5	0.1	15.8	1.3	5.7	0.3	3.7	<0.1	—	—	—	—
<i>Apatania cymophila</i>	22.6	1.6	20.0	18.1	1.1	2.2	3.7	0.1	18.2	2.2	4.0	1.6
<i>A. stigmatella</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3.6	0.1	—	—

<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	0.3	2.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Silo pallipes</i>	—	—	3.0	3.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	3.5	0.8	—	—	3.0	1.3	1.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.9	< 0.1	—	—	14.7	5.8	14.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	1.4	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notidobia ciliaris</i>	0.6	0.8	—	—	—	—	1.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Трихoptera, n/det., juv.	0.9	< 0.1	33.4	2.6	42.0	1.0	16.3	20.7	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средняя численность, экз./м <sup>2</sup>	330.3	277.2	254.8	348.1	179.3	113.9	260.8	345.6	858.8	1277.4	725.3	—	—	—	—	—	—	—	—
Средняя биомасса, мг/м <sup>2</sup>	2640.3	348.1	254.8	348.1	179.3	113.9	260.8	345.6	858.8	1277.4	725.3	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. 1 — доля (%) по численности; 2 — доля (%) по биомассе.

Т а б л и ц а 25

## Личинки ручейников в пище молоди семги р. Илыч на территории Печоро-Ильчского заповедника, 02—08.08 1996 г.

Видовой состав	1+		2+		3+		4+		5+	
	доля, %, по		доля, %, по		доля, %, по		доля, %, по		доля, %, по	
	числу	массе	числу	массе	числу	массе	числу	массе	числу	массе
<i>Mytrophora (Glossosoma?)</i> sp.	—	—	1.2	<0.1	—	—	5.9	0.5	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	0.2	<0.1	0.3	<0.1	29.4	17.4	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	8.7	0.9	1.4	0.1	0.9	0.8	—	—	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	0.4	0.2	3.2	2.5	—	—	26.7	39.3
<i>Psychomyia pusilla</i>	6.7	1.1	6.9	0.6	1.5	0.1	—	—	—	—
<i>Brachycentrus subtibialis</i>	22.0	76.8	73.6	97.8	67.7	65.4	—	—	46.7	55.4
<i>Apatania cymophila</i>	—	—	0.7	0.1	—	—	—	—	13.3	2.8
<i>Apatania</i> , фрагменты	24.6	7.0	7.9	0.2	22.2	8.5	29.4	40.0	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	—	—	—	—	2.1	22.4	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	—	2.8	0.7	0.6	0.1	23.5	22.3	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	38.0	14.2	4.2	0.2	0.6	<0.1	—	—	6.7	0.8
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	0.7	0.1	0.9	0.2	11.8	19.8	6.6	1.7
Среднее число экземпляров ручейников в одном желудке	15.0	—	43.2	—	33.8	—	17.0	—	15.0	—
Средняя масса ручейников в одном желудке, мг	—	47.6	—	243.6	—	243.6	—	40.3	—	59.6

Т а б л и ц а 26

**Личинки ручейников в пище хариуса  
из водотоков бассейна р. Илыч, 02—15.08 1996 г.**

Видовой состав	Река, возраст хариуса					
	Кожимью, возраст рыб 5+		Укью, возраст рыб 6+—9+		Илыч, возраст рыб 0+	
	1	2	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	0.2	0.1	1.2	3.0
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	9.0	0.2	—	—	2.5	1.1
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	2.1	0.1	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	—	0.4	0.1	1.2	0.9
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	0.2	0.1	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	0.8	0.1	0.2	0.1	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	—	—	4.9	1.9
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	—	—	5.5	1.7	89.0	92.4
<i>Apatania crymophila</i>	—	—	38.9	28.0	1.2	0.7
<i>Potamophylax latipennis (P. stellularis)</i>	0.8	0.3	—	—	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	62.3	64.4	1.7	3.1	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	8.3	0.5	—	—	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.7	< 0.1	—	—	—	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	0.2	0.1	—	—
<i>Notidobia ciliaris</i>	18.1	34.5	50.6	66.6	—	—
Среднее число экземпляров ручейников в одном желудке	12.2		52.2		16.3	
Средняя масса ручейников в одном желудке, мг		508.51		1935.2		12.85

Пр и м е ч а н и е . 1 — доля вида по числу экземпляров, %; 2 — доля вида по массе, %.

рыб на долю ручейников приходится до 50 % общей массы съеденных донных организмов. Рыбы в летний период в пищу используют личинок, куколок и имаго, но преимущественно личинок. Роль куколок и имаго в пищевом рационе рыб водотоков заповедника варьирует в зависимости от гидрологических условий года.

Анализ содержимого пищевых комков молоди семги, выловленной в августе 1996 г. в р. Илыч, показал, что наибольшее разнообразие, среди которых доминировал вид *B. subnubilus*, более высокая численность и масса ручейников установлены в желудках трех- и четырехлеток семги. У молоди семги на второй год жизни и у карликовых самцов на пятом и шестом годах онтогенеза эти показатели ниже (табл. 25). В пище семги в возрасте 1+ и 5+ по



Т а б л и ц а 27

**Личинки ручейников в пище хариуса  
из притоков верхнего течения Печоры (р. Большая Порожня)  
и Илыч (р. Пырсью)**

Видовой состав	Р. Большая Порожня, 23. 05. 2000, возраст хариуса 7+		Р. Пырсью, 02. 10. 1993, возраст хариуса 6+—9+	
	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	0.2	0.4
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	2.5	0.2
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	27.1	28.1	0.9	0.8
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	43.7	21.5	0.7	0.1
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	1.2	0.1	4.4	0.7
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	0.3	0.2	26.9	15.1
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	2.3	0.3
<i>Apatania crymophila</i>	—	—	27.8	16.8
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	22.3	36.4	—	—
<i>Limnephilus borealis</i>	0.3	0.1	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	—	—	1.2	1.3
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	—	2.3	1.1
<i>Athripsodes bilineatus</i>	—	—	0.5	0.1
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	0.2	0.2
<i>Notidobia ciliaris</i>	5.1	13.6	30.1	62.9
Среднее число экземпляров ручейников в одном желудке	35.0		43.2	
Средняя масса ручейников в одном желудке, мг		1131.3		1103.8

Примечание. 1 — доля вида по числу экземпляров, %; 2 — доля вида по массе, %.

числу экземпляров и массе также преобладал вид *B. subnubilus*, составляющий основу ручейников в бентосе реки.

Проанализирована роль ручейников в пищевом рационе сеголеток хариуса р. Илыч, выловленных в августе, и половозрелого хариуса (в возрасте 5+ и старше), выловленного в разных реках заповедника в мае, августе и октябре (табл. 26, 27). Несмотря на то что видовой состав ручейников в пище хариуса в период открытой воды довольно разнообразен, в его пищевом рационе независимо от возраста и сроков вылова по количеству экземпляров и массе, как правило, преобладают один-три, чаще — два, вида. Хариус в сравнении с молодью семги потребляет в пищу более разнообразный состав ручейников: установлено соответственно 17 и 10 видов.

## ГЛАВА 6

### РУЧЕЙНИКИ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА РЕКИ УСА (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

#### 6.1. Личинки ручейников р. Уса

Видовой состав трихoptерофауны рек Малая и Большая Уса (Полярный Урал), которые дают начало р. Уса, не отличался разнообразием. В р. Большая Уса идентифицированы виды: *Ryacophila nubila*, *Hydroptila* sp., *Arctopsyche ladogensis*, *Apatania crymophila*, *A. wallengreni*, *Limnephilus borealis*, *Limnephilus* sp., *Potamophylax latipennis (stellatus)*, *Dicosmoecus palatus*, в р. Малая Уса — лишь *Apatania* sp., *Potamophylax latipennis (stellatus)*, *Anisogamodes flavipunctatus*. Вид *D. palates*, имеющий восточнопалеарктическое распространение и не отмеченный ранее для лососевых водотоков Северного и Приполярного Урала, нами установлен в пище хариуса из р. Большая Уса.

В русле верхнего течения Усы ручейники встречаются на каменистых грунтах и в зарослях высших водных растений, ниже по течению роль этих организмов в бентосе реки невелика, и чаще они присутствуют здесь среди зарослей водных растений (Зверева, 1962). В р. Уса на территории Приполярного Урала (местечко Нерьювом) для каменистого побережья и среди зарослей высших водных растений О. С. Зверевой (1962) указываются виды ручейников *Athripsodes atterimus*, *Brachycentrus subnubilus*, *Apataniinae*. В бентосе р. Уса у с. Отовась (здесь река пересекает древнеозерный район) зарегистрированы на камнях личинки ручейников *Arctopsyche ladogensis*, личинки рода *Ceratopsyche*. На заиленном галечнике равнинного участка русла р. Уса присутствовали единично личинки *Brachycentrus*. В протоках русла Усы в районе впадения Колвы обнаружены личинки *B. subnubilus*, *Hydropsyche ornatula*. Для р. Уса близ устья Колвы по имаго установлен *Limnephilus borealis* (Лепнева, 1953), сибирский вид, широко заселивший север Европы, известный и из средней полосы европейской части России. В пробах бентоса р. Уса, взятых с каменистого грунта в июле 1990 г., нами зарегистрированы *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Lepidostoma hirtum*, *Ceraclea annulicornis*, *Apatania* sp.

В пище рыб, выловленных в р. Уса в 14 км ниже впадения Колвы в сентябре 1995 г., установлены виды ручейников: *Hydropsyche*

*guttata*, *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*, *Brachycentrus subnubilus*, *Athripsodes bilineatus*, *C. annulicornis*, *Arctopsyche ladogensis*, *Apatania crymophila*, у хариуса в пищевом рационе осенью доминировал по массе *B. subnubilus*; у сига и ерша — *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae* и *B. subnubilus*, у язя и плотвы — *B. subnubilus*.

В пищевых пробах рыб, выловленных в р. Уса в сентябре 1998 г., присутствовали у хариуса: *Arctopsyche ladogensis*, *Apatania crymophila*, *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*, *Hydropsyche contubernalis*, *B. subnubilus*, у сига: *B. subnubilus*, *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*, *H. contubernalis*, *Hydropsyche ornatula*, у пеляди: *Arctopsyche ladogensis*, *B. subnubilus*.

## 6.2. Личинки ручейников левых притоков р. Уса — лососевых рек Приполярного Урала

В лососевых притоках р. Уса — реках Приполярного Урала: Лемва, Большая Сыня, Косью, Вангыр, Кожим — ручейники входят в число основных донных беспозвоночных и постоянных компонентов пищи рыб (Шубина, 2006а). Встречаемость (в %) ручейников в бентосе этих рек составляет 81.6 (80.0—100.0), их средняя численность — 527.7 (317.8—667.4) экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса 1976.4 (1407—2717.2) мг/м<sup>2</sup>. Доля по биомассе (в %) личинок ручейников от общей биомассы бентоса: в р. Лемва — 21.2, Большая Сыня — 30.4, Косью — 13.3, Вангыр — 15.2, Кожим — 34.6. Видовой состав и распределение ручейников по лососевым водотокам Приполярного Урала приводятся в табл. 28. Данные видового состава ручейников р. Лемва даны в тексте.

В составе бентоса р. *Лемва* в период исследований (23.07 1995 г.) обнаружены в основном молодые личинки ручейников родов *Apatania* и *Mystrophora* (*Glossosoma*?), которые доминировали по числу экземпляров. Однако основу биомассы бентоса здесь составляли крупные экземпляры личинок *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*). В пробах дрефты донных беспозвоночных среди ручейников отмечены молодые личинки *Mystrophora* (*Glossosoma*?) sp., *Apatania* sp., *Limnephilus* sp. По сборам бентоса, выполненным в русле Лемвы в июле 1990 г., зарегистрированы молодые особи *Hydropsyche*, пустые домики ручейников рода *Lepidostoma* и семейства *Limnephilidae*. В р. Лемва Э. И. Поповой (1962) среди зарослей высших водных растений найдены личинки *Brachycentrus subnubilus* и *Ceraclea annulicornis*.

В пищевых комках хариуса, выловленного в этой реке, присутствовали *R. nubila*, *A. ladogensis*, *Limnephilus borealis*, фрагменты личинок рода *Halesus*. Первые два вида в пище хариуса доминировали по числу экземпляров и по массе.

Ручейники р. *Большая Сыня*. Встречаемость личинок ручейников в бентосе р. Войвож, которая считается основным истоком р. Большая Сыня, была 80 %, доля их по биомассе от общего бентоса — 12.3 %. Кроме личинок в биомассе донного населения в летний период (в августе) велика роль куколок ручейников, на долю которых приходится 7.4 %. Средняя биомасса водных фаз (личинок и куколок) ручейников р. Войвож в период исследований составляла 2717.2 мг/м<sup>2</sup> и по биомассе ручейники здесь занимали второе место после мошек. Видовой состав ручейников этой реки близок к ручьевой фауне: *Rhyacophila nubila*, *R. obliterata*, *Mystraphora (Glossosoma?) altaica*, *Hydroptila* sp., *Arctopsyche ladogensis*, *Apatania crymophila*, *Apatania* sp. В августе по численности и биомассе доминировали личинки и куколки *R. nubila*.

Для русла Большой Сыни характерны стабильные галечно-валунные грунты с водорослевыми, среди которых присутствуют ностоки, *Lemanea* sp., нитчатые и другие водоросли, и мховыми обрастаниями, среди последних преобладают *Fontinalis antipyretica*, *Hygrohypnum ochraceum* (Шубина, 2006а). Существенный вклад ручейники вносят в создание биомассы бентоса р. Большая Сыня и после слияния образующих ее рек Войвож и Лунвож. На их долю приходится от 11 до 71 % от общей биомассы бентоса в зависимости от участка реки и гидрологических условий года исследований, прежде всего от уровня воды. Сравним биомассу ручейников в период открытой воды двух лет, 1997 и 2002. Так, в августе 2002 г. продолжительные и обильные дожди вызвали в реке высокие паводки. В летний период 1997 г. уровень воды в р. Большая Сыня был близок к среднегодовым. Паводки 2002 г. по сравнению с нормальным уровнем воды 1997 г. вызвали резкое снижение встречаемости, численности и биомассы личинок ручейников:

Водная фаза ручейников	Встречаемость, %		Средняя численность, экз./м <sup>2</sup>		Средняя биомасса, мг/м <sup>2</sup>	
	1997 г.	2002 г.	1997 г.	2002 г.	1997 г.	2002 г.
Trichoptera, lv.	100.0	62.5	543.5	78.9	2770.3	626.2
Trichoptera, pp.	22.2	12.5	5.8	7.4	47.3	166.5

Велика роль ручейников и в питании хариуса р. Большая Сыня. Так, по сборам 08.09 1997 г. они составляли большую часть массы (от 50 до 80 %) его пищевого комка. В питании рыб установлены виды: *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Mystraphora (Glossosoma?)* sp., *B. subnubilus*, *A. crymophila*, *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*. На долю *A. crymophila* приходилось 90 % от числа и 96 % от массы организмов пищевого комка.

В трихонтерофауне р. Большая Сыня обнаружено 24 вида, из них по пробам бентоса зарегистрировано 20 видов личинок ручейников. По пищевым пробам рыб дополнительно к пробам бентоса

нами выявлен вид *Ceraclea annulicornis*, а по имаго ручейников указывается для водоемов бассейна этой реки еще три вида (табл. 28). Все приведенные для р. Большая Сыня виды, кроме *Hagenella clathrata*, установленного по имаго, характерны для текучих вод Северного и Приполярного Урала. Вид *Hagenella clathrata* обитает, видимо, не в водотоках бассейна р. Большая Сыня, а в ее мелких, сильно заросших, заболоченных стоячих водоемах. По численности и биомассе в бентосе р. Большая Сыня доминируют виды: в верхнем течении — *Arctopsyche ladogensis* и *R. nubila*, в среднем — *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, в нижнем течении — *Apatania crymophila*, *C. (H.) nevae*, *Brachycentrus subnubilus*.

Река **Косью** — многоводный левый приток Усы. Гидробиологические исследования выполнены на горном, предгорном и равнинном участках р. Косью. В местах отбора проб бентоса в реке на территории гор дно выстлано в основном крупными валунами с моховыми (*Calliergon giganteum*, *Chiloscyphus rivularis*, *Fontinalis antipyretica*, *Hygrohypnum ochraceum*) и нитчатыми обрастаниями. Здесь среди ручейников более 70 % от их общей численности приходилось на ювенильных личинок *Apatania crymophila* и около 20 % — на куколок этого вида. Кроме них в смывах с валунно-галечного грунта реже отмечены виды *Rhyacophila nubila*, *C. (Hydropsyche) nevae*, *Mytrophora (Glossosoma?) sp.*, *B. subnubilus*. В бентосе ручья, исследованном на этом участке Косью, найдены *Polycentropus flavomaculatus*, *Potamophylax sp.*, *Apatania sp.*

Река Косью на протяжении всего среднего течения (предгорная часть) и даже частично нижнего (равнинный участок) испытывает влияние горной части, что в конечном итоге сказывается на составе ее фауны. На валунно-галечном грунте предгорного участка Косью преобладает слизистый водорослевый налет, встречается мох *C. rivularis*, *Leptodyctium riparium* и нитчатые обрастания. Среди ручейников в июльских пробах бентоса преобладали молодые личинки *Apatania* и *B. subnubilus*, реже присутствовали куколки последнего вида. Для валунно-галечного грунта отмечены также виды *Ceraclea annulicornis*, *B. subnubilus*. Э. И. Поповой (1962) по сборам 50-х годов для предгорного участка реки в числе доминирующих ручейников указываются реофилы *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, представители семейств Glossosomatidae, Apataniidae. Более спокойный характер реки на этом участке в сравнении с горным обуславливает обитание здесь и таких видов, как *Ceraclea fulva*, *Halesus sp.*, *Lepidostoma hirtum*. Иной состав имеет трихотерофауна в давно сформировавшейся курье — Отекурье, длиной до 2,4 км, шириной до 50 м, с песчаным грунтом с большим количеством грубых растительных остатков. В пищевых пробах рыб, выловленных в Отекурье, отмечены личинки *Phryganea grandis*, *Limnephilus rhombicus*, *Anabolia laevis*, *Grammotaulius nigropunctatus*.

Видовой состав ручейников нижнего равнинного участка р. Косью, ширина которого достигает 250—325 м, а преобладающие

глубины — 3 м (местами — до 5—7 м), был беден. Здесь в пробах бентоса найдены лишь *B. subnubilus* и *Apatania* sp.

В питании хариуса и сига, выловленных в р. Косью у местечка Березники в июле 1956 г. (сборы Л. Н. Соловкиной), доминировали личинки *Ceraclea annulicornis*, у сига отмечен вид *Baraeodes minutus*, а у хариуса — *Mytrophora (Glossosoma?)* sp., в пище хариуса, пойманного в августе 1956 г., присутствовали личинки *R. nubila*. В пище язя, выловленного 24 июля 1956 г. в р. Косью выше дер. Дресвянка, установлены *Anabolia laevis* и *Grammotaulius nigropunctatus*. В питании хариуса и сига, выловленных 11 июля 1993 г. в р. Косью, из ручейников доминировали по числу экземпляров и встречаемости личинки *Rhyacophila nubila*. Кроме этого в пище хариуса найдены *Arctopsyche ladogensis*, *Apatania crymophila*, в пище сига — *A. crymophila*, *Limnephilus nigriceps*. Личинки ручейников из пищи гольяна (сборы 22—24 июля 1994 г.) не отличались разнообразием: присутствовали лишь молодые особи личинок *A. crymophila* и фрагменты *Anabolia laevis*.

В составе ручейников р. Косью прослеживаются определенные закономерности, обусловленные неоднородностью участков реки по геологии, скоростям течения, характеру грунтов. Для русла р. Косью указывается 22 вида (табл. 28). Типичные реофильные личинки ручейников (*R. nubila*, *A. ladogensis*, *Lepidostoma hirtum*, представители семейств Glossosomatidae и Apataniidae), предпочитающие галечно-валунные грунты и быстрое течение, обитают на горном и предгорном участках реки. Здесь чаще, чем на равнинном участке, встречены личинки *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*. Для равнинных участков, отличающихся слабым развитием ручейников, характерны *B. subnubilus*, *Apatania* sp. и озерные личинки — *L. rhombicus*, *G. nigropunctatus*, *A. laevis* (Попова, 1962).

Река **Вангыр** — наиболее крупный левый приток Косью. Для среднего течения р. Вангыр, где река имеет предгорный характер, на долю личинок и куколок ручейников приходилось 30 % общей биомассы бентоса, доминировали *Arctopsyche ladogensis* и *Rhyacophila nubila*. На каменистом грунте с моховыми обрастаниями в устье Вангыра найдены *Arctopsyche ladogensis*, *Rhyacophila fasciata*, *Rhyacophila nubila*, *Mytrophora (Glossosoma?) altaica*, *B. subnubilus*.

В пище хариуса, выловленного в р. Вангыр, выявлены *R. nubila*, *A. ladogensis*, *Mytrophora (Glossosoma?)* sp., *Polycentropus flavomaculatus*, *Apatania crymophila*, *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*, *Limnephilus borealis*, фрагменты личинок родов *Asynarchus*, *Grammotaulius*. В июле в пищевых комках хариуса чаще присутствовали *R. nubila* и *P. latipennis (P. stellatus)*, а основу пищевого рациона хариуса в этот период составляли *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis* и *Apatania crymophila*. Всего в составе ручейников р. Вангыр по небольшому гидробиологическому и ихтиологическому сборам установлено 19 видов из 9 семейств (табл. 28).

Т а б л и ц а 28

**Состав и распределение ручейников  
в лососевых реках Приполярного Урала**

Семейство, вид	Большая Сыня	Косью	Притоки р. Косью	
			Вангыр	Кожим
<b>RHYACOPHILIDAE</b>				
<i>Rhyacophila fasciata</i>	—	—	+	+
<i>R. nubila</i>	+	+	+	+
<i>R. obliterated</i>	+	—	—	—
<i>Rhyacophila</i> sp.	+	—	+	+
<b>GLOSSOSOMATIDAE</b>				
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	+	+	+	+
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	+	+	+	+
<i>Glossosoma intermedium</i>	+	—	—	—
<b>HYDROPTILIDAE</b>				
<i>Oxyethira distinctella</i>	+	—	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	+	—	—	+
<b>ARCTOPSYCHIDAE</b>				
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+	+	+
<b>HYDROPSYCHIDAE</b>				
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	+	+	—	+
<i>Hydropsyche</i> sp.	—	+	—	—
<b>POLYCENTROPODIDAE</b>				
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	+	—	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	+	+	—
<b>PSYCHOMYIIDAE</b>				
<i>Psychomyia pusilla</i>	+	—	—	—
<b>PHRYGANEIDAE</b>				
<i>Haginella clathrata</i>	+*	—	—	—
<i>Phryganea bipunctata</i>	—	+	+	—
<i>P. grandis</i>	—	+*	—	—
<b>BRACHYCENTRIDAE</b>				
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+	+	+
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	—	+
<b>APATANIIDAE</b>				
<i>Apatania crymophila</i>	+	+	+	+

Таблица 28 (продолжение)

Семейство, вид	Большая Сыня	Косью	Притоки р. Косью	
			Вангыр	Кожим
<i>A. majuscula</i>	—	—	—	+
<i>A. stigmatella</i>	+*	—	—	—
<i>A. wallengreni</i>	—	—	—	+
<i>Apatania</i> sp.	—	+	+	+
LIMNEPHILIDAE				
<i>Limnephilus borealis</i>	+	—	+	—
<i>L. extricatus</i>	+	—	—	—
<i>L. nigriceps</i>	—	+	—	—
<i>L. rhombicus</i>	—	+	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	—	—	+	+
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	—	+	+	—
<i>Anabolia laevis</i>	—	+	—	—
<i>Asynarchus lapponicus</i>	—	—	+	+
<i>Asynarchus</i> sp.	—	—	+	+
<i>Potamophylax cingulatus</i>	+*	—	—	—
<i>P. latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	+	+	+	+
<i>Halesus</i> sp.	—	+	—	+
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i>	—	—	—	+
LEPIDOSTOMATIDAE				
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+	—	—
LEPTOCERIDAE				
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	—	+	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	+	+	+	+
<i>C. fulva</i>	—	+	—	—
BARAEIDAE				
<i>Beraeodes minutus</i>	—	+	—	—

Примечание. +\* — вид установлен по имаго (Лоскутова, 2004).

Личинки ручейников р. **Кожим**. В реке доминируют стабильные галечно-валунные грунты с моховыми и водорослевыми обрастаниями. В составе водорослевых обрастаний гальки и валунов в верховье Кожима чаще присутствуют *Tetraspora cylindrica* и *Hydrurus foetidus*, в среднем и нижнем течении — различные нитчатые водоросли. Выявлены видовой состав и количественные показатели развития ручейников в бентосе, дрифте и в пище рыб р. Кожим и ее притоков, установлено влияние горных работ на эти характеристики беспозвоночных, приспособленных жить в чистых



водах, в которых нет на грунтах больших наносов минеральных и органических веществ.

По сборам в июне–августе 1981—1987 гг. на всех исследованных участках р. Кожим, от верховий до устья, в бентосе встречены личинки и куколки ручейников, общие количественные показатели развития которых по участкам реки отличались:

Показатели	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение
Средняя численность, экз./м <sup>2</sup>	160.5	700.9	932.2
Средняя биомасса, мг/м <sup>2</sup>	1277.64	910.43	2032.91

Личинки ручейников р. Кожим предпочитают галечно–валунные грунты с растительными обрастаниями и с незначительными наносами песка и глины. Так, на галечно-валунных грунтах с обрастаниями и песчаными наносами численность и биомасса личинок ручейников колебались соответственно в пределах 0.05—0.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 0.2—1.5 г/м<sup>2</sup>, на галечно-валунных грунтах с моховыми и водорослевыми обрастаниями и с незначительной аккумуляцией минеральных наносов соответственно 0.6—0.9 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 5.2—8.6 г/м<sup>2</sup>. Причем в районах вне разработок россыпных месторождений в реке на коренных каменистых грунтах с растительными обрастаниями доминируют *Rhyacophila nubila*, в районах разработок на грунтах с обрастаниями и с песчаными наносами — *Apatania crytophila*. На коренных каменистых грунтах при наличии на них песчаных наносов развитие ручейников существенно угнетается, сокращается их видовой состав; грунты с обильными песчаными наносами не заселялись ручейниками. Помимо снижения качественных и количественных показателей развития личинок и куколок ручейников в р. Кожим на участках полигонов наблюдаются значительные миграции этих насекомых вниз по течению со средней численностью 0.73 экз./м<sup>3</sup> и средней биомассой 0.037 мг/м<sup>3</sup>. В составе мигрирующих ручейников в притоках и в русле Кожима в осенне-летний период обнаружены личинки *A. crytophila*, личинки и куколки *R. nubila*.

За все годы исследований в русле р. Кожим не отмечено большого разнообразия трихоптерофауны. Особенно бедным был видовой состав ручейников в верхнем течении этой реки — от истоков до впадения р. Балбанью, причем на этом участке установлено меньше видов, чем на нижележащих участках реки (табл. 29). Не зарегистрированы в пробах бентоса верхнего течения Кожима типичные элементы фауны ручейников водотоков Северного и Приполярного Урала: *Arctopsyche ladogensis* и *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, широко распространенные на Севере европейской части России. Эти виды ручейников появляются в бентосе лососе-

Т а б л и ц а 29

**Видовой состав личинок ручейников в бентосе русла р. Кожим по участкам**

Видовой состав	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение
<i>Rhyacophila nubila</i>	+	+	+
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	+
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	+	+
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	+	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche)</i> , juv.	—	—	+
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i>	—	+	+
<i>Apatania crymophila</i>	+	+	+
<i>Apatania</i> sp.	+	+	+
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+	+
<i>Asynarchus lapponicus</i>	—	—	+
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	+	+	—
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i>	—	+	—
Limnephilidae n/det.	—	—	+
Всего	5	9	10

вых рек Приполярного Урала (Большая Сыня, Лемва, Косью, Кожим) в районе предгорий и Печорской равнины.

Основу численности и биомассы ручейников по всему течению русла р. Кожим в осенне-летний период составляли личинки *A. crymophila*. В среднем течении доминировали по биомассе также *R. nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, в нижнем — личинки и куколки *A. ladogensis*. Основными мигрантами в дрефте р. Кожим были молодые личинки *R. nubila* и *Apatania crymophila*.

Не отличался большим разнообразием видовой состав ручейников и в бентосе притоков верхнего течения р. Кожим. В исследованных ручьях, питающих Кожим, установлены только *Apatania majuscula* и *Apatania* sp. с общей численностью 53 экз./м<sup>2</sup> и биомассой 0.2 г/м<sup>2</sup>. Такая видовая бедность ручьевой фауны, возможно, объясняется небольшими исследованными участками ручьев. В р. Балбанью, притоке Кожима, состав ручейников насчитывал пять видов: *Rhyacophila nubila*, *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*, *A. crymophila*, *Apatania* sp., *P. latipennis (P. stellatus)*. Как и в русле верхнего течения Кожима, доминировали по численности и биомассе личинки и куколки *R. nubila*, *A. crymophila*. В р. Балбанью дополнительно к списку видовой состав ручейников верхнего течения основного русла р. Кожим обнаружен вид *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*. В июльских пробах дрефта беспозвоночных из р. Балбанью найдены молодые личинки *R. nubila* и *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*. 07.07 1981 г. в пище хариуса возраста 4+

Т а б л и ц а 30

## Видовой состав ручейников в пище рыб р. Кожим

Видовой состав	Хариус	Молодь семги	Сиг
<i>Rhyacophila nubila</i>	+	+	+
<i>Mytrophora (Glossosoma?) altaica</i>	+	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	—	—
<i>Apatania crymophila</i>	+	+	+
<i>Apatania</i> sp.	+	—	—
<i>Asynarchus lapponicus</i>	+	—	—
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	+	—	+
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i>	+	—	—

кроме перечисленных для р. Балбанью видов ручейников установлены личинки *Brachycentrus subnubilus*. В сборах дрефта беспозвоночных, взятых 6 августа 1984 г. в р. Лембико-ю, притоке среднего течения р. Кожим, зарегистрированы только молодые личинки *Apatania*.

В пище хариуса, молоди семги и сига р. Кожим обнаружено 9 видов ручейников (табл. 30). Рыбы р. Кожим в пищу использовали в основном весь набор видов ручейников, зарегистрированных в пробах бентоса. Необходимо отметить, что выборка по видам рыб была неравноценной и отражала их количественное содержание в водоемах Кожима. В июле в составе личинок, используемых в пищу хариусом и молодь семги, выловленных на одних и тех же станциях, доминировали *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis* и *Apatania crymophila*. В мае 1995 г. в пище хариуса из р. Кожим помимо вышеперечисленных видов установлены *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*, *Brachycentrus subnubilus*, *Micrasema* sp., из них *P. latipennis (P. stellatus)*, *B. subnubilus* — доминировали. В это время большое значение в пище рыб имели и личинки вида *A. ladogensis*.

В питании молоди семги в районе выше впадения р. Сывью (среднее течение р. Кожим) в июле (встречаемость ручейников в пище рыб 17 %) обнаружен только вид *R. nubila* с численностью 0.2 экз. и массой 3.2 мг в одном пищевом комке, в сентябре — два вида: *Arctopsyche ladogensis* и *A. crymophila*. Последний вид доминировал по количеству и массе. Осенью в 33 % исследованных пищевых проб молоди семги в одном желудке в среднем присутствовало 55 экз. ручейников с общей массой 154 мг.

В питании сига, выловленного неводом в том же районе, что и молодь семги, в июле преобладали по массе куколки *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*, по количеству — личинки *A. crymophila*.

Т а б л и ц а 31

**Ручейники в пище половозрелого хариуса (3+—10+)  
в верхнем и нижнем течениях р. Кожим, 1982 г.**

Видовой состав и стадия развития ручейников	Верхнее течение, 19—28.07, лов кораб- ликом, n = 49, встре- чаемость ручейников в пище 71 %		Нижнее течение, 14.09, лов неводом, n = 16, встречаемость ручейников в пище 88 %	
	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i> , lv.	0.53	3.92	0.13	0.94
<i>R. nubila</i> , pp.	13.77	624.44	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i> , lv.	—	—	12.63	48.30
<i>Arctopsyche ladogensis</i> , lv.	—	—	1.25	61.48
<i>Apatania crymophila</i> , lv.	—	—	21.44	70.85
<i>Apatania</i> sp., lv.	—	—	3.06	10.08
<i>Asynarchus lapponicus</i> , lv.	0.04	1.46	—	—
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i> , lv.	—	—	0.06	5.0
Всего	14.34	629.82	38.57	196.65

Пр и м е ч а н и е. n — количество исследованных рыб; 1 — среднее число экземпляров ручейников в одном кишечном тракте; 2 — средняя масса (мг) ручейников в одном кишечном тракте.

Кроме этих видов в пище сига редко присутствовали личинки *R. nubila*. Средние показатели числа и массы ручейников в одном кишечном тракте сига в этот период были очень низкими: соответственно 3.5 экз. и 13.9 мг.

В пище половозрелого хариуса из верхнего и нижнего течений р. Кожим (табл. 31) преобладали те же виды ручейников и в той же стадии развития, что и в бентосе на этих участках реки. В питании хариуса (возраст 3+—10+) из верхнего течения р. Кожим в июле 1981 г. доминировали личинки *A. crymophila*. В пищевых комках хариуса трех-—шестилеток, выловленных 23 июля 1981 г. в нижнем течении Кожима, установлены виды: *R. nubila*, *P. latipennis* (*P. stellatus*) (личинки и куколки), *A. crymophila*, встречаемость ручейников в этот период была 55 %.

В водотоках бассейна р. Кожим по сборам бентоса, дрефта донных беспозвоночных и пищевым пробам рыб в составе ручейников обнаружен 21 вид (табл. 28). Для крупной уральской р. Кожим и ее притоков такое видовое разнообразие ручейников, составляющих основу донного населения, весьма скудно, если учесть, что определены они из большого гидробиологического и ихтиологического материала. Трихoptерофауна в главном русле р. Кожим по пробам

бентоса представлена 12 видами, которые могут жить в водотоках с благоприятным кислородным режимом в условиях естественных слабых минеральных и органических наносов на коренных галечно-валунных грунтах. Ручейники р. Кожим очень чувствительны к недостатку кислорода, особенно они восприимчивы к любым минеральным и органическим загрязнениям, которые уменьшают запас растворенного кислорода в воде. Установленные в бассейне р. Кожим виды ручейников — это характерные для северных текучих вод (ручьев, небольших речек) Палеарктики виды, обитающие и в прибрежных зонах крупных озер с прохладной водой. Из потамобионтов, представителей более спокойных, равнинных рек, установлен вид *Brachycentrus subnubilus*, который в бассейне р. Кожим явно угнетен, на что указывают его невысокие количественные показатели развития. На фауну ручейников р. Кожим негативно влияет антропогенный фактор — разработка россыпных месторождений золота в бассейне этой реки.

### **6.3. Влияние разработки россыпных месторождений золота на фауну ручейников р. Кожим**

В бассейне р. Кожим с конца 70-х годов прошлого столетия установлена водная эрозия водосбора, вызванная масштабной разработкой и разработкой россыпных месторождений золота (Влияние горных разработок., 1989). В водотоки бассейна поступает эрозийный материал в количествах, превышающих естественную норму. Учитывая мощность данного фактора, направленность и степень влияния на условия среды обитания донных организмов, вполне обосновано отнесение его к категории экстремального фактора по отношению к гидробионтам, прежде всего к личинкам амфибиотических насекомых, которые чутко реагируют на загрязнение и служат показателями качества экологического состояния. В р. Кожим и ряде ее притоков на коренном каменистом грунте отложились песчаные и глинистые наносы разной мощности, повысилась мутность воды и содержание в воде взвешенных твердых частиц, однако химический состав вод остался практически неизменным (Шубина, 2006а).

Аккумуляция минеральных наносов на коренных грунтах пагубно сказывается на личинках ручейников — типичных литореобионтах, для которых нужны твердые поверхности как для прикрепления, движения, питания, так и для размножения. Доказано (Brusven, Prather, 1974), что для ручейников занесение дна реки песком опаснее, чем заиление, ибо ил легче размывается течением.

При аккумуляции песчаных наносов на грунтах личинки ручейников значительно сокращают численность и биомассу:

Показатель	Коренной грунт без песчаных наносов	Коренной грунт с песчаными наносами
Численность, экз./м <sup>2</sup>	625	46
Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	8593.75	4.62

Эти гидробионты чувствительны к взвешенным в воде веществам, к выпадению на грунтах минеральных наносов. При повышенной концентрации взвешенных веществ наблюдается нарушение поведенческих реакций личинок ручейников. Неблагоприятное действие минеральных взвесей на ручейников проявляется в нарушении их питания, в засорении ловчих аппаратов и засыпании наносами организмов, обитающих на грунте (Константинов, 1979). В результате гибнут ручейники и их кладки, значительная часть этих беспозвоночных, прежде всего личинок младших возрастных стадий, отмирает из-за травм.

На участках действующих полигонов в русле р. Кожим помимо снижения количественных показателей развития ручейников сокращается и их видовой состав, в основном за счет выпадения характерных для уральских рек реофильных и оксифильных форм, на галечно-валунных грунтах с мощными песчаными наносами личинки ручейников здесь вообще отсутствовали. Непосредственно в районе полигонов этой реки обнаружено лишь 4 вида: *R. nubila*, *A. cryptophila*, *Apatania* sp., *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*), тогда как для русла Кожима указывается 12 видов. Фауна ручейников р. Кожим в районе полигонов ограничена видами, адаптированными к относительно высокому содержанию в воде кислорода и слабой аккумуляции наносов на коренных галечно-валунных грунтах.

При загрязнении среды р. Кожим, вызванной последствиями хозяйственной деятельности, растет интенсивность миграций личинок ручейников вниз по течению (катастрофический дрейф). Одна из причин их обильного сноса — повышение мутности воды (Rosenberg, Wiens, 1975). Личинки ручейников не способны переносить длительное воздействие взвесей в воде, и в период увеличения их содержания они в большом количестве попадают в дрейф донных беспозвоночных. Сравнение данных по дрейфу беспозвоночных р. Кожим на участках с различной степенью загрязнения показало, что наибольший снос ручейников происходит в верхнем и среднем течениях реки в районах разработок россыпных месторождений. С удалением от полигонов количественные показатели численности и биомассы личинок ручейников в дрейфе уменьшаются. Мигрирующие ручейники в толще воды на

участках реки ниже полигонов установлены, выше полигонов они отсутствовали:

Показатель	Выше полигонов	Ниже полигонов
Численность, экз./м <sup>3</sup>	—	4.14
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	—	0.03

Тонкие неорганические частицы взвесей аккумулируются на поверхности тела и дыхательных органов личинок ручейников, что заставляет их мигрировать в более чистые воды.

\* \* \*

Таким образом, левые лососевые притоки р. Уса характеризуются наличием целого ряда благоприятных факторов для развития в их русле обильной фауны ручейников. К этим факторам прежде всего относятся: богатые и разнообразные заросли водной растительности, стабильный валунно-галечный грунт с наличием водорослей и мохообразных, высокие скорости течения, слабощелочная реакция воды. По видовому составу ручейников участки самой р. Уса и ее притоков, расположенных вне отложений вюрмского оледенения, несмотря на более суровые климатические условия, богаче русла нижнего течения Печоры, что рассматривается как результат сохранения большинства видов в водоемах Приуралья на тех участках, куда оледенение не распространялось (Зверева, 1969).

#### **6.4. Личинки ручейников правых тундровых притоков р. Уса**

Неоднородность рельефа правой и левой частей бассейна Усы обуславливает существенные различия между правобережными и левобережными притоками, питающими р. Уса (Зверева, 1962). Отличительная черта исследованных правых притоков Усы (Адзъва, Колва и др.), берущих начало из озер Большеземельской тундры, в сравнении с левыми притоками, стекающими со склонов Приполярного Урала, — повышение минерализации воды (до 180 мг/л), особенно в период зимней межени, обусловленное участием грунтовых и подземных вод в питании водотоков этого региона (Власова, 1962). Бассейны правых притоков в большей части лежат за Полярным кругом, в области распространения вечной мерзлоты, лишь низовья некоторых из них расположены в лесотундре. Они характеризуются слабо выработанными долинами, эрозийными условиями в русле, незначительной заиленностью грунта, отсутст-

вием погруженных водных растений, непостоянством гидрологического режима.

Роль ручейников в бентосе этих рек невелика. Они единично присутствуют в прибрежье на дне и среди зарослей водной растительности. Личинки ручейников на верхних участках р. *Колва* (у с. Костюк) немногочисленны и в основном представлены мелкими формами Leptoceridae, крупной формой *Anabolia laevis* (семейство Limnephilidae). Для участка р. Колва в пределах исследованной Колвинской впадины (включая устье р. Хатаяга) из личинок ручейников характерны *Neureclipsis bimaculata*, *B. subnubilus* (Попова, 1962). В низовье Колвы на песчаном дне личинки ручейников немногочисленны, их видовой состав Э. И. Поповой (1962) приводится из материалов по питанию рыб и здесь установлены *N. bimaculata*, *Ceraclea annulicornis*. Для р. Колва по имагинальной фазе ручейника С. Г. Лепневой (1953) указывается вид *Nemotaulius (Glyphotaelius) punctatolineatus*.

По летним сборам 1995—1996 гг. в пробах бентоса из тундровой р. Колва (с учетом ее притоков) нами установлены виды: *Ryacophila nubila*, *Hydroptila* sp., *Hydropsyche ornata*, *Brachycentrus subnubilus*, *Micrasema* sp., *Apatania* sp., *Limnephilus* sp., *Anabolia* sp., *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*, *Molanna* sp. В пище хариуса, выловленного в Колве в июле 1995 г., зарегистрированы виды личинок *C. annulicornis* (доминировали по числу экземпляров и массе), единично *Apatania cymophila* и пустые домики *Brachycentrus*. В пище хариуса и сига, выловленных в октябре 1996 г., найдены *Hydropsyche guttata*, *Brachycentrus subnubilus*, *C. annulicornis*. Осенью в пище обоих видов рыб среди ручейников преобладали личинки *B. subnubilus*, на долю которых в одном кишечном тракте у хариуса и сига приходилось соответственно 85 и 98 % от числа экземпляров и 75 и 97 % от массы всех ручейников. Река Колва по числу видов личинок ручейников намного уступает левым лососевым притокам Усы.

С. Г. Лепнева (1953) для тундровой р. Адзъва, притока Усы, по имаго приводит два вида ручейников: *Grammotaulius signatipennis* и *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*. Для вида *G. signatipennis*, приуроченного к мелким заболоченным заросшим водоемам, С. Г. Лепнева (1966) дает подробное описание взрослой личинки и куколки, хотя в «Определителе пресноводных...» (2001, т. 5) указывается, что личинки этого вида недостаточно изучены. Вид распространен в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Камчатке, в Приморском крае, на Шантарских островах. Вне России установлено наличие вида в Финляндии, на Скандинавском полуострове.



## ГЛАВА 7

# РУЧЕЙНИКИ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЙ ПЕЧОРЫ И ИХ РАВНИННЫХ ПРИТОКОВ

### 7.1. Личинки ручейников магистрального русла среднего и нижнего течений Печоры

По результатам гидробиологических исследований выявлено, что в магистральном русле среднего и нижнего течений Печоры в сравнении с таковым верхнего течения (см. гл. 5) личинки ручейников не входят в число ведущих групп донного населения. Роль их в общей численности бентоса невелика — менее 2 %, средняя биомасса ручейников не превышает 0.01 г/м<sup>2</sup>, встречаемость от числа взятых проб в среднем течении — 32, в нижнем — 16 % (Зверева, 1969, 1971). Личинки ручейников на этих участках реки присутствуют в растительных обрастаниях валунно-галечных россыпей или на древесном субстрате и отсутствуют на песчаных грунтах.

В составе ручейников на дне русла *среднего течения Печоры* О. С. Зверевой (1969) указываются виды: *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Hydropsyche ornatula*, *Arctopsyche ladogensis*, *Brachycentrus subnubilis*, *Neureclipsis bimaculata*, *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*. Определение мной сохранившихся в Лаборатории ихтиологии и гидробиологии Института биологии коллекций личинок ручейников, взятых на этом русловом участке Печоры, добавило к перечисленным выше видам *Psychomyia pusilla*, *Micrasema* sp. (juv.), *Glossosoma* sp., *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*, *Apatania* sp. В р. Печора выше впадения р. Северная Мыльва в смыве с камней присутствовали в пробах пустые домики ручейников рода *Limnephilus*. Для среднего течения Печоры у с. Усть-Кожва С. Г. Лепнева (1953) по одному экземпляру имаго указывает *Grammotaulius sibiricus* (возможно, ручейник вылетел из небольшого пойменного водоема окрестностей с. Усть-Кожва). Этот вид приурочен к литорали озер и мелким богатым растительностью заболоченным водоемам; он распространен на севере и в средней европейской части России, в Сибири и на Дальнем Востоке.

4—6 июля 2003 г. на верхнем участке среднего течения главного русла Печоры и в ее притоке — р. Хорошевка были проведены

гидробиологические исследования. Личинки ручейников встречены в 26 % проб бентоса из русла Печоры, здесь установлены виды: *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Hydropsyche ornatula*, *Polycentropus flavomaculatus*, *B. subnubilus*, *Apatania* juv., *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*. В р. Хорошевка среди зарослей высших водных растений найдены куколки представителей рода *Lymnephilus*, на песчаном дне с наличием детрита личинки ручейников в реке не обнаружены.

В июле–сентябре 1964 г. были взяты пробы бентоса в русле Печоры у правого берега на «щугорской стороне»: в 2 км выше и 2 км ниже устья Щугора, а также в курье, расположенной в 2 км ниже устья Щугора, где нами были заложены опыты с древесным субстратом. В период исследований в составе населения валунно-галечного грунта этого участка среднего течения Печоры личинкам ручейников принадлежало третье место по биомассе после личинок хирономид и поденок, причем ниже впадения горной р. Щугор показатели численности и биомассы личинок ручейников в бентосе р. Печора возрастали:

Дата исследования, тип грунта, глубина	2 км выше устья Щугора		2 км ниже устья Щугора	
	биомасса ручейников, г/м <sup>2</sup>	% от общей биомассы бентоса	биомасса ручейников, г/м <sup>2</sup>	% от общей биомассы бентоса
14—15.07 Валунный грунт с глубины 0.3 м	0.10	1.7	0.53	19.7
06.08 Валунный грунт с об- растаниями с глубины 0.4—0.6 м	0.08	3.3	0.23	41.1
14—15.07 Галечный грунт с глубины 0.25 м	0.01	0.8	0.03	2.2
06.08 Песчано-галечный грунт с глубины 0.2—0.3 м	—	—	0.25	17.4

На участке р. Печора выше Щугора в бентосе присутствовали *Hydropsyche ornatula*, фрагменты *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Lepidostoma hirtum*, *Psychomyia pusilla*, *Ceraclea annulicornis*, *Apatania* sp., ниже впадения Щугора — *Psychomyia pusilla*, *H. ornatula*, *C. (Hydropsyche) nevae*, *Apatania* sp.

Курья р. Печора, где был заложен древесный субстрат, при подъеме воды регулярно заливалась печорской водой, личинки ручейников здесь обитали на глубине 0.5 м на валунах с водорослевыми (ностоки) обрастаниями, на глубине 0.15 м — на гальке со

слизистым водорослевым налетом, на глубине 0.3 м — среди зарослей рдеста и на старом топляке. Численность (тыс. экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (г/м<sup>2</sup>) этих беспозвоночных на естественных биотопах были невысокими: на валунах с ностоками соответственно 0.03 и 0.051; на галечном грунте — 0.15 и 0.125, в зарослях рдеста — 0.03 и 0.013 и на старом топляке — 0.04 и 0.017. В курье Печоры обнаружены личинки *Lepidostoma hirtum* и *Athripsodes bilineatus*.

Личинки ручейников заселили в древесный субстрат, который был заложен 26 июля 1964 г. в курье р. Печора. Численность ручейников (тыс. экз./м<sup>2</sup>) на различных типах опытного субстрата в августе по декадам была:

	05.08	16.08	27.08
Древесный субстрат			
еловые чурки	0.02	0.02	0.03
хвоя ели	0.05	0.01	—
березовые чурки	—	0.02	0.02
ветки березы	0.01	0.14	—

Следует отметить, что в русле Печоры в районе впадения р. Щугор в осенне-летний период ручейники в питании молоди семги и хариуса играют большую роль. В начале августа (1.08) встречаемость личинок ручейников в пище молоди семги здесь составляла 56 %, доля их по массе — 5.4 %, в конце августа — начале сентября (30.08—1.09) встречаемость ручейников в пищевых комках молоди семги была 100 %, а доля по массе — 95.6 %. В р. Печора ниже устья Щугора в конце августа — начале сентября пища хариуса почти целиком состояла из личинок ручейников. По всей вероятности, хариус и молодь семги в этот период скатываются в магистральное русло Печоры из р. Щугор. Не последнюю роль личинки ручейников играют и в питании сига, плотвы, язя, окуня, ерша (Соловкина, Шубина, 1965). В пищевых пробах всех перечисленных видов рыб, выловленных в русле на этом участке Печоры, доминировали личинки *Apatania* sp., которые составляли в августе основу пищевого рациона рыб и в р. Щугор.

Для русла *Печоры в ее нижнем течении* у с. Бугаево на участках с замедленным течением на песчано-гравийном, песчано-галечниковом грунте, на древесных остатках найдены гидропсихида украшенная *H. ornatula* и анаболия *Anabolia laevis*, а в затоне Печоры на этом же участке на песчано-глинистом грунте установлен жилочник двупятнистый *Neureclipsis bimaculata* (Лепнева, 1953). В протоках и курьях нижнего течения на песчано-гравийном грунте зарегистрирован стеблеруб крепчайший *Brachycentrus subnubilus*. В пище рыб, выловленных в русле нижнего течения Печоры, роль ручейников ничтожна (Шубина, 1961; Кучина, Соловкина, Шубина, 1963—1967).

В среднем и нижнем течениях Печоры (с учетом курий и протоков) установлено 25 видов, наиболее разнообразны ручейники на верхнем отрезке среднего течения реки, где сказывается влияние вод притоков, стекающих с западного склона Уральских гор. Бедность видового состава ручейников в русле р. Печора в нижнем течении и на ряде участков среднего течения объясняется тем, что здесь река пересекает область отложений последних оледенений и в связи с этим отличается характерными особенностями: непостоянством русла, песчаными грунтами, слабым развитием водной растительности (Зверева, 1969). Чаще в магистральном русле среднего и нижнего течений на дне присутствовал характерный потамобионт, палеарктический вид *Hydropsyche ornata*.

## 7.2. Личинки ручейников равнинных притоков среднего и нижнего течений Печоры

Сведения о личинках ручейников левых равнинных притоков среднего течения Печоры получены по результатам обработки нескольких проб бентоса, взятых в наиболее крупных водотоках: Северной Мылве и ее притоке Сойва, Велью и ее притоке Нибель, Лемью, Кожве, характер которых на большем протяжении равнинный, а их водосборы нередко заболочены. Река Сойва, приток Северной Мылвы, и река Нибель, приток Велью, связаны с отрогами Тимана и в верховьях имеют предгорный характер.

Бассейн р. **Северная Мылва**, берущей начало из болота и впадающей в р. Печора слева на 1355-м километре от устья, расположен на территории Печорской равнины. Воды русла Северной Мылвы характеризуются довольно значительной минерализацией (до 300 мг/л) за счет влияния высокоминерализованного притока Сойвы. В устье Северной Мылвы на песчаных грунтах с небольшой примесью гравия в составе личинок ручейников установлены виды: *Hydroptila* sp., *Brachycentrus subnubilus* и *Athripsodes bilineatus*. В русле р. **Сойва** на каменистых грунтах выявлены личинки ручейников: *Oxyethira* sp., *Hydroptila* sp., *Agraylea* sp., *Hydropsyche* sp., *Psychomyia pusilla*, *B. subnubilus*, *Ceraclea annulicornis*, *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*), *Notidobia ciliaris*.

В р. **Велью** с песчано-галечным руслом с включением гравия, суглинка и валунов, местами заросшей водной растительностью, зарегистрированы виды: *Ryacophila nubila*, *Hydroptila* sp., *Agraylea multipunctata*, *Agraylea* sp., *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*, *Holocentropus picicornis*, *Cyrnus flavidus*, *Psychomyia pusilla*, *Lepidostoma hirtum*, *B. subnubilus*, *Limnephilus lunatus*, *L. rhombicus*, *Grammataulius nitidus*, *P. latipennis* (*P. stellatus*), *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*, *N. ciliaris*.

Т а б л и ц а 32

Личинки ручейников в пище хариуса рек Енва  
(сборы: март 1998 г.), Низева (апрель 1993 г.) и Сосья (март 2001 г.)

Видовой состав	Соотношение, %					
	по числу экземпляров			по массе		
	Енва	Низева	Сосья	Енва	Низева	Сосья
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	1.9	0.7	—	0.2	< 0.1	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	32.1	69.7	—	20.2	42.4	—
<i>Micrasema</i> sp.	36.6	0.6	73.9	2.7	< 0.1	15.0
<i>Limnephilus</i> , фрагменты	0.4	3.2	—	0.1	3.9	—
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	29.0	25.8	—	76.8	53.7	—
<i>Halesus tessellatus</i>	—	—	20.4	—	—	83.0
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	—	5.7	—	—	2.0
Среднее число экземпляров в одном желудке	9.1	15.5	8.8			
Средняя масса (в мг) в одном желудке				414.77	533.21	242.46

В верховьях р. **Нибель** на каменистом грунте присутствовали личинки ручейников: *Glossosoma* sp., *Oxyethira* sp., *Hydroptila* sp., *Hydropsyche angustipennis*, *H. pellucidula*, *B. subnubilus*, *Micrasema* sp., *Anabolia laevis*, *Lepidostoma hirtum*, *A. bilineatus*, *Ceraclea fulva*, *Notidobia ciliaris*.

В устье р. **Лемью** в выжимке мха с песчано-галечного грунта найдены личинки ручейников: *Hydroptila* sp., *Arctopsyche ladogensis*, *B. subnubilus*, *Nemotaulius punctatolineatus*, а в зарослях ежеголовника зарегистрирован вид *Semblis phalaenoides*, редкий и малочисленный в водоемах Печорского бассейна.

В устье левого притока Печоры — равнинной р. **Кожва** — на песчаных грунтах с небольшой примесью гальки и гравия встречаются виды: *Hydroptila* sp., *Agraylea* sp., *C. (Hydropsyche) nevae*, *A. ladogensis*, *B. subnubilus*, *Apatania* sp., *C. annulicornis*. Во всех левых притоках среднего течения р. Печора присутствовали ручейники *Hydroptila* sp. и *Brachycentrus subnubilus*.

Реку Печора в нижнем течении питают многочисленные притоки, протекающие по Печорской низменности. Гидробиологические исследования этих притоков не проводились. Мы располагаем единичными пробами бентоса из крупных равнинных тундровых притоков нижнего течения Печоры — рек **Лая** и **Шапкина**. В бентосе р. Лая присутствовали ручейники *Molanna albicans*, *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*), *Limnephilus borealis*; в р. Шапкина — *L. borealis*, *Ryacophila obliterata*.

В нашем распоряжении был небольшой материал по питанию хариуса, выловленного в период ледостава в левом притоке нижнего течения Печоры — *Енва* и правых притоках нижнего течения *Низева* и *Сосья*. Указанные реки имеют длину до 130 км, глубину на плесах — до 1.5 м, на перекатах — до 0.5 м с доминирующим галечно-песчаным грунтом. Определенные до вида ручейники из пищи хариуса р. Сосья дополнили состав речных ручейников Печорского бассейна видом *Halesus tessellatus*.

В зимний период в пище хариуса, выловленного в р. Енва, доминируют среди ручейников по числу экземпляров *Brachycentrus subnubilus*, *Micrasema* sp. и *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*), по массе — *P. latipennis* (*P. stellatus*) и *B. subnubilus*. Основу ручейникового спектра зимнего пищевого рациона хариуса р. Низева составляют виды: *B. subnubilus*, *P. latipennis* (*P. stellatus*), р. Сосья — *Micrasema* sp. и *Halesus tessellatus* (табл. 32).

## ГЛАВА 8

### РУЧЕЙНИКИ ЛОСОСЕВЫХ РЕК ТИМАНСКОГО КРЯЖА

До наших исследований сведения о фауне ручейников лососевых тиманских притоков нижнего течения Печоры в литературе были скудны. Имелись небольшие материалы о видовом составе личинок ручейников р. Печорская Пижма (Соловкина, 1964).

К крупным лососевым притокам нижнего течения Печоры, протекающим по территории Тиманского кряжа, относятся: Цильма, Печорская Пижма, верхнее течение Ижмы. В эти реки впадают многочисленные лососевые притоки меньших размеров. Не во всех тиманских водотоках личинки ручейников входят в число доминирующих групп бентоса (Шубина, 2006а). В реках с повышенной минерализацией вод — 400—800 мг/л (верховья Ижмы, р. Ухта) — основу биомассы донного населения составляют моллюски, на долю которых приходится более 50 % от общей биомассы бентоса, а на долю ручейников — менее 15 %. К тиманским рекам с минерализацией вод до 120 мг/л, близкой по этому показателю к рекам западного склона Северного и Приполярного Урала, принадлежат водотоки бассейна Цильмы. Воды исследованного участка р. Печорская Пижма имеют повышенную (до 200 мг/л) минерализацию. В лососевых реках Тимана с минерализацией вод менее 200 мг/л ручейники доминируют среди представителей донного населения, составляя 30 % и более от его общей биомассы.

По относительному значению от численности и биомассы бентоса эта группа гидробионтов в тиманских реках в сравнении с уральскими составляет меньший процент, однако абсолютные показатели численности ручейников в бентосе тиманских рек в полтора, а их биомасса — в три раза выше, чем в реках Урала. В бентосе лососевых рек Тимана средняя численность личинок ручейников — 1075.2 (52.6—7563.8) экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса — 3046.8 (259.5—13028.7) мг/м<sup>2</sup> (Шубина, 2006а). Значительный разброс показателей численности и биомассы личинок ручейников в бентосе Тиманских рек связан с сезоном исследований, с характером субстрата рек, со степенью растительного обрастания на стабильных валунно-галечных грунтах, степенью подвижности наносов, с минерализацией вод. Максимальные показатели численности личинок

этих беспозвоночных установлены в лососевых реках в моховых обрастаниях валунно-галечного грунта, обеспечивающих гидробионтам хорошую аэрацию, стабильный грунт, достаточное количество пищи, возможность укрытия. Высокая численность ручейников свидетельствует о том, что они здесь обитают в пределах жизненного оптимума. Наибольшие показатели средней численности и биомассы личинок ручейников установлены для литореофильных биоценозов рек. В р. Белая Кедва (из речной системы среднего течения Ижмы) зарегистрирована максимальная численность ручейников (22.8 тыс. экз./м<sup>2</sup>), и она была максимальной не только для донного населения рек Тиманского края, но и для бентоса горных рек Северного и Приполярного Урала. Минимальные показатели встречаемости, численности и биомассы имели личинки ручейников на участках рек Тимана с повышенной минерализацией, где на коренных валунно-галечных грунтах широко распространены песчаные наносы, а моховые обрастания грунта занимают небольшие площади.

### 8.1. Личинки ручейников в бентосе рек

В р. *Цильма*, в пунктах взятия проб (6 км ниже впадения р. Мыла), доминируют галечно-валунные грунты с примесью песка. Каменистые грунты реки обрастают мохообразными, среди которых зарегистрированы *Fontinalis antipyretica*, *Fontinalis hypnoides*, *Leptodictyum riparium*, *Chiloscyphus rivularis*, *Plagiochila porelloidea*.

В притоках Цильмы на слабо заиленных валунно-галечных грунтах с песчаными наносами и с моховыми обрастаниями, как и в главной реке, доминирует среди мхов *L. riparium*, кроме него в р. Мыла установлены *Calliergon cordifolium*, *F. antipyretica*, в р. Валса — *F. antipyretica*, в р. Тобыш — *F. antipyretica*, *F. dalecarlica*. В зообентосе р. Цильма и ее притоках личинки ручейников доминируют по биомассе. В Цильме основу ручейниковой части бентоса по биомассе составляют *Brachycentrus subnubilus*, *Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche*, juv. и *Lepidostoma hirtum*. В каждом притоке доминировал свой вид личинок ручейников: в р. Тобыш по биомассе преобладающими были личинки *Lepidostoma hirtum*, в р. Мыла — *Hydropsyche pellucidula*, в р. Валса — *B. subnubilus* (табл. 33).

Помимо данных о видах ручейников перечисленных притоков Цильмы (табл. 33) имеются сведения о ручейниках еще одного ее притока — р. Черепанка, где ихтиологом А. Б. Захаровым в период ледостава в марте 1996 г. были взяты пробы бентоса, в которых обнаружены *Rhyacophila nubila*, *Phryganea bipunctata*, фрагменты личинок рода Limnephelidae и пустые домики личинок *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*) и *Athripsodes bilineatus*. В зимний период



Т а б л и ц а 33

Личинки ручейников в бентосе рек бассейна Цильмы,  
25—31.07 1994 г. (1 — доля в % от общей численности ручейников;  
2 — доля в % от общей биомассы ручейников)

Вид	Р. Цильма		Р. Тобыш		Р. Мыла		Р. Валса	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	—	—	0.2	1.4	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	0.9	0.1	—	—	1.5	0.2	0.5	0.1
<i>Oxyethira</i> , juv.	—	—	4.9	11.2	—	—	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	3.9	6.7	6.4	3.8	1.6	0.4
<i>Psychomyia pusilla</i>	0.8	0.8	—	—	5.2	5.8	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	7.8	26.5	—	—	8.9	23.7	0.5	2.4
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	1.0	5.6	0.2	3.2	—	—
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	—	—	—	—	1.4	37.4	—	—
<i>Hydropsyche</i> , juv.	70.7	17.3	12.2	10.3	21.3	1.4	0.5	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	10.7	37.4	1.0	6.7	7.6	13.5	30.2	77.5
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	—	—	36.1	1.3	59.1	4.1
<i>Apatania</i> sp.	—	—	1.9	10.1	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	4.9	15.3	1.0	33.6	5.2	7.7	4.9	14.8
<i>Athripsodes bilineatus</i>	3.4	1.1	0.8	0.1	4.8	0.6	2.7	0.7
<i>Ceraclea annulicornis</i>	0.8	1.5	2.9	6.7	—	—	—	—
Trichoptera n/det., juv.	—	—	70.4	9.0	1.2	—	—	—
Средняя численность ручейников, экз./ м <sup>2</sup>	1735		2320		2635		7564	
Средняя биомасса ручейников, мг/м <sup>2</sup>		1151		202		2936		5480

кроме проб бентоса был собран материал по питанию хариуса, выловленного в р. Цильма и ее притоках: Черепанка, Номбур и Уса. Видовой состав ручейников из пищи рыб этих рек приведен в подразделе 8.2.

Река *Печорская Пижма* в сравнении с р. Цильма имеет повышенную минерализацию воды. Сведения о количественных показателях личинок ручейников в целом для исследованного участка р. Печорская Пижма приведены в табл. 34.

Однако роль этих беспозвоночных и их количественные показатели развития на исследованных участках реки неоднозначны (табл. 35) и в определенной степени зависят от величины минерализации воды. Река Печорская Пижма на первом участке — от местечка выше д. Левкинская до переката Яранский мег — протекает в отрогах Тиманского кряжа, где минерализация воды находится в пределах 160.47—169.84 мг/л, на втором участке — у д. Степанов-

Т а б л и ц а 34

Личинки ручейников в бентосе лососевой р. Печорская Пижма,  
28.07—3.08 1993 г.

Видовой состав	Встречае- мость, %	Средняя численность		Средняя биомасса	
		экз./м <sup>2</sup>	доля, %	мг/м <sup>2</sup>	доля, %
<i>Rhyacophila nubila</i>	26.7	13.8	0.7	21.49	1.0
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	20.0	75.3	4.0	47.54	2.2
Glossosomatidae, juv.	20.0	69.4	3.7	14.10	0.6
<i>Hydroptila</i> sp.	33.3	36.8	2.0	12.42	0.6
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	26.7	63.3	3.4	446.74	20.5
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	33.3	181.3	9.6	435.08	20.0
<i>Hydropsyche</i> , juv.	20.0	105.7	5.6	20.91	0.9
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	6.7	2.1	0.1	11.09	0.5
<i>Psychomyia pusilla</i>	60.0	429.6	22.7	438.57	20.2
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	26.7	357.3	18.9	564.39	26.0
<i>Micrasema</i> sp.	40.0	440.1	23.3	47.86	2.2
<i>Apatania</i> , juv.	13.3	13.1	0.7	1.37	0.1
<i>Athripsodes bilineatus</i>	6.7	11.0	0.6	4.41	0.2
<i>Ceraclea annulicornis</i>	40.0	42.6	2.2	31.86	1.5
<i>Notidobia ciliaris</i>	6.7	5.5	0.3	75.99	3.5
Trichoptera n/det., juv.	6.7	41.6	2.2	0.22	< 0.1
Всего		1888.5	100.0	2174.04	100.0

ская — река выходит из области гор и величина минерализации воды достигает 340.55 мг/л (Лешко и др., 1996). Грунты на обоих участках реки схожи: галечно-валунные с моховыми и водорослевыми обрастаниями, однако видовой состав растительных обрастаний на этих участках различен. Так, если на первом участке среди моховых обрастаний доминируют *Fontinalis antipyretica*, *F. squamosa* и *Leptodictyum riparium*, то на втором в обрастаниях грунта чаще всего присутствует *L. riparium*.

Доля ручейников от общего бентоса в реке на территории гор — 8.0 % по численности и 36.3 % по биомассе. На первом участке средняя суммарная численность личинок и куколок ручейников в бентосе реки была 2105 экз./м<sup>2</sup>, из них на долю личинок приходилось 99 %, средняя суммарная биомасса личинок и куколок — 3.4 г/м<sup>2</sup>, из них доля личинок ручейников составляет 70%. На втором участке реки средняя численность личинок ручейников в бентосе (куколки отсутствовали) была 1075 экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса — 1.4 г/м<sup>2</sup>. Доля (%) этих беспозвоночных в общей численности и биомассе бентоса здесь соответственно 5.1 и 10.5. В бентосе на первом участке реки, находящемся на территории Тиманских

отрогов, среди личинок ручейников по численности доминируют (почти в равных долях) *Psychomyia pusilla*, *Brachycentrus subnubilus*, *Micrasema* sp., по биомассе — *B. subnubilus*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*. На втором — равнинном участке реки — видовое разнообразие ручейников в бентосе было беднее; по численности доминировали *Hydropsyche*, juv., *P. pusilla* и *C. (H.) nevae*, по биомассе — *P. pusilla* и *C. (H.) nevae*. В сборах бентоса в период ледостава в апреле 1988 г. дополнительно к спискам видов (табл. 34 и 35) зарегистрирован вид *Hydropsyche pellucidula*.

Помимо полученных для р. Печорская Пижма этих данных определено несколько экземпляров личинок ручейников из летних (август) сборов бентоса 1959 г. В р. Печорская Пижма были зарегистрированы *Oxyethira* sp., *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Psychomyia pusilla*, *Brachycentrus subnubilus*, *Apatania* sp., *Limnephilus stigma*, *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*, *Notidobia ciliaris*. В притоке р. Печорская Пижма — в р. Светлая — найдены личинки *Rhyacophila nubila* и *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*.

В табл. 36 приводятся сведения о видах личинок ручейников, об их численности и биомассе в бентосе верхнего течения р. **Ижма** и ее крупного притока **Ухта** в летний период. Встречаемость личинок ручейников в бентосе верхнего течения Ижмы в третьей декаде июня 1993 г. была 96 %, куколок — 21 %. По численности в бентосе среди ручейников на участке верхнего течения р. Ижма, где доминируют галечно-валунные и галечно-гравийные грунты с примесью песка, в летний период преобладали *Hydroptila* sp. и *Agrylleya* sp., по биомассе — *Potamophylax latipennis (P. stellatus)* и виды семейства Limnephilidae. На участке среднего течения р. Ижма в первой декаде июля 1994 г. на заиленных песчаных грунтах с небольшой примесью гальки личинки ручейников встречены в 22 % проб, куколки — в 17 %. На долю личинок ручейников от общей численности бентоса на этом участке реки приходилось лишь 0.4 % (средняя численность личинок — 13.6 экз./м<sup>2</sup>), от общей биомассы донного населения — 0.1 % (средняя биомасса личинок ручейников — 7.2 мг/м<sup>2</sup>). В видовом составе личинок ручейников присутствовали *Ithytrichia lamellaris*, *Psychomyia pusilla*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*, фрагменты представителей родов *Hydropsyche* и *Lepidostoma*. Среди куколок ручейников, доля которых (в %) от общей численности и биомассы бентоса среднего течения Ижмы составляла соответственно 0.5 (средняя численность куколок ручейников — 17.6 экз./м<sup>2</sup>) и 0.7 (средняя биомасса куколок — 34.6 мг/м<sup>2</sup>), установлены *Hydroptila* sp.

В крупном притоке Ижмы — р. Ухта с высокой минерализацией вод (на отдельных речных участках до 400—800 мг/л) при доминировании галечно-валунного грунта с растительными обраста-

Личинки ручейников в бентосе р. Печорская Пижма по участкам, 29.07—3.08 1993 г.

Видовой состав	Дер. Левкинская — местечко Яранский мег				У дер. Степановская					
	Встречае- мость, %		средняя численность		Встречае- мость, %		средняя численность		средняя биомасса	
	Экз./м <sup>2</sup>	%	Экз./м <sup>2</sup>	%	Экз./м <sup>2</sup>	%	Экз./м <sup>2</sup>	%	мг/м <sup>2</sup>	%
<i>Rhyacophila nubila</i>	36.4	19.4	0.9	1.2	—	—	—	—	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	45.5	46.1	2.2	0.7	—	—	—	—	—	—
<i>Glossosoma</i> , juv.	36.4	159.5	7.6	2.8	—	—	—	—	—	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	36.4	83.3	4.0	24.8	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	45.5	181.7	8.7	20.4	33.3	210.6	19.6	266.76	18.6	18.6
<i>Hydropsyche</i> , juv.	9.1	4.1	0.2	<0.1	33.3	503.1	46.8	100.62	7.0	7.0
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	9.1	2.6	0.1	0.6	—	—	—	—	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	63.6	472.7	22.6	15.1	66.6	273.2	25.4	800.62	55.8	55.8
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	27.3	445.1	21.3	27.0	33.3	11.7	1.1	198.90	13.9	13.9
<i>Micrasema</i> sp.	54.5	582.4	27.8	2.6	—	—	—	—	—	—
<i>Apatania</i> , juv.	18.2	16.4	0.8	0.1	—	—	—	—	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	9.1	13.8	0.7	0.2	—	—	—	—	—	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	27.3	29.4	1.4	0.5	66.6	44.3	4.1	66.65	4.6	4.6
<i>Notidobia ciliaris</i>	9.1	6.9	0.3	4.0	—	—	—	—	—	—
<i>Trichoptera</i> n/det.	9.1	28.6	1.4	<0.1	33.3	31.7	3.0	1.59	0.1	0.1
Всего		2092.0	100.0	2358.76	100.0	1074.6	100.0	1435.14	100.0	100.0

ниями в бентосе по численности и биомассе преобладали личинки *Lepidostoma hirtum* и *Hydropsyche angustipennis*.

На примере фауны ручейников р. Ижма и ее притока Ухта проследим влияние на нее различного рода загрязнений. В результате интенсивного промышленного освоения Тиманского региона, богатого минеральными и биологическими ресурсами, реки Ижма и Ухта подвергаются усиленному антропогенному прессу. В районах промышленной зоны городов Сосногорск и Ухта эти реки получают с техногенными стоками, поступающими с нефтеперерабатывающего и нефтегазового заводов, ТЭЦ, завода железобетонных изделий, строительного комбината и других промышленных и бытовых предприятий, большое количество экологически опасных загрязнителей: нефтепродукты, СПАВ, фенолы, тяжелые металлы. Загрязнение рек привело к нарушению абиотических факторов водной среды: к снижению содержания кислорода, повышению окисляемости, аммонийного азота, нитратов, нитритов, изменению pH (Власова, 1988), к аккумуляции на дне техногенных илов, к повышению температуры воды в реках в районе сброса стоков. Для обитателей речного дна длительное воздействие грязных сточных вод становится негативным экологическим фактором. Показательные изменения проявляются на уровне видового состава и количественных характеристик типичной для рек Ижма и Ухта фауны ручейников, крайне чувствительной к качеству среды обитания. На относительно чистых и слабо загрязненных участках этих рек зарегистрировано 12 и 16 видов личинок соответственно; на грязных участках в районах промышленной зоны найдено по два вида ручейников, резистентных к загрязнению, причем встречены они в реках локально, на значительном удалении от непосредственного сброса сточных вод (табл. 36). Численность ручейников на грязных участках верхнего течения Ижмы в сравнении с относительно чистыми сократилась в 6 раз, биомасса — в 82 раза; на грязных участках р. Ухта численность этих гидробионтов уменьшилась в 63 раза, биомасса — в 9 раз (табл. 36). Установлено, что воздействие грязных сточных вод ведет к обеднению фауны ручейников горных рек Тимана, уменьшению численности олигосапробных форм и даже полному исчезновению этой группы зообентоса в очагах загрязнения. Элиминация видов ручейников, снижение их видового разнообразия и продукционного потенциала на грязных участках лососевых рек Ижма и Ухта обусловлены ухудшением здесь гидрохимического режима и оседанием на дне техногенных илов. В бентосе грязных участков лососевых рек Тимана вместо исчезающих типичных представителей амфибиотических насекомых (поденок, веснянок, ручейников) образуются массовые скопления олигохет (доминируют *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*), на долю которых приходится до 90 % от общих численности и биомассы донного населения (Шубина, 1995). Этот факт свидетельствует об экологически неблагоприятном состоянии рек (Goodnight, Whitley, 1961).

Таблица 36

Средние численность (1 — экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (2 — мг/м<sup>2</sup>) личинок ручейников в бентосе по участкам рек Ижма и Ухта

Видовой состав	р. Ижма, июнь 1993 г.				р. Ухта, июнь 1992 г.			
	чистый участок		грязный участок		чистый участок		грязный участок	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Rhyacophila nubila</i>	1.4	5.6	—	—	11.9	9.5	—	—
<i>Ryacophila</i> , juv.	—	—	—	—	4.9	0.2	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	—	—	—	—	14.6	13.6	—	—
<i>Glossosomatidae</i> , juv.	11.6	4.1	—	—	13.6	4.3	—	—
<i>Oxyethira</i> sp.	4.4	0.1	—	—	—	—	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	26.3	10.2	4.4	1.4	5.0	2.0	—	—
<i>Agraylea</i> sp.	17.1	12.0	—	—	—	—	—	—
<i>Seratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	—	—	—	—	9.9	81.2
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	5.7	44.5	—	—	8.5	151.4	—	—
<i>H. pellucidula</i>	—	—	—	—	13.6	92.6	—	—
<i>Hydropsyche</i> , juv.	2.8	11.9	—	—	—	—	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	3.2	5.8	—	—	13.0	36.4	—	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	4.4	3.1	1.1	2.4	31.0	14.4	10.2	14.1
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	2.2	0.4	—	—	—	—	—	—
Limnephilidae, фрагменты	4.8	306.6	—	—	—	—	—	—
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	14.6	1617.9	—	—	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	1.3	6.7	—	—	579.5	386.1	—	—

Таблица 36 (продолжение)

Видовой состав	р. Ижма, июнь 1993 г.				р. Ухта, июнь 1992 г.			
	чистый участок		грязный участок		чистый участок		грязный участок	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Athripsodes bilineatus</i>	11.3	11.3	—	—	17.0	65.5	—	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	14.2	10.0	—	—	—	—	—	—
<i>Notodobia ciliaris</i>	0.3	4.2	—	—	—	—	—	—
Trichoptera n/det., juv.	33.6	3.6	24.9	0.5	179.8	31.1	—	—
Всего	159.2	2058.0	30.4	4.3	892.4	807.1	20.1	95.3

Исследования ручейников в бентосе других многочисленных притоков Ижмы, которые формируются на территории отрогов Тиманского кряжа и представляют собой типичные горные реки с высокими скоростями течения и ложем из валунов, гальки и гравия (в прибрежье с примесью песка), с невысокой минерализацией вод, показали, что среди ручейников в притоках верхнего течения Ижмы (в реках Черь Ижемская, Седью, Айюва) доминируют личинки родов *Hydropsyche* и *Micrasema*, виды *B. subnubilus*, *Lepidostoma hirtum*, в верховьях этих притоков велико значение в биомассе личинок *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*) и *Rhyacophila nubila*. В бентосе притоков среднего течения Ижмы, например в реках Сюзью и Кедва (образована слиянием Белой и Черной Кедвы), преобладает вид *P. pusilla*, а в левом притоке Кедвы — в р. Черная Кедва, которая берет начало на восточном склоне Вымско-Вольской гряды Тимана и имеет на всем протяжении предгорный характер, — *B. subnubilus* (табл. 37).

В летний период среди ручейников в бентосе тиманских рек бассейна Печоры доминируют по численности виды *Brachycentrus subnubilus*, *Psychomyia pusilla*, *Micrasema* sp., по биомассе — *B. subnubilus*, *P. pusilla*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche* (*Hydropsyche*) *nevae*. В отличие от лососевых уральских рек в лососевых реках Тиманского кряжа в летний период (в июле) преобладают типичные речные формы личинок ручейников *P. pusilla*, *B. subnubilus*, характерные для более спокойных в отношении течения рек.

Т а б л и ц а 37

Ручейники в бентосе рек Кедва и Черная Кедва, июль 1993 г.

Вид	Р. Черная Кедва		Р. Кедва	
	1	2	1	2
<i>Mystrophora</i> ( <i>Glossosoma</i> ?) <i>altaica</i>	—	—	0.6	1.5
<i>Ceratopsyche</i> ( <i>Hydropsyche</i> ) <i>nevae</i>	21.2	21.2	4.3	11.7
<i>Hydropsyche</i> , juv.	3.0	0.7	24.0	8.7
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	35.9	61.9
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	24.2	59.6	0.6	4.2
<i>Micrasema</i> sp.	27.4	2.3	34.6	12.0
<i>Lepidostoma hirtum</i>	3.0	2.7	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	21.2	13.5	—	—
Средняя численность, экз./м <sup>2</sup>	36.3		601.8	
Средняя биомасса, мг/м <sup>2</sup>		74.91		348.50

Примечание. 1 — доля вида от общей численности ручейников, %; 2 — доля вида от общей биомассы ручейников, %.



## 8.2. Ручейники в пище рыб

Сбор материалов, характеризующих ручейниковый спектр пищевого рациона молоди семги и хариуса из рек Тиманского кряжа, выполнен в разные годы в период открытой воды и в период ледостава. В течение круглого года ручейники в этих реках относятся к числу постоянных кормовых объектов рыб. В осенне-летний период в основном личинки, а также куколки ручейников играют большую роль в образовании химуса у рыб тиманских рек. В реках с высокой минерализацией воды доля ручейников по количественным показателям в пище рыб ниже, чем в реках с низкой минерализацией. В реках с высокой минерализацией вод на их долю приходится до 20 % от общей массы пищевого комка рыб (в этих реках доминируют в пище моллюски), в реках с низкой минерализацией доля ручейников в период открытой воды составляет до 90 %, в период ледостава (март–апрель) — до 40–60 % общей массы пищевого комка рыб.

Полученные нами сведения о видовом и количественном составе ручейников в пище рыб из водотоков бассейнов рек Цильма, Печорская Пижма, Ижма показали, что большое видовое разнообразие ручейников в бентосе этих рек обуславливает здесь значительное число видов ручейников в пищевом рационе рыб в летний период и в период ледостава, но роль видов в эти периоды неоднозначна.

В большинстве водотоков бассейна р. Цильма, в том числе в русле самой р. Цильма, питание рыб исследовано в период ледостава. Только в притоке Цильмы — в р. Мыла — ручейниковый спектр пищевого рациона хариуса и молоди семги изучен в летний период.

В лососевой р. Мыла доля личинок ручейников от общего числа экземпляров и массы пищевого комка молоди семги составляла соответственно 21.1 и 21.6 %; доля куколок ручейников в пище молоди семги в июле была небольшой — менее 3 % от общего числа организмов и 4 % от общей массы пищевого комка. Относительное содержание различных видов личинок ручейников по массе в пище хариуса и молоди семги в летний период отличалось (табл. 38). В пище рыб, выловленных в р. Мыла, в июле по числу экземпляров и массе доминировали: у хариуса — личинки *Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche pellucidula* и *Athripsodes bilineatus*, у молоди семги — *Athripsodes bilineatus* и *Hydropsyche*, juv. Степень сходства пищи хариуса и молоди семги по ручейникам в июле в этой тиманской реке невысокая, она составляет всего 19.4.

В желудках хариуса, выловленного в период ледостава в русле Цильмы, ручейники были отмечены у 63 % рыб. Доля этих беспозвоночных от общей массы пищевого комка хариусов составляла 40.5 %, доминировали личинки *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*) и *Notidobia ciliaris* (табл. 39), не установленные виды в летних

Т а б л и ц а 38

**Личинки ручейников в пище молоди хариуса и семги  
р. Мыла (бассейн Цильмы),  
25—29.07 1994 г.**

Видовой состав	Соотношение, %			
	по числу экземпляров		по массе	
	хариус	семга	хариус	семга
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	16.0	8.7	56.0	2.0
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	4.7	—	12.1	—
<i>Hydropsyche</i> , juv.	—	13.0	—	61.3
<i>Psychomyia pusilla</i>	16.0	8.7	2.2	2.3
<i>Goera sajanensis</i>	5.7	—	7.2	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	5.7	13.0	3.6	12.1
<i>Athripsodes bilineatus</i>	47.2	56.6	11.6	22.3
<i>Notidobia ciliaris</i>	4.7	—	7.3	—
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0
Среднее число экземпляров в одном желудке	1.06	2.3		
Средняя масса (в мг) в одном желудке			10.02	7.91

Т а б л и ц а 39

**Ручейники в пище хариуса р. Цильма,  
24—29.03 2002 г.**

Видовой состав	Среднее число экземпляров в одном желудке	Доля, %	Средняя масса в одном желудке, мг	Доля, %
<i>Hydroptila</i> sp.	0.7	13.7	0.81	0.3
Glossosomatidae, фрагменты	< 0.1	< 0.1	0.20	0.1
<i>Semblis atrata</i>	0.1	2.0	15.08	5.3
<i>Lepidostoma hirtum</i>	0.1	2.0	0.44	0.1
<i>Oligotricha striata</i>	0.1	2.0	13.96	5.0
<i>Limnephilus</i> , фрагменты	0.3	5.9	37.67	13.4
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	0.4	7.8	142.99	50.8
<i>Micrasema</i> sp.	1.7	33.3	8.44	3.0
<i>Notidobia ciliaris</i>	1.7	33.3	61.91	22.0
Всего	5.1	100.0	281.50	100.0

пробах бентоса из русла Цильмы. Судя по составу ручейников, выявленных в пищевых комках хариуса, он в подледный период скорее всего питался в притоках Цильмы. В пище рыб здесь обнаружен *Semblis atrata*, обитатель лесных ручьев и других мелких водоемов, отсутствующий в других исследованных нами реках и озерах Печорского бассейна.

Анализ пищевого рациона хариуса, выловленного в р. Нонбур, правом притоке Цильмы, в период ледостава в одни и те же сроки 1995 и 2003 гг., дал возможность сопоставить полученные результаты в эти годы исследований (табл. 40). В пищевых пробах хариуса в подледный период 2003 г. встречаемость личинок ручейников была 70 %, доля по числу экземпляров — 23 %, по массе — 74 % от общего числа и массы организмов пищевого комка соответственно. В 1995 г. доля ручейников от общих количества и массы содержимого пищевого комка хариуса составила 50 %. В эти годы оказались близкими средние показатели числа экземпляров и массы личинок ручейников в пищевых трактах рыб, доминировал один и тот же вид — *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*).

В пище хариуса, выловленного в период ледостава 1997 г. в притоке Уса, как и в других притоках Цильмы, обследованных в зимний период, преобладали личинки *Potamophylax latipennis* (*P. stellatus*) (табл. 41).

Т а б л и ц а 40

**Личинки ручейников в пище хариуса из р. Нонбур в период ледостава**

Видовой состав	Соотношение, %			
	по числу экземпляров		по массе	
	23.03 1995	26—28.03 2003	23.03 1995	26—28.03 2003
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	48.9	15.8	11.5	2.1
<i>Micrasema</i> sp.	7.9	—	< 0.1	—
<i>Apatania</i> , фрагменты	—	2.6	—	0.8
<i>Limnephilus</i> , фрагменты	—	4.0	—	2.5
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>stellatus</i> )	12.9	40.8	29.0	66.5
<i>Halesus radiatus</i>	21.8	—	59.4	—
<i>Notidobia ciliaris</i>	—	36.8	—	28.1
Trichoptera, n/det., фрагменты	8.5	—	0.1	—
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0
Среднее число экземпляров ручейников в одном желудке	10.1	7.6		
Средняя масса ручейников (в мг) в одном желудке			665.44	552.77

Т а б л и ц а 41

**Личинки ручейников в пище хариуса р. Уса (бассейн р. Цильма)  
в период ледостава (19—20.03.1997)**

Видовой состав	Среднее число экземпляров в одном желудке	Доля, %	Средняя масса в одном желудке, мг	Доля, %
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	0.3	10.0	1.84	0.5
<i>Semblis phalaenoides</i>	0.1	3.3	0.89	0.2
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	0.2	6.7	2.95	0.8
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	2.0	66.7	364.61	96.6
<i>Notidobia ciliaris</i>	0.4	13.3	7.17	1.9
Всего	3.0	100.0	377.46	100.0

Питание рыб р. Печорская Пижма исследовано летом (28.07—3.08) 1993 г. и в период ледостава в апреле 1988 г. В летнюю межень личинки ручейников по массе входят в число основных пищевых компонентов молоди семги и хариуса. Доля (%) личинок ручейников от общего числа организмов и общей массы пищевого комка молоди семги в зависимости от возраста составляет:

	Доля от общего числа потребленных организмов	Доля от общей массы потребленных организмов
2+	81.5	91.4
3+	62.1	39.5

В пище молоди семги более старших возрастов (4+ и 5+), выловленных в р. Печорская Пижма в эти же сроки, роль бентоса сокращается, в рационе возрастает потребление рыбной пищи, на долю которой приходится 96.5 % от массы содержимого желудка. В пище семги старших возрастов среди донных беспозвоночных присутствуют лишь личинки жуков и ручейников, на долю их приходится 3.5 %.

Нами проанализировано питание половозрелого и неполовозрелого хариусов, выловленных в августе. В этот период в пищевых комках рыб р. Печорская Пижма личинки ручейников доминируют по числу экземпляров, составляя значительную долю и по массе:

Стадия зрелости	Доля от общего числа потребленных организмов (%)	Доля от общей массы потребленных организмов (%)
Неполовозрелый хариус	72.2	12.8
Половозрелый хариус	79.3	85.8

Т а б л и ц а 42

## Личинки ручейников в пище молоди семги р. Печорская Пижма, 28.07—3.08 1993 г.

Видовой состав	Возраст — 2+, количество рыб = 10		Возраст — 3+, количество рыб = 21	
	доля, %		доля, %	
	по числу экз.	по массе	по числу экз.	по массе
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	2.8	0.6
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	2.4	1.1	2.8	0.2
<i>Hydroptila</i> sp.	1.0	0.2	2.8	0.4
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	23.3	12.5	13.9	12.9
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	7.0	3.8	5.6	6.8
<i>Psychomyia pusilla</i>	10.5	1.2	2.8	0.6
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	52.3	49.9	38.9	44.6
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	2.8	0.1
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	—	—	5.6	6.3
<i>Ceraclea annulicornis</i>	3.5	31.3	22.0	27.5
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0
Среднее число экземпляров ручейников в одном желудке	9.7		3.6	
Средняя масса ручейников в одном желудке, мг		43.69		15.51

Молодь семги и хариус потребляют в пищу большинство видов личинок ручейников, представленных в бентосе р. Печорская Пижма. В питании молоди семги зарегистрировано 10 видов личинок ручейников, причем четырехлетки в сравнении с трехлетками потребляют в пищу более разнообразный видовой состав личинок этого отряда насекомых, но доминируют у них одни и те же виды (табл. 42). Степень сходства по ручейникам пищи молоди семги этих возрастов в летнюю межень высокая — 89.4.

В летнем питании хариуса р. Печорская Пижма установлено 13 видов и форм личинок ручейников, в пище неполовозрелого хариуса обнаружено всего три вида, тогда как в пище половозрелого хариуса найдены все 13 видов, но степень совпадения пищи по ручейникам у половозрелых и неполовозрелых рыб высокая и составляет 63.9 (табл. 43). Летом основное значение для поддержания жизнедеятельности организма молоди семги имеют *Arctopsyche ladogensis*, *Brachycentrus subnubilus* и *Ceraclea annulicornis*, неполовозрелого и половозрелого хариуса — *B. subnubilus*, т. е. виды ручейников, доминирующие в этот период в бентосе р. Печорская Пижма. Как и в пище молоди семги младших возрастов, в пище пя-

Т а б л и ц а 43

Личинки ручейников в пище хариуса р. Печорская Пижма,  
28.07—3.08 1993 г.

Видовой состав	Неполовозрелый хариус		Половозрелый хариус	
	доля, %		доля, %	
	по числу экз.	по массе	по числу экз.	по массе
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	—	0.3	< 0.1
<i>Mytrophora (Glossosoma?)</i> sp.	5.0	4.8	0.5	0.1
Glossosomatidae, n/det., фрагменты	—	—	1.9	0.8
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	< 0.1	< 0.1
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	0.2	0.7	1.5	1.1
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	—	0.2	0.2
<i>Psychomyia pusilla</i>	—	—	0.4	0.1
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	94.8	94.5	91.0	63.1
<i>Micrasema</i> sp.	—	—	0.1	< 0.1
<i>Apatania</i> sp.	—	—	0.1	0.2
<i>Asynarchus</i> , фрагменты	—	—	0.3	2.7
<i>Potamophylax nigricornis</i>	—	—	1.5	19.8
Limnephilidae, n/det., фрагменты	—	—	0.3	9.8
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	—	1.8	2.0
<i>Notidobia ciliaris</i>	—	—	0.1	0.1
Среднее число экземпляров ручейников в одном желудке	54.4		80.3	
Средняя масса ручейников в одном желудке, мг		44.48		252.9

тилеток и шестилеток семги среди ручейников преобладают *B. subnubilus*.

В летнем питании сига р. Печорская Пижма в 1993 г. установлены только личинки *B. subnubilus*. В пище сига, выловленного на глубоком плесе р. Печорская Пижма в августе 1959 г., в массе присутствовали личинки рода *Apatania* и *Ceraclea annulicornis*, редко — *Athripsodes bilineatus*.

В составе личинок ручейников в пище хариуса, выловленного в этой же реке в период ледостава — в апреле 1988 г., найдено 10 видов и форм, среди которых по численности и массе превалировал вид *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae* (табл. 44).

В работе Л. Н. Соловкиной (1964) «Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма», написанной по сборам 1959 г., приводится видовой состав ручейников в пище рыб этой тиманской реки, включающий *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hyd-*

Т а б л и ц а 44

## Личинки ручейников в пище хариуса р. Печорская Пижма, апрель 1988 г.

Видовой состав	Среднее число экземпляров в одном желудке	Доля, %	Средняя масса в одном желудке, мг	Доля, %
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	0.5	3.1	0.62	0.6
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	10.0	62.9	59.45	59.3
<i>Hydropsyche ornatula</i>	0.7	4.4	2.00	2.0
<i>H. pellucidula</i>	1.8	11.2	24.47	24.4
<i>Psychomyia pusilla</i>	0.2	1.3	0.17	0.2
<i>Micrasema sp.</i>	0.3	1.9	0.33	0.3
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	0.2	1.3	11.80	11.8
Limnephilidae, фрагменты	1.2	7.6	0.17	0.2
<i>Lepidostoma hirtum</i>	0.2	1.3	0.45	0.5
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.8	5.0	0.73	0.7
Всего	15.9	100.0	100.19	100.0

*ropsyche) nevae, Hydropsyche ornatula, Lepidostoma hirtum, Brachycentrus subnubilus*, представителей рода *Athripsodes* и подсемейства Glossosomatinae. Идентифицированные мною до вида ручейники из оставшихся пищевых проб хариуса и молоди семги, выловленных в р. Печорская Пижма в июле 1959 г., хранившихся в Лаборатории ихтиологии и гидробиологии Института биологии КНЦ УрО РАН, добавили к данным Л. Н. Соловкиной виды: *Rhyacophila nubila, Hydroptila sp., Mystrophora (Glossosoma?) sp., Glossosoma intermedia, Hydropsyche pellucidula, Psychomyia pusilla, Phryganea bipunctata, Apatania sp., Limnephilus sp., Halesus sp., Athripsodes bilineatus, Ceraclea annulicornis, Notidobia ciliaris*. Сравнение результатов исследований, полученных по сборам 1993 и 1988 гг., с таковыми за 1959 г. показало, что за 30 и более лет видовой состав ручейников в пище рыб молоди семги и хариуса не изменился.

В главном русле Ижмы выловили только двух хариусов, в пищевых трактах которых в июне 1993 г. присутствовали фрагменты личинок рода *Athripsodes*. Для этой реки определены личинки ручейников, найденные в пище ерша, плотвы, голянов и голецов усатых. В пище ерша и плотвы обнаружены фрагменты личинок рода *Limnephilus*, у плотвы кроме них — еще фрагменты куколок ручейников, не определенных до вида. В пищевых комках голянов установлены личинки *Athripsodes bilineatus*, фрагменты личинок рода *Limnephilus*, в пище гольца усатого зарегистрированы *Ce-*

Т а б л и ц а 45

## Личинки ручейников в пище молоди хариуса и семги р. Седью, июнь 1993 г.

Видовой состав	Соотношение, %			
	по числу экземпляров		по массе	
	хариус	семга	хариус	семга
<i>Rhyacophila nubila</i>	0.7	10.0	0.1	8.2
Glossosomatidae, juv.	5.4	—	1.4	—
<i>Hydroptila</i> sp.	4.0	25.0	0.8	3.8
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	3.5	10.0	9.0	24.4
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	—	5.0	—	9.2
<i>Hydropsyche</i> , juv.	4.0	5.0	3.9	1.9
<i>Psychomyia pusilla</i>	0.7	5.0	0.1	0.6
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	—	5.0	—	8.4
<i>Athripsodes bilineatus</i>	73.5	20.0	74.3	35.7
<i>Ceraclea annulicornis</i>	2.7	—	5.9	—
Trichoptera, n/det., juv.	5.5	15.0	4.5	7.8
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0
Среднее число экземпляров в одном желудке	4.04	2.0		
Средняя масса в одном желудке, мг			19.47	8.21

*ratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Hydropsyche ornatula*, *Lepidostoma hirtum* и *Athripsodes bilineatus*.

В лососевых притоках Ижмы — Седью, Ухта и Сюзью — исследовано питание хариуса и молоди семги. В июне 1993 г. в р. Седью (приток первого порядка р. Ижма) в пищевых комках этих видов рыб помимо личинок значительную долю (26 % от общего числа экземпляров и 61.5 % от общей массы пищевого комка) составляли куколки ручейников. Здесь в начале лета среди личинок ручейников в пище молоди семги по массе доминировали *A. bilineatus* и *C. (Hydropsyche) nevae*, в пище хариуса — *A. bilineatus* (табл. 45). Степень сходства пищи по ручейникам у хариуса и молоди семги р. Седью в июне составила 52.1 %.

Проанализировано питание хариуса, выловленного в р. Ухта в июне–первой декаде июля 1992 и 1997 гг. В 1992 г., когда р. Ухта испытывала значительное антропогенное загрязнение, в пищевом рационе хариуса на долю ручейников по массе приходилось менее 10 %. Доминировали личинки *Micrasema* sp., составляющие 95.3 % от общего числа и 84 % от общей массы потребленных хариусом в пищу ручейников.



Т а б л и ц а 46

**Ручейники в пище хариуса р. Ухта,  
июнь — первая декада июля 1992, 1997 гг.**

Видовой состав личинок	Соотношение, %			
	по числу экземпляров		по массе	
	1992 г.	1997 г.	1992 г.	1997 г.
<i>Rhyacophila nubila</i>	—	5.5	—	0.2
Glossosomatidae, juv.	0.1	5.5	0.1	0.2
<i>Hydropsyche</i> , juv.	0.1	—	0.6	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	—	16.7	—	7.1
<i>Micrasema</i> sp.	95.3	27.8	84.0	4.8
<i>Apatania crymophila</i>	—	11.1	—	1.0
<i>Anabolia laevis</i>	—	16.7	—	57.0
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	0.3	—	4.6	—
Limnephilidae, фрагменты	0.1	—	1.1	—
<i>Athripsodes bilineatus</i>	4.0	—	7.0	—
<i>Notidobia ciliaris</i>	0.1	16.7	2.6	29.7
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0

В 1997 г. в сравнении с 1992 г. доля ручейников по массе в питании хариуса р. Ухта возросла вдвое — до 21.4 %. В 1997 г. за счет снижения объемов производства (завод «Прогресс»), введения режима экономии воды, перевода части оборудования на воздушное охлаждение, отпуска воды потребителям по установленным нормам («Горводоканал»), введения в эксплуатацию новых звеньев очистных сооружений биологической очистки на городских очистных сооружениях был уменьшен сток промышленных отходов в р. Ухта, что способствовало улучшению экологической обстановки и химического состава воды в реке. Это, в свою очередь, привело к увеличению в 1997 г. по сравнению с 1992 г. в 3.5 раза биомассы ручейников в бентосе реки. В пищевом рационе хариуса в последней декаде июня 1997 г. основу массы ручейников составляли *Anabolia laevis* и *Notidobia ciliaris* (табл. 46).

Высокая встречаемость (60 %) ручейников наблюдалась и в пище хариуса, выловленного в р. Сюзью, притоке среднего течения Ижмы. В пищевом рационе хариуса р. Сюзью, как и в р. Седью, в первой декаде июля значительную долю (45 % от общего числа организмов и 48 % от общей массы пищевого комка) составляли куколки ручейников (до вида не определены), доля личинок была ниже: 13 % от общего числа съеденных организмов и 6 % от их об-

Т а б л и ц а 47

Личинки ручейников в пище хариуса р. Сюзью,  
1—6.07 1994 г.

Видовой состав	Среднее число экземпляров в одном желудке	Доля, %	Средняя масса в одном желудке, мг	Доля, %
<i>Rhyacophila nubila</i>	0.07	6.2	0.98	8.3
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	0.03	2.7	0.04	0.3
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	0.20	17.7	1.67	14.1
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	0.50	44.2	6.73	56.9
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	0.03	2.7	0.81	6.8
<i>Anabolia laevis</i>	0.03	2.6	0.50	4.2
<i>Ceraclea annulicornis</i>	0.07	6.2	0.40	3.4
<i>Athripsodes bilineatus</i>	0.17	15.0	0.19	1.6
<i>Apatania</i> , фрагменты	0.03	2.7	0.16	1.4
Личинки, фрагменты, n/det.	+	+	0.35	3.0
Всего	1.13	100.0	11.83	100.0

щей массы. Среди личинок ручейников в пище хариуса этой реки в первой декаде июля доминировали *Hydropsyche pellucidula* и *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae* (табл. 47).

Наши исследования показали, что обитающие в тиманских реках рыбы в пищу используют в основном личинок ручейников, в начале летнего периода (июнь—первая декада июля) в пище рыб велика роль и куколок ручейников. Богатый видовой состав ручейников в бентосе рек обуславливает и значительное разнообразие этих беспозвоночных в пище главных видов рыб лососевых рек Тимана — хариуса и молоди семги (табл. 48). Как правило, по массе в рационе рыб преобладают один-три вида ручейников, доминирующих в это время и в бентосе. Состав основных видов ручейников в пище хариуса и молоди семги сходен и не зависит от возраста рыбы и ее пола, но определяется условиями года, сезоном, особенностями трихoptерофауны реки, ее вариabельностью в пространстве.

С помощью индекса элективности Ивлева (1977) оценена степень использования различных видов личинок ручейников в пище молодью семги в ряде тиманских рек (табл. 49).

Рыбы проявляют пищевую элективность, или выборочность, в отношении ручейников. Пищевая элективность отражает систему адаптаций, направленных на оптимизацию процессов обеспечения рыбы требуемым количеством пищевого материала соответст-

Т а б л и ц а 48

**Видовой состав личинок ручейников  
в пище рыб лососевых рек Тимана**

Видовой состав	Хариус	Молодь семги
<i>Rhyacophila nubila</i>	+	+
<i>Glossosoma intermedia</i>	—	+
<i>Glossosomatidae</i> , фрагменты	+	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?) sp.</i>	+	+
<i>Hydroptila sp.</i>	+	+
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	+	+
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	+	+
<i>H. ornatula</i>	+	+
<i>H. pellucidula</i>	+	+
<i>Hydropsyche sp.</i>	+	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	—
<i>Psychomyia pusilla</i>	+	+
<i>Phryganea bipunctata</i>	—	+
<i>Oligotricha striata</i>	+	—
<i>Semblis phalaenoides</i>	+	—
<i>S. atrata</i>	+	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+
<i>Micrasema sp.</i>	+	+
<i>Apatania crymophila</i>	+	—
<i>Apatania sp.</i>	+	+
<i>Limnephilus sp.</i>	+	+
<i>Anabolia laevis</i>	+	—
<i>Asynarchus</i> , фрагменты	+	—
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	+	+
<i>P. nigricornis</i>	+	—
<i>Halesus radiatus</i>	+	—
<i>Halesus sp.</i>	—	+
<i>Goera sajanensis</i>	+	—
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	+
<i>Athripsodes sp.</i>	+	—
<i>Ceraclea annulicornis</i>	+	+
<i>Notidobia ciliaris</i>	+	+

вующего качества (Константинов, 1967, 1979). С одной стороны, элективность определяется пищевыми качествами ручейников, с другой — степенью их доступности, обилием (концентрацией) и пищевой активностью потребителя. В ряде случаев виды,

Т а б л и ц а 49

**Индекс элективности Ивлева для личинок ручейников  
в пище молоди семги тиманских рек бассейна р. Печора  
(по: Пономарев и др., 1998)**

Видовой состав	Река		
	Печорская Пижма	Мыла	Седью
<i>Rhyacophila nubila</i>	0.24	-1	0.35
<i>Mystrophora (Glossosoma?) sp.</i>	-0.51	-1	—
<i>Glossomatidae, juv.</i>	-0.72	—	—
<i>Hydroptila sp.</i>	-0.05	-1	1
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	0.69	-0.01	—
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	-0.23	-1	1
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	—	-1	0.02
<i>Hydropsyche sp.</i>	1	-0.24	1
<i>Psychomyia pusilla</i>	-0.51	0.25	1
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	0.41	-1	-1
<i>Micrasema sp.</i>	-0.90	-1	-1
<i>Potamophylax latipennis (P. stellatus)</i>	1	—	1
<i>Lepidostoma hirtum</i>	—	0.43	-1
<i>Athripsodes bilineatus</i>	-1	0.84	0.61
<i>Ceraclea annulicornis</i>	0.68	—	—

играющие несущественную роль в питании молоди семги, достигали предельных значений индекса (+1), демонстрируя или повышенную доступность, или предпочтительность их потребления для рыб. Вместе с тем нередко присутствующие в бентосе одной реки виды не потреблялись, хотя в другой они могли использоваться весьма интенсивно. По-видимому, такое сочетание эврифагии, присущей рыбам высоких широт (Никольский, 1974), и элективность отражают процессы локальной адаптации группировок этих рыб, приуроченных к конкретным водотокам речной системы р. Печора, и в существенной степени обусловлены развитием кормовой базы (Пономарев и др., 1998, 2000).

\* \* \*

По сборам бентоса и пищевым пробам рыб из бассейнов лососевых рек Тиманского края выявлен видовой состав личинок ручейников (табл. 50). Водоемы бассейнов рек изучены не с одинаковой полнотой, однако установлена высокая степень совпадения видového состава ручейников бассейнов крупных лососевых рек Тимана: Ижма — Печорская Пижма — 74.7 %, Ижма — Цильма — 60.9 %, Печорская Пижма — Цильма — 73.3 %.

Т а б л и ц а 50

**Состав и распределение ручейников  
в бассейнах лососевых рек Тиманского края**

Семейство, вид	Р. Ижма		Р. Печор- ская Пиж- ма, русло	Р. Цильма	
	русло	притоки		русло	притоки
<b>RHYACOPHILIDAE</b>					
<i>Rhyacophila nubila</i>	+	+	+	—	+
<i>Rhyacophila</i> sp.	—	+	—	—	—
<b>GLOSSOSOMATIDAE</b>					
<i>Glossosoma intermedia</i>	—	+	+	—	—
<i>Glossosoma</i> sp.	+	—	+	—	—
<i>Mystraphora (Glossosoma?) altaica</i>	—	+	+	—	—
<i>Mystraphora (Glossosoma?)</i> sp.	+	+	+	+	+
<b>HYDROPTILIDAE</b>					
<i>Ithytrichia lamellaris</i>	+	+	—	—	—
<i>Oxyethira flavicornis</i>	—	+	—	—	—
<i>Oxyethira</i> sp.	+	+	+	—	+
<i>Hydroptila</i> sp.	+	+	+	—	+
<i>Agraylea multipunctata</i>	+	+	+	—	—
<i>Agraylea</i> sp.	+	—	—	—	—
<b>ARCTOPSYCHIDAE</b>					
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	—	+	+	+	+
<b>HYDROPSYCHIDAE</b>					
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i>	—	+	+	—	+
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	+	+	—	—	—
<i>Hydropsyche ornatula</i>	+	+	+	—	+
<i>H. pellucidula</i>	+	+	+	—	+
<i>Hydropsyche</i> sp.	+	+	+	+	+
<b>POLYCENTROPODIDAE</b>					
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	—	+	—	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	+	+	—	+
<b>PSYCHOMYIIDAE</b>					
<i>Psychomyia pusilla</i>	+	+	+	+	+
<i>Tinodes</i> sp.	+	—	+	—	—
<b>PHRYGANEIDAE</b>					
<i>Phryganea bipunctata</i>	—	—	+	—	—
<i>Oligotricha striata</i>	—	—	—	+*	—
<i>Semblis phalaenoides</i>	—	—	—	—	+*
<i>S. atrata</i>	—	—	—	—	+*

Таблица 50 (продолжение)

Семейство, вид	Р. Ижма		Р. Печор- ская Пиж- ма, русло	Р. Цильма	
	русло	притоки		русло	притоки
BRACHYCENTRIDAE					
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+	+	+	+
<i>Micrasema</i> sp.	+	+	+	—	+
APATANIIDAE					
<i>Apatania crymophila</i>	+	—	—	—	—
<i>A. majuscula</i>	—	+	+	—	—
<i>A. wallengreni</i>	—	—	+	—	—
<i>Apatania</i> sp.	—	+	+	—	+
LIMNEPHILIDAE					
<i>Limnephilus borealis</i>	—	+	—	—	—
<i>L. lunatus</i>	—	+	—	—	—
<i>L. stigma</i>	+	—	—	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	+	—	+	—	+
<i>Anabolia laevis</i>	—	+	+	+	—
<i>Anabolia</i> sp.	—	—	+	+	—
<i>Asynarchus lapponicus</i>	—	+	+	—	—
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	+	+	+	—	+
<i>Potamophylax nigricornis</i>	—	+	+	—	—
<i>Halesus radiatus</i>	—	+	—	—	+*
<i>Halesus</i> sp.	—	—	+	—	—
GOERIDAE					
<i>Goera pilosa</i>	—	+	—	—	—
<i>G. sajanensis</i>	—	—	—	—	+
LEPIDOSTOMATIDAE					
<i>Lepidostoma hirtum</i>	+	+	+	+	+
LEPTOCERIDAE					
<i>Athripsodes bilineatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Ceraclea annulicornis</i>	+	+	+	—	+
<i>Mystacides azureus</i>	+	+	—	—	—
SERICOSTOMATIDAE					
<i>Notidobia ciliaris</i>	+	+	+	—	+*
<i>Sericostoma personatum?</i>	—	—	+	—	—

Примечание. +\* — виды установлены только в пище рыб.

## ГЛАВА 9

### РУЧЕЙНИКИ ОЗЕР ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА

#### 9.1. Личинки ручейников в бентосе пойменных озер

В бентосе пойменных озер Печорского бассейна ручейники занимают подчиненное положение, их средняя численность составляет лишь единицы-десятки экз./м<sup>2</sup>, а средняя биомасса — в основном доли грамма на м<sup>2</sup>, содержание от общей биомассы — до 0.1 %. Места обитания личинок ручейников в исследованных озерах ограничиваются почти исключительно литоралью (Зверева, 1969).

Проанализированные нами пробы бентоса из пойменных озер *верхнего течения Печоры*, собранные 4—16 июля 2003 г., не содержали личинок ручейников. Не установлены эти беспозвоночные и в пробах бентоса, взятых в июле 1958 г. в озерах- старицах на этом участке реки. Только в пелофильном биоценозе одного из озерков против пос. Курья, исследованном 20 июля 1958 г., обнаружены личинки ручейников *Limnephilus nigriceps*.

На равнине в бентосе пойменных озер, принадлежащих *среднему течению Печоры*, личинки ручейников присутствуют чаще. Для Волосницкой старицы, расположенной на правом берегу Печоры в 15 км ниже с. Волосница, указываются представители родов *Ecnotus* и *Phryganea* (Никольский и др., 1947).

Гидробиологическое исследование озер долины среднего течения р. Печоры проведено летом 1958 г. сотрудниками Института биологии Коми филиала АН СССР. Средняя численность личинок ручейников в пробах, по данным О. С. Зверевой (1969), составляет на этом участке реки от 3.2 до 27 экземпляров. Только в бентосе одного озера у с. Кузьдибож в августе 1958 г. численность личинок ручейников достигала 168 экз./м<sup>2</sup>. По нашим определениям, здесь зарегистрирован один вид — *Limnephilus vittatus*.

Особый интерес на этом участке реки представляет глубоководное оз. Большая Гудырья, расположенное на левом берегу Печоры против дер. Лемтыбож, в 2.5 км от реки. Это озеро считается остатком бывшего приледникового водоема. Оно соединено про-

токой с речкой Большая Гудырья, которая впадает в р. Печора. Наибольшая длина озера — 1400 м, ширина — 800—900 м, глубина — 37 м. Дно в глубоководной части озера покрыто слоем сапропеля толщиной более 2 м, зеленовато-черного цвета маслянистой желеобразной консистенции без запаха сероводорода, с небольшой примесью песка и большим количеством органического вещества. В поверхностном слое ила содержится масса остатков растительных и животных организмов. С уменьшением глубины по направлению к берегам к илу примешиваются растительные остатки и песок, грунт сохраняется желеобразным. Личинки ручейников не обнаружены в бентосе на больших глубинах озера. Они присутствовали в составе донного населения на глубине 3 м с численностью 42 экз./м<sup>2</sup> и биомассой 0.06 г/м<sup>2</sup>, встречены в прибрежье на глубине 0.3—0.6 м среди зарослей высших водных растений, где их численность колебалась от 64 до 128 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — от 0.05 до 0.32 г/м<sup>2</sup>. Из ручейников в озере О. Л. Качаловой определены *Hydroptila* sp., *Oxyethira flavicornis* (*O. costalis*), *Cyrnus* sp., *Agrypnia obsoleta*, *Phryganea bipunctata*, *Limnephilus centralis*, *Oecetis ochracea*, *Molanna angustata*, преобладают мелкие личинки рода *Oxyethira* (Братцев и др., 1962).

В пойменном оз. Ивейты среднего течения Печоры в смыве с рдеста (сборы 1958 г.) нами установлен вид ручейника — *P. bipunctata* (*P. striata*), а среди зарослей кубышки — *Agraylea multipunctata* и *Nemotaulius punctatolineatus*.

В озерке на острове Шип-ди ниже дер. Родионово на песчано-илистых грунтах с наличием детрита среди личинок ручейников в бентосе, собранном автором в 1958 г., присутствовали *Neureclipsis bimaculata* и *Molanna* sp.

Определены до вида личинки ручейников из проб бентоса, взятых в 1958, 1964 гг. в озерах притоков среднего течения Печоры. Для озер- стариц, расположенных в бассейнах **левых притоков** среднего течения Печоры, нами указываются следующие виды: в старице р. Сойва найдены *P. latipennis* (*P. stellatus*), *B. subnubilus*, *Limnephilus stigma*, *Phryganea bipunctata* (*P. striata*), в старице р. Северная Мыльва — Ягыдин — в качественных сборах среди зарослей водных растений обнаружена молодь личинок ручейников семейства Polycentropodidae и фрагменты личинок рода *Limnephilus*; в бассейне р. Лемью в оз. Светлое отмечено единичное присутствие вида *Molanna albicans*. В качественном смыве с каменистого грунта из оз. Западное, расположенного на болоте Джер-нюр (бассейн р. Нибель), в небольшом количестве нами обнаружены личинки *Polycentropus flavomaculatus*. С. Г. Лепновой (1953) в старице Северной Мыльвы у с. Троицко-Печорск указывается *Limnephilus politus*.

Один из характерных элементов ландшафта гор Северного и Приполярного Урала — небольшие по площади, но весьма многочисленные **горные** озера, принадлежащие бассейнам **правых при-**



**токов** среднего течения р. Печора (Кеммерих, 1961). Литературные сведения об озерной фауне ручейников Северного и Приполярного Урала весьма скудны (Биологическое разнообразие..., 2009); указывается только, что список личинок ручейников горных озер насчитывает 14 видов, однако названия их не приведены. По берегам озер в сборах имаго обнаружены виды *Limnephilus algosus*, *Apatania zonella*, *A. stigmatella*, *Hydatophylax variabilis*. Так как в вышеуказанном литературном источнике материалы определений не привязаны ни к одному из участков Печоры, то эти данные приведены нами для общего познания.

В бентосе пойменных озер бассейна Щугора на территории гор и увалов Северного Урала личинки ручейников присутствовали крайне редко, здесь установлены *Limnephilus* sp. и *Apatania* sp. В качественных пробах, взятых среди зарослей высших водных растений в озерах на территории Печорской равнины, найдены личинки *Phryganea bipunctata* (Шубина, 1986).

Как показали гидробиологические исследования (Зверева, 1969), источником пополнения фауны Печоры служит гидрофауна бассейна ее крупнейшего притока — р. Уса. Гидробиологическим отрядом Коми филиала АН СССР в летний период 1953—1957 гг. попутно с изучением русла Усы и ее притоков обследованы на различных участках рек и пойменные озера. Долина р. Уса богата озерами, разнообразными по форме, по связи с рекой, по характеру питания, по составу грунта и другим особенностям (Попова, Соловкина, 1957). В обследованных озерах установлено достаточное количество растворенного в воде кислорода при относительно повышенном содержании свободной углекислоты. Исследован бентос в озерах бассейна Усы: Колваты, Кузьты, Макарихаты, Гычаты, Ди-Юр-Вад, Заостренное. Наибольшим разнообразием ручейников отличался бентос озер Колваты, Макарихаты, Кузьты и Заостренное, здесь выявлено от 3 (Колваты) до 6 (Кузьты, Макарихаты) видов, в оз. Заостренное — 5 видов ручейников (табл. 51). В этих озерах преобладает заиленный песчаный грунт. Озера Колваты и Заостренное, связанные с речной системой, находятся под значительным влиянием реки. Для большей части дна озер Гычаты и Ди-Юр-Вад характерно питание болотными водами, преобладание грубодетритных торфянистых грунтов. Видовой состав ручейников этих озер беден: в оз. Гычаты установлено 2 вида, а в оз. Ди-Юр-Вад — только один (табл. 51).

Помимо озер, указанных в табл. 51, исследованы и другие озера бассейна Усы. Среди зарослей высших водных растений в озерах на участке реки, протекающем по территории Приполярного Урала (местечко Нерьювом), О. С. Зверевой (1962) отмечены *Phryganea grandis*, личинки семейства Limnephilidae, в бентосе озерков в районе тоней Отовась зарегистрированы *Limnephilus politus*, *Grammotaulius nigromaculatus*. На заиленном галечнике дна озер равнинного участка русла р. Уса среди зарослей найдены личинки *Brachy-*

Т а б л и ц а 51

Личинки ручейников озер долины р. Уса  
(по: Попова и Соловкина, 1957)

Виды	Кол- ваты	Кузь- ты	Ма- кари- хаты	Гы- чаты	Ди- Юр- Вад	Заост- рен- ное
<i>Oxyethira</i> sp.	—	—	+	—	—	—
<i>Agraylea</i> sp.	+	—	+	—	—	—
<i>Neureclipsis bimaculata</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Cyrrnus flavidus</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Agrypnia</i> sp.	—	+	+	—	—	+
<i>Phryganea bipunctata</i> ( <i>P. striata</i> )	—	+	+	+	—	+
<i>Brachycentrus</i> sp.	—	—	—	—	—	+
<i>Limnephilus rhombicus</i>	+	+	+	—	+	—
<i>Grammotaulius</i> sp.	—	—	—	—	—	+
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	—	+	—	+	—	—
<i>Phacopteryx brevipennis</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Ceraclea fulva</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Mystacides longicornis</i>	+	—	—	—	—	—

*centrus subnubilus*, на торфянистом дне — *Molanna angustata*, *Phryganea bipunctata*, *Cyrrnus flavidus*.

В болотистом тундровом оз. Рижское, расположенном в верховье Колвы (правый приток Усы), в зарослях осоки и арктофилы нами найден один вид *Grammotaulius signatipennis*. В озерах бассейна Усы, в условиях болотистого окружения, положительным фактором формирования фауны служит наличие связи с рекой. В этом случае в озерах наблюдается более разнообразный состав ручейников. При изоляции озер усиливается роль болотного питания, и фауна ручейников резко обедняется.

В бентосе озер нижнего течения р. Косью (притока Усы) личинки и куколки ручейников присутствовали единично. Здесь отмечены личинки *Limnephilus rhombicus*, *Phryganea* sp. и куколки семейства Leptoceridae (Попова, 1962).

В пище окуня, выловленного в 1996 г. в Вангырских озерах, нами найдены личинки ручейника *Agrypnia varia*.

На дне пойменных озер **нижнего течения Печоры** личинки ручейников встречались редко и единичными экземплярами, чаще — только среди зарослей макрофитов. Оз. Печораты, расположенное в пойме реки против устья р. Большая Мутная, с р. Печора сообщается посредством узкого, длинного, в межень пересыхающего протока. Здесь зарегистрировано два вида ручейников: *Phryganea bipunctata* (*P. striata*) и *Limnephilus bipunctatus* (Зверева, 1969). Первый вид присутствовал и в пище окуня, выловленного в

оз. Пелядиное (сборы 26.08 1959 г.), расположенном на правом берегу Печоры напротив дер. Леждуги.

Определены личинки ручейников из пищевых проб рыб, выловленных в тундровых озерах, расположенных в бассейне нижнего течения Печоры на территории месторождения «Кумжа». Эти озера соединяются протокой с р. Печора. В пищевом рационе рыб-бентофагов исследованных озер доля личинок ручейников невелика и они служат лишь дополнительным компонентом в пище рыб после моллюсков и хирономид. В составе ручейников в пищевых комках рыб найдены: у окуня — *Limnephilus borealis*, *L. flavicornis*, *M. albicans*, у язя — *Limnephilus decipiens*, *M. albicans*, *Molanna angustata*, у плотвы — *Limnephilus flavicornis*. Определены личинки ручейников из пищи сига, выловленного в 1960 г. в Волочковых озерах, расположенных в 50 км от с. Месино и соединяющихся протокой с р. Печора. В пище сига присутствовал один вид — *Molanna albicans*.

В бентосе безымянных озер, находящихся в дельте Печоры, на песчаных грунтах с наличием ила и детрита установлено 6 видов личинок ручейников: *Agrypnia (Dasystegia) obsoleta*, *Agrypnia varia*, *Limnephilus borealis*, *L. extricatus*, *Potamophylax* sp., *Molanna albicans*.

Кроме личинок ручейников из озер, расположенных в пойме нижнего течения главного русла Печоры, определены до вида личинки из бентоса пойменных озер ее притоков — р. Ижма (оз. Большое Параськино); рек Лая, Шапкина: Лая-то, Кома-ты и оз. Шапкино. В бентосе литорали оз. Большое Параськино в летний период (20.06 2005 г.) на песчаном грунте с наличием заиленной гальки и детрита отмечены личинки ручейников *Phryganea bipunctata* и *Mystacides azureus*. Видовой состав ручейников тундровых озер бассейнов рек Лая и Шапкина не отличался большим разнообразием. Здесь в период открытой воды установлены *Limnephilus borealis*, *Grammotaulius* sp., *Oecetis lacustris*, *Molanna albicans*, последний вид в озерах доминировал.

В пойменных озерах бассейна Печоры установлено 49 видов и форм личинок ручейников (табл. 52). В озерах верхнего течения Печоры найден всего один вид личинок ручейников, более разнообразным был видовой состав Trichoptera в пойменных озерах среднего и нижнего течений Печоры, а также в пойменных озерах ее притоков: наибольшим разнообразием ручейников отличались озера долины р. Уса.

Чаще в озерах присутствовали личинки *Phryganea bipunctata* (*P. striata*). Этот вид обитает в стоячих и медленно текущих водоемах среди растительности и на дне. На территории России указывается для ее европейской части, Сибири и для запада Амурской области (Лепнева, 1966).

Т а б л и ц а 52

**Личинки ручейников в бентосе и пище рыб  
пойменных озер бассейна Печоры**

Видовой состав	Озера русла Печоры			Озера притоков Печоры	
	I	II	III	левых	правых
<i>Oxyethira flavicornis</i>	—	—	—	+	—
<i>Oxyethira</i> sp.	—	—	—	+	+
<i>Hydroptila</i> sp.	—	—	—	+	—
<i>Agraylea multipunctata</i>	—	+	—	—	—
<i>Agrypnia</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Neureclipsis bimaculata</i>	—	+	—	—	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	—	—	—	+	—
<i>Cyrnus flavidus</i>	—	+	—	+	+
<i>Ecnomus</i> sp.	—	+	—	—	—
<i>Agrypnia (Dasystegia) obsoleta</i>	—	—	+ <sup>1</sup>	+	—
<i>A. varia</i>	—	—	+ <sup>1</sup>	—	+ <sup>+</sup>
<i>Agrypnia</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Phryganea bipunctata (P. striata)</i>	—	+	+	+	+
<i>P. grandis</i>	—	—	—	—	+
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	—	—	—	+	+
<i>Apatania stigmatella</i>	—	—	—	—	+*
<i>A. zonella</i>	—	—	—	—	+*
<i>Apatania</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Limnephilus algosus</i>	—	—	—	—	+*
<i>L. bipunctatus</i>	—	—	+	—	—
<i>L. borealis</i>	—	—	+ <sup>1</sup>	—	+ <sup>+</sup>
<i>L. centralis</i>	—	—	—	+	—
<i>L. decipiens</i>	—	—	—	—	+ <sup>+</sup>
<i>L. extricatus</i>	—	—	+ <sup>1</sup>	—	—
<i>L. flavicornis</i>	—	—	—	—	+ <sup>+</sup>
<i>L. nigriceps</i>	+	—	—	—	—
<i>L. politus</i>	—	—	—	+ <sup>2</sup>	+
<i>L. rhombicus</i>	—	—	—	—	+
<i>L. stigma</i>	—	—	—	+	—
<i>L. subcentralis</i>	—	+	—	—	—
<i>L. vittatus</i>	—	+	—	—	—
<i>Limnephilus</i> sp.	—	+	—	+	+
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	—	—	—	—	+
<i>G. sibiricus</i>	—	+	—	—	—
<i>Grammotaulius signatipennis</i>	—	—	—	—	+
<i>Grammotaulius</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	—	+	+ <sup>2</sup>	—	+

Таблица 52 (продолжение)

Видовой состав	Озера русла Печоры			Озера притоков Печоры	
	I	II	III	левых	правых
<i>Phacopteryx brevipennis</i>	—	—	—	—	+
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	—	—	—	+	—
<i>Potamophylax</i> sp.	—	—	+ <sup>1</sup>	—	—
<i>Hydatophylax variabilis</i>	—	—	—	—	+*
<i>Ceraclea fulva</i>	—	—	—	—	+
<i>Mystacides azureus</i>	—	—	—	+	—
<i>M. longicornis</i>	—	—	—	—	+
<i>Oecetis lacustris</i>	—	—	—	—	+
<i>O. ochracea</i>	—	—	—	+	—
<i>Molanna albicans</i>	—	—	+ <sup>1</sup>	+	+
<i>M. angustata</i>	—	—	—	+	+
<i>Molanna</i> sp.	—	+	—	—	—
Всего	1	11	9	17	30

Примечание. I — верхнее течение Печоры, II — среднее течение Печоры, III — нижнее течение Печоры; «+» — вид зарегистрирован, «—» — вид не установлен; +\* — вид определен по имаго (Биологическое разнообразие., 2009), +<sup>1</sup> — вид установлен в пище рыб, +<sup>1</sup> — вид найден в озерах дельты Печоры, +<sup>2</sup> — вид указывается по С. Г. Лепневой (1953).

## 9.2. Личинки ручейников в бентосе и пище рыб крупных озер Большеземельской тундры

Суровые климатические условия восточной части Большеземельской тундры, на территории которой расположены Вашуткинские, Харбейские и Падимейские озерные системы, принадлежащие Печорскому бассейну, определяют здесь кратковременность периода открытой воды — около трех месяцев. В составе бентоса этих крупных систем тундровых озер в период летней межени ручейники по показателям количественного развития относились к числу второстепенных групп донных беспозвоночных: их встречаемость была 24 % при невысокой средней численности — 40 экз./м<sup>2</sup> и очень малой средней биомассе — доли грамма на 1 м<sup>2</sup> (Попова, 1978). Аналогичными были данные, полученные по результатам гидробиологических исследований в 1998 (31.07—03.08) и 1999 (03—07.08) гг., выполненных на оз. Большой Харбей. Ручейники здесь были найдены только в бентосе лито-

Т а б л и ц а 53

## Личинки ручейников в бентосе оз. Большой Харбей

Дата исследования	Встречаемость в пробах, %	Численность ручейников		Биомасса ручейников	
		средняя, экз./м <sup>2</sup>	доля от общей численности бентоса, %	средняя, мг/м <sup>2</sup>	доля от общей биомассы бентоса, %
31.07—03.08 1998 г.	60.0	44.9	0.3	150.72	2.2
03—07.08 1999 г.	4.8	92.3	0.8	4.8	0.1

рали этого озера, и их количественные показатели (табл. 53) оказались близкими к таковым, полученным по гидробиологическим сборам, произведенным в весенне-летнюю межень 1968—1969 гг. Для летней межени 1999 г. в бентосе озера была отмечена крайне низкая встречаемость личинок ручейников (табл. 53), причем присутствовали в пробах лишь молодые личинки одного рода *Apatania*.

Из трех озерных систем Большеземельской тундры наиболее полно исследован видовой состав личинок ручейников Харбейских озер. В настоящем подразделе обобщены литературные и собственные материалы по личинкам ручейников из проб бентоса и пищевых проб рыб этих озер. Кроме того, нами выполнено определение личинок ручейников из нескольких проб бентоса, собранных в 1961 г. гидробиологом О. С. Зверевой в озерах Вашуткинской системы.

В крупных озерах Большеземельской тундры преобладает комплекс реофильных и озерно-речных форм ручейников. Кроме фитофилов представлены обитатели твердых грунтов (валунных, галечных, гравийных) с растительными обрастаниями или с наличием детрита. Ручейники в этих озерах найдены только в литорали, их распределение здесь определяется характером грунта. Однообразие биотопов, типичное для большей части крупных тундровых озер, не способствует развитию в бентосе разнообразной фауны ручейников. Например, в литорали оз. Большой Харбей установлено всего 12 видов (Попова, 1978). В открытой литорали озера зарегистрировано 10 видов, в основном это литореофилы *Micrasema gelidum*, *Apatania majuscula*, *Chaetopteryx sahlbergi*; в зарослевой литорали, представленной лишь в заливах с подветренной стороны, из общего состава ручейников литорали зарегистрировано только пять видов: фитолимнофилы *Agrypnia pagetana* и различные виды *Limnephilus*. В тундровых водоемах наиболее насыщенный биотоп по видовому разнообразию ручейников — мелководное побережье. Бентосные пробы, взятые в

Т а б л и ц а 54

Личинки ручейников в пище рыб оз. Большой Харбей  
(по: Сидоров, 1976)

Вид рыбы	Встречаемость ручейников, %	Число экземпляров		Масса, мг	
		среднее в одном желудке	доля (%) от пищевого комка	средняя в одном желудке	доля (%) от пищевого комка
Сиг:					
неполовозрелый	9	3.84	7.6	38.40	27.5
половозрелый	12	0.84	0.5	4.50	1.7
Хариус	59	18.20	22.0	218.40	35.4
Чир	27	0.41	< 0.01	4.10	0.4
Пелядь	8	1.46	1.6	30.66	11.6
Ерш	32	1.15	1.2	5.75	2.1
Окунь	38	3.07	5.0	46.00	19.9

сублиторали и профундали с илистых грунтов, не содержали ручейников (илистые грунты не благоприятны для обитания ручейников), иногда в пробах из этих зон присутствовали сносимые с верхних горизонтов пустые домики личинок *Molanna* и *Limnephilus*.

Личинки ручейников в пище разных видов рыб из крупных тундровых озер, по исследованиям 1965 и 1967 гг., встречались нечасто (табл. 54). В пище хариуса установлена максимальная встречаемость ручейников, в пище других обитающих в тундровых озерах видов рыб встречаемость этих гидробионтов колебалась в пределах 8—38 %. Наибольшее значение ручейники имели в питании хариуса, неполовозрелого сига и окуня (табл. 54). В питании рыб было обнаружено 15 видов и форм личинок ручейников. Доминировали в пищевых пробах *Molanna albicans*, *Micrasema gelidum*, *Halesus tessellatus*, *Asynarchus lapponicus*, *Apatania* и *Limnephilus*. В придаточных озерах Харбейской системы большую роль в пище рыб играли личинки *Limnephilus vittatus*.

Литературные данные можно сравнить с нашими материалами, полученными спустя тридцать лет — в 1998 г. (табл. 55). В 1998 г. ручейники в пищевом рационе сига и пеляди служили второстепенным кормом (0.1—5.8 % по массе), у хариуса — входили в число субдоминант. В желудочно-кишечном тракте рыб, выловленных в 1998 г., зарегистрированы ручейники на всех стадиях развития. Наибольшая встречаемость имаго ручейников (более 50 %) отмечена в пищевом рационе хариуса.

В сборах 1965 и 1967 гг. (Сидоров, 1976) нет указания на стадию развития ручейников, обнаруженных в кишечниках рыб. Поэтому если сопоставить суммарное число экземпляров и суммарную

Т а б л и ц а 55

Ручейники в пище рыб оз. Большой Харбей,  
июль—август 1998 г.

Вид рыбы	Стадия развития ручейника	Встречаемость, %	Число экземпляров		Масса, мг	
			среднее в одном желудке	доля (%) от пищевого комка	средняя в одном желудке	доля (%) от пищевого комка
Сиг	Личинки	6.3	0.1	< 0.1	0.8	0.1
Хариус	Личинки	9.7	1.8	1.70	69.6	7.7
	Имаго	51.6	9.0	8.60	56.2	6.2
Пелядь	Куколки	10.0	0.3	< 0.1	11.6	3.8
	Имаго	10.0	0.2	< 0.1	6.2	2.0
	Кладки	5.0	+	+	+	+

массу имаго и личинок ручейников в нашем материале с данными сборов тридцатилетней давности, то число и масса ручейников в пищевых пробах хариуса 1998 г. более чем вдвое ниже таковых в сборах 1965 и 1967 гг.

Более чем наполовину (6 видов в 1998–1999 гг. против 15 в 1965 и 1967 гг.) сократился и видовой состав ручейников. Ручейниковый спектр пищевого рациона рыб по исследованиям 1998–1999 гг. состоял из видов: *Agraylea multipunctata*, *Brachycentrus* sp., *Micrasema gelidum*, *Apatania crymophila*, *Apatania* sp., *Limnephilus decipiens*. В сборах 1965, 1967 гг. в пище хариуса доминировал целый комплекс видов ручейников (Попова, 1978), тогда как в сборах 1998 и 1999 гг. — только один род *Apatania*. В озерах восточной части Большеземельской тундры по числу особей и в бентосе, и в пищевых пробах рыб преобладают ручейники из семейств Limnephilidae и Molannidae.

По литературным (Попова, 1978) и нашим данным, состав ручейников крупных тундровых озер Большеземельской тундры насчитывает 47 видов из 29 родов, из них 43 вида 25 родов принадлежат подотряду Integripalpia. Исключительно бедно представлен подотряд Annulipalpia — всего четыре вида (табл. 56).

Таким образом, в озерах Печорского бассейна зарегистрировано 72 вида и формы личинок ручейников из 10 семейств и 35 родов (табл. 56). В крупных озерах Большеземельской тундры установлено 47 видов, в пойменных озерах — 49 видов. В озерах, расположенных в дельте Печоры, насчитывается всего 6 видов, представляющих собой обедненный состав ручейников тундровых озер. Степень совпадения фаун ручейников пойменных озер Печоры и озер тундры составляет 49.5 % по Серенсену.



Т а б л и ц а 56

## Состав и распределение ручейников в озерах Печорского бассейна

Семейство и вид	Пойменные озера Печоры	Озера Большеземельской тундры
HYDROPTILIDAE		
<i>Oxyethira flavicornis</i>	+	—
<i>Oxyethira</i> sp.	+	—
<i>Hydroptila pulchricornis</i>	—	+*
<i>Hydroptila</i> sp.	+*	—
<i>Agraylea multipunctata</i>	+	+
<i>Agraylea</i> sp.	+	—
POLYCENTROPODIDAE		
<i>Neureclipsis bimaculata</i>	+	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	+	—
<i>Holocentropus picicornis</i>	—	+*
<i>Cyrnus flavidus</i>	+	—
ECNOMIDAE		
<i>Ecnomus</i> sp.	+	—
PHRYGANEIDAE		
<i>Agrypnia (Dasystemia) obsoleta</i>	+	+
<i>A. pagetana</i>	—	+
<i>A. picta</i>	—	+
<i>A. varia</i>	+	+
<i>Agrypnia</i> sp.	+	—
<i>Phryganea bipunctata (striata)</i>	+	+*
<i>P. grandis</i>	+	+*
<i>Oligostomis reticulata</i>	—	+*
BRACHICENTRIDAE		
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	+	+
<i>Micrasema gelidum</i>	—	+
<i>Oligoplectrodes potanini</i>	—	+*
APATANIIDAE		
<i>Apatania crymophila</i>	—	+
<i>A. majuscula</i>	—	+*
<i>Apatania stigmatella</i>	+	+*
<i>A. wallengreni</i>	—	+
<i>A. zonella</i>	+*	—
<i>Apatania</i> sp.	+	—
LIMNEPHILIDAE		
<i>Dicosmoecus palatus</i>	—	+*

Таблица 56 (продолжение)

Семейство и вид	Пойменные озера Печоры	Озера Большеземельской тундры
<i>Limnephilus algosus</i>	+*	—
<i>L. bipunctatus</i>	+	+
<i>L. borealis</i>	+	+
<i>L. centralis</i>	+	—
<i>L. decipiens</i>	+	+
<i>L. extricatus</i>	+	+
<i>L. flavicornis</i>	+	+
<i>L. lunatus</i>	—	+*
<i>L. nigriceps</i>	+	—
<i>L. politus</i>	+*	—
<i>L. rhombicus</i>	+	—
<i>L. stigma</i>	+	+*
<i>L. subcentralis</i>	+*	—
<i>L. vittatus</i>	+	+*
<i>Limnephilus</i> sp.	+	—
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	+	+
<i>G. sibiricus</i>	+*	—
<i>G. signatipennis</i>	+	—
<i>Grammotaulius</i> sp.	+	—
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	+	—
<i>Anabolia laevis</i>	—	+*
<i>Phacopteryx brevipennis</i>	+	+*
<i>Asynarchus lapponicus</i>	—	+*
<i>Potamophylax latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> )	+	+
<i>P. rotundipennis</i>	—	+*
<i>Potamophylax</i> sp.	+	—
<i>Halesus tessellatus</i>	—	+*
<i>Hydatophylax variabilis</i>	+*	—
<i>Chaetopteryx sahlbergi</i>	—	+*
<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i>	—	+*
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i>	—	+
GOERIDAE		
<i>Goera sajanensis</i>	—	+*
LEPTOCERIDAE		
<i>Athripsodes bilineatus</i>	—	+
<i>Ceraclea annulicornis</i>	—	+
<i>C. fulva</i>	+	+
<i>Mystacides azureus</i>	+	—
<i>M. longicornis</i>	+	+*

Таблица 56 (продолжение)

Семейство и вид	Пойменные озера Печоры	Озера Большеземельской тундры
<i>Oecetis lacustris</i>	+	+*
<i>O. ochracea</i>	+	+*
MOLANNIDAE		
<i>Molanna albicans</i>	+	+
<i>M. angustata</i>	+	+
<i>Molanna</i> sp.	+	—
<i>Molannodes tinctus</i>	—	+*
Всего	49	47

Примечание. +\* — вид указывается по: Лепнева, 1953; Попова, 1978; Биологическое разнообразие..., 2009.

## ГЛАВА 10

# ОСОБЕННОСТИ ТРИХОПТЕРОФАУНЫ ГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ВОДОЕМОВ ПЕЧОРСКОГО БАСЕЙНА

### 10.1. Видовой состав и распределение личинок ручейников в водоемах бассейна р. Печора

Ручейники в личиночной стадии — постоянные обитатели дна уральских и тиманских горных рек Печорского бассейна. В общей численности бентоса этих рек доля водных фаз ручейников составляет 3.3 (0.4—7.1)%. Однако по биомассе, более стабильному показателю, чем численность организмов, и лучше характеризующей свойства сообщества (Одум, 1986), личинки ручейников — основное ядро донных сообществ горных рек. В период открытой воды в реках Северного Урала содержание их от общей биомассы зообентоса равно 30.8 (15.1—58.8), в реках Приполярного Урала — 27.7 (19.7—32.6), в тиманских реках Печорского бассейна — 20.8 (2.1—36.3)%; в период ледостава доля их в биомассе донного населения достигает 75 % (Шубина, 2006а). В реках Тиманского края в сравнении с реками Северного и Приполярного Урала содержание этих гидробионтов от общих численности и биомассы бентоса составляет меньший процент, но средние показатели численности в тиманских реках в 3.3—3.7 раза выше, а биомасса ручейников в них в 1.2—1.5 раза выше, чем в реках Урала:

Показатели	Северный Урал	Приполярный Урал	Тиманский край
Встречаемость, % (lim)	87.5 (72.2—100.0)	81.6 (80.0—100.0)	99.0 (95.8—100.0)
Численность, экз./м <sup>2</sup> (lim)	583.9 (198.6—1677.8)	527.7 (317.8—667.4)	1974.6 (36.3—11615.4)
Биомасса, мг/м <sup>2</sup> (lim)	1609.6 (696—3073.7)	1976.4 (1407—2717.2)	2341.40 (27.9—5479.57)

На равнине в бентосе среднего и нижнего течений магистрального русла Печоры личинки ручейников встречались в 30 и 16 % проб соответственно. В пойменных озерах р. Печора эти гидроби-

онты найдены менее чем в 10 %, в тундровых — 22.5—35.6 % проб бентоса (Зверева, 1966, 1969). В русле среднего и нижнего течений Печоры численность личинок ручейников составляет 53 и 2 экз./м<sup>2</sup> соответственно, в озерах поймы среднего течения — 25.9 экз./м<sup>2</sup> (Зверева, 1969). Численность — 6—73 (в среднем 40) экз./м<sup>2</sup> и средняя биомасса — менее грамма на 1 м<sup>2</sup> указаны для ручейников в бентосе тундровых озер, их доля от общей численности донного населения в Вашуткинских и Харбейских озерах, принадлежащих Печорскому бассейну, не более 0.1—0.3 % (Зверева, 1966; Попова, 1978).

В фауне Печорского бассейна выявлены представители 115 видов и форм личинок ручейников, принадлежащих 55 родам и 18 семействам двух подотрядов (табл. 57). Подотряд *Annulipalpia* включает 8 семейств, объединяющих 19 родов и 32 вида, подотряд *Integripalpia* — 10 семейств, 36 родов и 83 вида. По имеющимся определительным таблицам (Лепнева, 1964, 1966; Определитель пресноводных..., 1977; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 2001) мне не удалось идентифицировать до вида некоторых личинок из родов *Oxyethira*, *Hydroptila*, *Agraylea*, *Hydropsyche*, *Tinodes*, *Agrypnia*, *Micrasema*, *Apatania*, *Limnephilus*, *Grammotaulius*, *Anabolia*, *Asynarchus*, *Potamophylax*, *Halesus*, *Athripsodes*, *Molanna*, они указаны как формы sp. (табл. 57). Видовое определение представителей всех перечисленных родов, без сомнения, расширит списки трихoptерофауны водоемов Печорского бассейна, однако есть основание считать, что при возможности существования не учтенных еще видов, полученные данные репрезентативны для исследованных групп водоемов.

Сводный список личинок ручейников текущих вод Печорского бассейна, по нашим и литературным данным, насчитывает 76 видов и 14 форм 18 семейств и 49 родов. В водотоках западного склона Северного и Приполярного Урала зарегистрировано 76 видов и форм личинок ручейников, в реках Тиманского кряжа — 51, в текущих водах Печорской равнины (среднее и нижнее течения магистрального русла Печоры и его равнинные и тундровые притоки) — 41 вид и форма. Указываемые для водотоков Печорской равнины *Molanna albicans* и *Molanna* sp. найдены в тундровых реках Лая, притоке нижнего течения Печоры, и Колва, притоке р. Уса, соответственно (табл. 57). Из 18 семейств ручейников, выявленных в водотоках Северного и Приполярного Урала Печорского бассейна, в текущих водах Тиманского кряжа, принадлежащих бассейну р. Печора, не найдены виды из семейств Ecnomidae, Vagaeidae и Molannidae. В равнинных водотоках Печорского бассейна не установлены виды из семейств Ecnomidae, Goeridae и Vagaeidae (табл. 57).

В пойменных и тундровых озерах бассейна р. Печора зарегистрированы 72 вида и формы ручейников 10 семейств и 35 родов (табл. 57). В озерах дополнительно к трихoptерофауне водотоков

Т а б л и ц а 57

## Состав и распределение ручейников в озерах Печорского бассейна

Подотряд, семейство и вид	Реки				Озера поймен- ные и тундро- вые
	Север- ного Урала	При- поляр- ного Урала	Тиман- ского кряжа	Печор- ской равнины	
<b>ПОДОТРЯД ANNULIPALPIA</b>					
<b>RHYACOPHILIDAE</b>					
<i>Rhyacophila fasciata</i> Hagen, 1859	+	+	—	—	—
<i>R. nubila</i> Zetterstedt, 1840	+	+	+	+	—
<i>R. obliterated</i> MacLachlan, 1863	+	+	—	—	—
<b>GLOSSOSOMATIDAE</b>					
<i>Mystrophora (Glossosoma?) altaica</i> Martynov, 1914	+	+	+	—	—
<i>Mystrophora (Glossosoma?)</i> sp.	+	+	+	+	—
<i>Glossosoma intermedium</i> (Klapalek, 1892)	—	+	+	—	—
<b>HYDROPTILIDAE</b>					
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton, 1873	—	—	+	—	—
<i>Oxyethira flavicornis</i> (Pictet, 1834)	+	—	+	—	+
<i>Oxyethira</i> sp.	+	—	—	—	+
<i>Hydroptila pulchricornis</i> Pictet, 1834	—	—	—	—	+*
<i>Hydroptila tineoides</i> Dalman, 1819	+	—	—	—	—
<i>Hydroptila</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis, 1834	+	—	—	+	+
<i>Agraylea</i> sp.	+	+	+	+	+
<b>ARCTOPSYCHIDAE</b>					
<i>Arctopsyche ladogensis</i> Kolenati, 1859	+	+	+	+	—
<b>HYDROPSYCHIDAE</b>					
<i>Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae</i> (Kolenati, 1858)	+	+	+	+	—
<i>Hydropsyche angustipennis</i> Curtis, 1834	+	—	+	—	—
<i>H. contubernalis</i> MacLachlan, 1865	+	+	—	—	—
<i>H. guttata</i> Pictet, 1834	+	+	+	+	—
<i>H. ornatula</i> MacLachlan, 1878	+	+	+	+	—
<i>H. pellucidula</i> Curtis, 1834	+	—	+	—	—
<i>Hydropsyche</i> sp.	+	+	+	+	—
<i>Macrostemum (Macronema) radiatum</i> MacLachlan, 1872	+	—	—	—	—

Таблица 57 (продолжение)

Подотряд, семейство и вид	Реки				Озера поймен- ные и тундро- вые
	Север- ного Урала	При- поляр- ного Урала	Тиман- ского кряжа	Печор- ской равнины	
<b>POLYCENTROPODIDAE</b>					
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linné, 1758)	—	—	—	+	+
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	+	+	+	—	—
<i>Holocentropus picicornis</i> (Stephens, 1836)	—	—	—	+	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> F.J. Pictet, 1834	+	+	+	+	+
<i>Cyrnus flavidus</i> MacLachlan, 1864	+	—	—	+	+
<b>PSYCHOMYIIDAE</b>					
<i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+	+	—
<i>Tinodes</i> Curtis, 1834	+	—	+	—	—
<b>ECNOMIDAE</b>					
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur, 1842)	+	—	—	—	—
<i>Ecnomus</i> sp.	—	—	—	—	+
<b>ПОДОТРЯД INTEGRIPALPIA</b>					
<b>PHRYGANEIDAE</b>					
<i>Agrypnia (Dasystegia) obsoleta</i> (Hagen, 1864)	—	—	—	—	+
<i>A. pagetana</i> Curtis, 1835	—	—	—	—	+
<i>A. picta</i> Kolenati, 1848	—	—	—	—	+
<i>A. varia</i> Fabricius, 1793	—	—	—	—	+
<i>Agrypnia</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius, 1783	+	+	+	+	+
<i>P. grandis</i> Linné, 1758	—	+	—	—	+
<i>Oligotricha striata</i> (Linné, 1758)	—	—	+	—	—
<i>Haginella clathrata</i> (Kolenati, 1848)	—	+	—	—	—
<i>Semblis phalaenoides</i> (Linné, 1758)	+	—	+	+	—
<i>S. atrata</i> (Gmelin, 1789)	—	—	+	—	—
<i>Oligostomis reticulata</i> (Linné, 1761)	—	—	—	—	+
<b>BRACHYCENTRIDAE</b>					
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	+	+	+	+	+
<i>Micrasema gelidum</i> MacLachlan, 1876	—	—	—	—	+
<i>Micrasema setiferum</i> (Pictet, 1839)	—	+	—	—	—
<i>Micrasema</i> MacLachlan, 1876	+	+	+	+	—

Таблица 57 (продолжение)

Подотряд, семейство и вид	Реки				Озера поймен- ные и тундро- вые
	Север- ного Урала	При- поляр- ного Урала	Тиман- ского кряжа	Печор- ской равнины	
<i>Oligoplectrodes potanini</i> Martynov, 1910	—	+	—	—	+*
APATANIIDAE					
<i>Apatania crymophila</i> MacLachlan, 1880	+	+	+	+	+
<i>A. majuscula</i> MacLachlan, 1872	—	+	+	—	+*
<i>A. stigmatella</i> (Zetterstedt, 1840)	+	+	—	—	+
<i>A. wallengreni</i> MacLachlan, 1871	+	+	+	—	+
<i>A. zonella</i> (Zetterstedt, 1840)	—	+	—	—	+*
<i>Apatania</i> sp.	+	+	+	+	+
LIMNEPHILIDAE					
<i>Dicosmoecus palatus</i> MacLachlan, 1872	—	+	—	—	+*
<i>Limnephilus algosus</i> MacLachlan, 1868	—	—	—	—	+*
<i>L. bipunctatus</i> Curtis, 1834	+	—	—	—	+
<i>L. borealis</i> (Zetterstedt, 1840)	+	+	+	+	+
<i>L. centralis</i> Curtis, 1834	—	—	—	—	+
<i>L. decipiens</i> (Kolenati, 1848)	—	—	—	—	+
<i>L. extricatus</i> MacLachlan, 1865	+	+	—	—	+
<i>L. flavicornis</i> (Fabricius, 1787)	—	—	—	—	+
<i>L. lunatus</i> Curtis, 1834	+	+	+	+	+
<i>L. nigriceps</i> (Zetterstedt, 1810)	+	+	—	—	+
<i>L. politus</i> MacLachlan, 1865	—	—	—	—	+*
<i>L. rhombicus</i> Linné, 1758	+	+	—	+	+
<i>L. stigma</i> Curtis, 1834	+	—	+	—	+
<i>L. subcentralis</i> Brauer, 1857	—	—	—	+*	+*
<i>L. vittatus</i> (Fabricius, 1798)	—	—	—	—	+
<i>Limnephilus</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i> Retzi- us, 1783	+	+	—	—	+
<i>G. nitidus</i> Müller, 1764	—	—	—	+	—
<i>G. sibiricus</i> MacLachlan, 1874	+	—	—	+*	+*
<i>G. signatipennis</i> MacLachlan, 1876	—	—	—	+	+
<i>Grammotaulius</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> (Retzi- us, 1783)	+	+	+*	+	+
<i>Anabolia laevis</i> (Zetterstedt, 1840)	+	+	+	+	+*
<i>Anabolia</i> sp.	+	+	+	—	—



Таблица 57 (продолжение)

Подотряд, семейство и вид	Реки				Озера поймен- ные и тундро- вые
	Север- ного Урала	При- поляр- ного Урала	Тиман- ского кряжа	Печор- ской равнины	
<i>Phacopteryx brevipennis</i> (Curtis, 1834)	—	—	—	—	+
<i>Asynarchus lapponicus</i> (Zetterstedt, 1840)	+	+	+	—	+
<i>Asynarchus</i> sp.	—	+	—	—	—
<i>Potamophylax cingulatus</i> (Stephens, 1837)	—	+	—	—	—
<i>P. latipennis</i> ( <i>P. stellatus</i> ) (Curtis, 1834)	+	+	+	+	+
<i>P. nigricornis</i> (Pictet, 1834)	+	—	+	—	—
<i>P. rotundipennis</i> (Brauer, 1857)	—	—	+	—	+
<i>Potamophylax</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Halesus radiatus</i> (Curtis, 1834)	+	+	+	—	—
<i>H. tessellatus</i> (Rambur, 1842)	—	—	—	+	+
<i>Halesus</i> sp.	+	+	+	—	—
<i>Hydatophylax variabilis</i> Martynov, 1910	—	—	—	—	+
<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> MacLachlan, 1876	—	—	—	—	+
<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i> Stein, 1874	—	—	—	—	+
<i>Anitella obscurata</i> (MacLachlan, 1876)	+	—	—	+	—
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i> Martynov, 1914	—	+	—	—	+
GOERIDAE					
<i>Goera pilosa</i> (Fabricius, 1775)	+	—	+	—	—
<i>G. sajanensis</i> Martynov, 1942	—	—	+	—	+
<i>Silo pallipes</i> (Fabricius, 1781)	+	—	—	—	—
LEPIDOSTOMATIDAE					
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	+	+	+	+	—
LEPTOCERIDAE					
<i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens, 1836)	—	+	—	—	—
<i>Athripsodes bilineatus</i> (Linné, 1758)	+	+	+	+	+
<i>Athripsodes</i> sp.	+	—	—	+	—
<i>Ceraclaea annulicornis</i> (Stephens, 1836)	+	+	+	+	+
<i>C. fulva</i> (Rambur, 1842)	—	+	+	—	+
<i>Mystacides azureus</i> (Linné, 1761)	+	+	+	—	+

Таблица 57 (продолжение)

Подотряд, семейство и вид	Реки				Озера поймен- ные и тундро- вые
	Север- ного Урала	При- поляр- ного Урала	Тиман- ского кряжа	Печор- ской равнины	
<i>M. longicornis</i> (Linné, 1758)	—	—	—	—	+
<i>Oecetis lacustris</i> (Pictet, 1834)	—	—	—	—	+
<i>O. ochracea</i> (Curtis, 1825)	—	—	—	—	+
SERICOSTOMATIDAE					
<i>Notidobia ciliaris</i> (Linné, 1761)	+	—	+	+	—
<i>Sericostoma personatum</i> (Kirby et Spence, 1826)?	—	—	+	—	—
BARAEIDAE					
<i>Beraeodes minutus</i> (Linné, 1761)	—	+	—	—	—
MOLANNIDAE					
<i>Molanna albicans</i> (Zetterstedt, 1840)	—	—	—	+	+
<i>M. angustata</i> Gurtis, 1834	—	—	—	—	+
<i>Molanna</i> sp.	—	—	—	+	+
<i>Molannodes tinctus</i> (Zetterstedt, 1840)	+	—	—	—	+*
Всего	62	55	51	41	72

Примечание. «+» — вид зарегистрирован в наших сборах, «-» — вид не установлен; +\* — вид указывается по литературным источникам: Никольский и др., 1947; Лепнева, 1953; Зверева, 1969; Попова, 1962, 1978; Лоскутова, 2004; Биологическое разнообразие..., 2009.

выявлен 21 вид: *Hydroptila pulchricornis* (семейство Hydroptilidae), *Agrypnia (Dasystegia) obsoleta*, *A. pagetana*, *A. picta*, *A. varia*, *Oligostomis reticulata* (семейство Phryganeidae), *Micrasema gelidum* (семейство Brachycentridae), *Limnephilus algosus*, *L. centralis*, *L. decipiens*, *L. flavicornis*, *L. politus*, *L. vittatus*, *Phacopteryx brevipennis*, *Hydatophylax variabilis*, *Chaetopteryx sahlbergi*, *Chaetopterygopsis maclachlani* (семейство Limnephilidae), *Mystacides longicornis*, *Oecetis lacustris*, *O. ochracea* (семейство Leptoceridae), *Molanna angustata* (семейство Molannidae) и пять форм sp. родов *Oxyethira*, *Ecnomus*, *Agrypnia*, *Potamophylax*, *Grammotaulius*. По сравнению с водотоками в озерах Печорского бассейна в составе ручейников не установлены виды семейств Rhyacophilidae, Glossosomatidae, Arctopsychidae, Hydropsychidae, Psychomyiidae, Lepidostomatidae, Sericostomatidae, Baraeidae (табл. 58).

Т а б л и ц а 58

**Число видов в семействах отряда ручейников  
в реках и озерах Печорского бассейна**

Семейство	Число видов		Семейство	Число видов	
	в реках	в озерах		в реках	в озерах
Rhyacophilidae	3	—	Apataniidae	6	6
Glossosomatidae	3	—	Limnephilidae	28	32
Hydroptilidae	7	6	Goeridae	3	1
Arctopsychidae	1	—	Lepidostomatidae	1	—
Hydropsychidae	8	—	Leptoceridae	6	7
Polycentropodidae	5	4	Sericostomatidae	2	—
Psychomyiidae	2	—	Baraeidae	1	—
Ecnomidae	1	1	Molannidae	3	4
Phryganeidae	6	8			
Brachycentridae	4	3	Всего	90	72

Кроме Lepidostomatidae представители всех остальных перечисленных семейств обитают в реках и ручьях с прохладной водой и с каменистым дном. Личинки ручейников семейства Lepidostomatidae могут жить в открытой литорали озер, в условиях прибоя умеренной силы.

В отряде Trichoptera Печорского бассейна наибольшее количество родов и видов имеет семейство Limnephilidae: соответственно 14 и 40 (табл. 59). Остальные семейства содержат от 1 до 6 родов и

Т а б л и ц а 59

**Число родов и видов в семействах отряда ручейников  
Печорского бассейна**

Семейство	Число		Семейство	Число	
	родов	видов и форм		родов	видов и форм
Rhyacophilidae	1	3	Apataniidae	1	6
Glossosomatidae	2	3	Limnephilidae	14	40
Hydroptilidae	4	8	Goeridae	2	3
Arctopsychidae	1	1	Lepidostomatidae	1	1
Hydropsychidae	3	8	Leptoceridae	4	9
Polycentropodidae	5	5	Sericostomatidae	2	2
Psychomyiidae	2	2	Baraeidae	1	1
Ecnomidae	1	2	Molannidae	2	4
Phryganeidae	6	12			
Brachycentridae	3	5	Всего	55	115

Т а б л и ц а 60

**Показатели видового сходства личинок ручейников по Серенсену (Sørensen, 1948) между регионами Печорского бассейна**

Регион	Северный Урал	Приполярный Урал	Тиманский кряж	Печорская равнина	Большеземельская тундра
Северный Урал	—	70.1	74.3	64.1	31.2
Приполярный Урал	70.1	—	67.9	52.1	39.2
Тиманский кряж	74.3	67.9	—	58.7	32.7
Печорская равнина	64.1	52.1	58.7	—	31.8
Большеземельская тундра	31.2	39.2	32.7	31.8	—

от 1 до 12 видов. Современный список видов ручейников бассейна р. Печора дополняет литературные сведения о составе фауны ручейников этого бассейна 57 видами, то есть почти 50 % выявленных нами видов трихoptерофауны указывается для бассейна впервые.

Большое видовое сходство по Серенсену (70.1 %) установлено для ручейников рек Северного и Приполярного Урала. Высокая степень сходства — 74.3 % — выявлена для фаун ручейников из рек Северного Урала и Тимана, несколько ниже — 67.9 % — для фаун ручейников Приполярного Урала и Тимана (табл. 60). В целом для водотоков западного склона Северного и Приполярного Урала — Тиманского кряжа коэффициент общности Серенсена по личинкам ручейников составляет 70.9 % и обусловлен генетической близостью территорий, общностью гидрологического, гидрохимического и термического режимов.

Для фаун ручейников равнинных и горных регионов Печорского бассейна степень сходства по Серенсену — 53.7 %. Наименьшее совпадение фаун этих беспозвоночных оказалось для исследованных регионов с Большеземельской тундрой (табл. 60).

## 10.2. Зоогеографический анализ фауны ручейников

Выявленное видовое разнообразие личинок ручейников в водоемах Печорского бассейна, обусловленное широким спектром природных условий (сложный рельеф, высокогорные страны, суровый климат, повышенная инсоляция в летний период, большое количество осадков, значительная залесенность), объясняется не только экологическими факторами среды, но и геологическим прошлым территории, условиями формирования гидрографической сети и историей развития бассейна в четвертичный период.

История развития и возраст современной речной сети Печорского бассейна определяются учеными по-разному. По мнению одних исследователей (Зеккель, 1940), современная гидрографическая сеть Урала и Тиманского кряжа была заложена еще до первого оледенения, быть может, в третичный период. Другие исследователи (Добролюбова, Сошкина, 1935; Чернов, 1944, и др.) считают, что современная гидрографическая сеть Урала начала формироваться в основном в последний межледниковый период. Большое внимание роли исторических и геолого-геоморфологических факторов в формировании фауны и флоры вод Печорского бассейна уделяла видный ученый-гидробиолог О. С. Зверева (1969). По ее мнению, р. Печора, по истории своего развития, представляет одну из сложных рек северного склона Европы. Ее долина состоит из четырех разновозрастных участков: 1. Доледникового возраста (низовье от с. Усть-Цильма до устья); 2. Последней межледниковой эпохи (широтный участок от с. Усть-Цильма до с. Усть-Уса); 3. Предпоследнего межледниковья (меридиональный участок от с. Усть-Уса до с. Волосница) и 4. Вновь доледникового возраста (от с. Волосница до истока). Наиболее древние из них установлены на Средне-Печорской равнине в эпоху отступления максимального оледенения (Ламакин, 1948).

Сопоставляя результаты гидробиологических исследований с данными геоморфологов и гидрологов, О. С. Зверева (1969) пришла к выводу, что население вод зависит от характера руслового процесса, различного на территориях разных оледенений. На основе общего таксономического анализа гидрофауны Печорского бассейна ею выявлены элементы фаун Сибири, Скандинавии, Средней Европы, виды с прерванными ареалами и тем самым обосновано наличие реликтов межледниковых эпох в фауне рек европейского Северо-Востока. В бассейнах верхнего, среднего течений Печоры и р. Уса она выявила комплексы древних фаун поденок, веснянок, хирономид и других водных беспозвоночных, которые сформировались, по-видимому, в четвертичный период во время отступления максимального оледенения и пережили на месте последующие оледенения, которые не распространялись на указанные территории (Зверева, 1969). Впервые установленные О. С. Зверевой многообразие и гетерогенность водного населения Печорского бассейна поколебали мнение о бедности вод этой северной территории, которое ранее объяснялось геологической молодостью территории и суровостью современных климатических условий. Дальнейшими гидробиологическими исследованиями были подтверждены богатое таксономическое разнообразие и гетерогенность флоры и фауны беспозвоночных водоемов Печорского бассейна (Гецен, 1973; Флора и фауна..., 1978; Лешко, 1983; Шубина, 1986, 2006а и др.).

Геологические изыскания на территории систем озер в восточной части Большеземельской тундры, принадлежащих бассейну р. Печора, дали возможность отнести этот район к эрозионным,

сложившимся главным образом в различные периоды ресс-вюрмского межледникового, когда сформировалась гидрографическая сеть (Зверева, 1966).

В настоящее время представление о больших покровных оледенениях европейского Северо-Востока подвергается сомнению, и многие ученые придерживаются гипотезы о геогидрократических колебаниях уровня Мирового океана в четвертичный период (Линдберг, 1972). Согласно этой гипотезе ставится под сомнение наличие здесь максимального оледенения и обосновывается существование в четвертичный период повсеместных неоднократных морских трансгрессий, из которых две особенно мощные простирались в глубь материков и достигали в высоту 180 м (более ранняя) и 80 м (более поздняя). Основываясь на этой гипотезе, можно предположить, что часть бассейнов верхнего, среднего течений Печоры и р. Уса с гипсометрическими отметками местности до 200 м покрывало море, остальная поверхность этих бассейнов с отметками 200 м и выше была свободной от моря, здесь могла обитать дочетвертичная водная фауна. Отсутствие ледников (кроме местных горно-долинных) на территории Урала способствовало сохранению в водоемах представителей третичной фауны ручейников (конец мезозоя). Считается, что отряд ручейников — это древний отряд насекомых, обособившийся в пермский период палеозойской эры (Биологический энциклопедический словарь, 1986).

Географическое положение Печорского бассейна, многообразие природных условий, сложное геологическое прошлое территории определяют значительную географическую гетерогенность фауны ручейников. Видовой состав ручейников Печорского бассейна складывается из элементов, различных по своему генезису и географическому распространению. Следует заметить, что понятия географические и генетические элементы не всегда совпадают. Районы происхождения видов и их современного распространения могут быть различными. Чем старше в эволюционном отношении вид, тем меньше шансов на такое совпадение.

Основная масса видов личинок ручейников представлена организмами, широко распространенными в Палеарктике, что характерно для растительного и животного мира северных вод (Зверева, 1969; Яковлев, 2005; Шубина, 2006а). Доля голарктов среди ручейников водоемов Печорского бассейна невысока — до 10 %. Наиболее многочисленны палеарктические виды, среди которых установлены: западные палеаркты, характерные европейские виды, на востоке за пределами Урала не известные; транспалеаркты, обычные в Европе, в Сибири имеющие западное, южное или прерывистое распространение; восточные палеаркты. В состав ручейников наряду с европейскими видами входят виды сибирских представителей, и хотя число последних небольшое, но именно они вносят оригинальность и своеобразие в состав фауны рек и озер Печорского бассейна. Присутствие европейских и сибирских видов ручейников в во-

доемах Печорского бассейна подчеркивает гетерогенный характер его фауны. В направлении от Тимана к Уралу (с запада на восток) уменьшается число западных палеарктов и европейских видов, увеличивается число и роль восточных палеарктов и сибирских видов. В фауне ручейников Северного и Приполярного Урала присутствуют западные и восточные палеаркты, для некоторых из них Урал — соответственно восточная и западная граница их ареала. По видовому разнообразию фауна ручейников водотоков западного склона Северного и Приполярного Урала, находящихся на стыке европейского и азиатского материков, имеет переходный характер от европейской к сибирской. В водоемах Печорского бассейна значительную долю составляют северные виды ручейников, свойственные главным образом тундровым и таежным водоемам Палеарктики. В направлении с юга на север сокращается число видов личинок ручейников за счет исчезновения из состава представителей южного распространения, а в водоемах тундры возрастает относительное содержание северных видов. С продвижением на север снижается не только видовое разнообразие ручейников, но изменяются зоогеографический состав, соотношения разных таксонов, степень их разнообразия. В географическом плане фауну ручейников Печорского бассейна можно охарактеризовать как голаркто-палеарктическую с присутствием северных элементов и с наличием сибирских представителей.

Видовой состав ручейников водоемов Печорского бассейна близок к таковому других регионов Палеарктики, прежде всего — к Фенноскандии (Limnofauna Europaea, 1978; Яковлев, 2005; Данькова, Иванов, 2007). Установлено и отличие благодаря нахождению в реках регионов Печорского бассейна обычных европейских видов рода *Hydropsyche* (*H. guttata*, *H. ornatula*), отсутствующих в фауне ручейников Фенноскандии. По сравнению с европейским Северо-Западом и среднеевропейскими водоемами фауна ручейников Печорского бассейна обогащена элементами так называемой «сибирской» фауны, характерными сибирскими видами, обычными для восточных частей Палеарктики (*Oligoplectrodes potanini*, *Goera sajanensis*, *Anisogamodes flavipunctatus*). Эти восточно-палеарктические виды, зарегистрированные в водах Печорского бассейна, заслуживают особого внимания. *A. flavipunctatus* и *O. potanini* имеют алтайско-монгольское распространение, *G. sajanensis* — алтайско-саянское. И. М. Леванидова (1982) предполагает, что сибирский вид *G. sajanensis* — синоним широко распространенного на Дальнем Востоке вида *Goera tungusensis* Mart. К этому списку следует прибавить вид *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*, регистрируемый в водоемах Алтая, Саян и Приморского края (Лепнева, 1964). В нашем материале он установлен в основном из гидробиологических сборов в верховьях горных рек, берущих начало на западных склонах Северного и Приполярного Урала (Шубина, 2006а). В сводке «Limnofauna Europaea» (1978)

вышеперечисленные четыре вида в европейских водоемах не отмечены.

В Печорском бассейне зарегистрированы европейские виды ручейников, не найденные в водоемах Западной Сибири. Однако надо отметить, что видовой состав ручейников водоемов Западной Сибири изучен пока недостаточно полно и, несомненно, список фауны соседней территории расширится при дальнейших исследованиях. Так, для шести рек бассейна Северной Сосьвы, расположенного на восточном склоне Северного и Приполярного Урала (Характеристика экосистемы., 1990), приводится всего 18 видов и форм личинок ручейников: *Rhyacophila nubila*, *R. sibirica*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Hydropsyche* sp., *Polycentropus flavomaculatus*, *Ecnomus* sp., *Phryganea* sp., *Brachycentrus subnubilus*, *Apatania* sp., *Limnephilus borealis*, *L. decipiens*, *L. stigma*, *Grammotaulius atomarius*, *Nemotaulius* sp., *Potamophylax* sp., *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes* sp. Кроме вида *R. sibirica*, который в пределах России С. Г. Лепневой (1964) указывается только для ручьев и речек Сибири, Алтая и Саян, а в «Определителе пресноводных беспозвоночных...» (2001) дополнительно — для Дальнего Востока, все остальные установленные в бассейне Северной Сосьвы виды ручейников присутствовали в водотоках западного склона Северного и Приполярного Урала. Видовой состав ручейников текучих вод бассейна Сылвы (Средний Урал) разнообразнее (Паньков и др., 1996).

Для водотоков западного и восточного склонов Северного и Приполярного Урала, а также для рек западного склона Северного и Приполярного Урала и рек Среднего Урала коэффициент общности Серенсена по личинкам ручейников составляет 36.2 % и 35.6 % соответственно. Небольшое сходство фаун ручейников рек западного и восточного склонов Северного и Приполярного Урала и невысокое видовое сходство фауны ручейников рек западного склона Северного и Приполярного Урала с таковой рек бассейна Сылвы (Средний Урал) объясняются геологическим прошлым этих территорий Урала, их геоморфологическими и гидрологическими особенностями, различием гидрохимических и термических режимов водоемов, разной степенью изученности.

### **10.3. Экологическая характеристика личинок ручейников в реках и озерах бассейна р. Печора**

Личинки ручейников в процессе адаптации к комплексу условий среды местообитания в водоемах Печорского бассейна (высокотемпературной среды потоков и более спокойных равнинных рек, пойменных и тундровых озер разной величины, качеством воды со сравнительно низкой температурой и высоким содержанием кисло-



рода, стабильных грунтов из валунов, гальки, гравия и подвижных песчаных грунтов и других природных факторов) выработали высокую специализацию к жизни на различных биотопах текучих и стоячих вод, к климатическим и кормовым условиям. Основные экологические факторы абиотической среды (грунт, течение, температура и химизм воды, паводки) взаимно обусловлены и влияют на донные организмы, в том числе и на личинок ручейников, как целостная система (Неизвестнова-Жадина, 1937; Жадин, 1940; Марковский, Оливари, 1956). Помимо естественных факторов среды (абиотических и биотических) на видовой состав и количественное развитие ручейников в водоемах Печорского бассейна в современных условиях существенное влияние оказывает антропогенный фактор — воздействие различных форм хозяйственной деятельности, которое с каждым годом возрастает.

Один из наиболее важных природных абиотических факторов среды в водотоках — скорость течения, которая формирует экологическую обстановку для организмов: переносит растворенные соли, обогащает воду кислородом, выравнивает температуру воды, сортирует материал грунта и т. п. (Константинов, 1979; Масан, 1963). Скорость течения воды — необходимое условие для жизни личинок ручейников и фактор, определяющий стациальное распределение их в текучих водах. В русле рек и ручьев личинки поселяются на участках со скоростями течения от 0.01 до 3.0 м/с: от тихих плесов и ям до быстрых перекатов и порогов, но предпочитают быстрые перекаты. Перекаты в сравнении с плесами заселяются более разнообразным видовым составом. Наибольшее число видов личинок ручейников отмечено в лососевых реках Тиманского кряжа и западного склона Северного и Приполярного Урала, которые по гидробиологической классификации Иллиеса (Illies, 1961) относятся к типу ритрона.

В реках Печорского бассейна личинкам ручейников присуща значительная пластичность по отношению к течению: здесь присутствуют ручьевые формы, типичные реобионты, потамобионты. В целом фауна ручейников Северного, Приполярного Урала и Тиманского кряжа реофильная, значительную часть ее составляет психрофильный ритрон (*Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae* и др.). К реофилам относятся не только виды, которые могут обитать в реках и ручьях, но и виды, которые обитают в открытой литорали крупных озер, в условиях приборья умеренной силы. В водотоках Печорского бассейна обнаружены немногие формы стоячих вод: в чуждых для них биотопах личинки ручейников немногочисленны и представляют собой «биоценотический резерв». Общий характер фауны ручейников водотоков западного склона Северного и Приполярного Урала и Тиманского кряжа определяют реофильные и близкие к ним виды, предъявляющие высокие требования к кислородному режиму и предпочитающие стабильные твердые грунты. Установленные в пойменных и тунд-

ровых озерах Печорского бассейна виды относятся к озерно-речным и речным формам.

Ручьевые виды в бассейне Печоры представлены *Rhyacophila nubila*, *R. obliterated*, *Mystrophora (Glossosoma?) altaica*, *Silo pallipes*, *Notidobia ciliaris*, для ручьев характерны также экологически близкие к ним виды *Polycentropus flavomaculatus* и *Potamophylax latipennis (stellatus)*, но обладающие более широким экологическим диапазоном, так как могут селиться и в условиях открытого озерного побережья с прохладной, изобилующей кислородом водой.

Среди реофильных организмов, приуроченных к большим равнинным рекам, в среднем и нижнем течении русла Печоры присутствуют потамобионты, широко распространенные виды долин, обычные в реках Европы: *Hydropsyche ornatula*, *Neureclipsis bimaculata*, *Brachycentrus subnubilus*. Местами в среднем течении Печоры в основном на каменистых грунтах встречаются личинки реобионта *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*.

В составе текущих вод Печорского бассейна представлены и обитатели стоячих вод — лимнофилы *Oligotricha striata*, *Limnephilus bipunctatus*, *L. borealis*, *Nemotaulius punctatolineatus*, *Grammotaulius signatipennis*, *G. sibiricus*. Перечисленные виды-лимнофилы приурочены к затонам и пойменным водоемам р. Печора и ее притоков, часть из них (например, *L. bipunctatus L. borealis*) распространены и в тундровых озерах бассейна. Виды-лимнофилы в бентосе рек, прежде всего горных, представлены единичными экземплярами. Озерные формы *Anabolia laevis*, *Phryganea bipunctata*, *P. grandis*, *Ceraclea fulva*, *Mystacides azureus* встречены в водоемах поймы или на участках речного побережья с замедленным течением.

Распределение личинок ручейников в русле рек и крупных озерах обусловлено характером грунта и наличием зарослей растений. Наибольшее разнообразие видов ручейников в реках установлено на стабильных галечно-валунных грунтах с растительными (моховыми и водорослевыми) обрастаниями, прежде всего моховыми, которые служат местом концентрации личинок этого отряда насекомых (Шубина, 2006а). В горных реках Урала и Тимана благодаря богатому моховому и водорослевому обрастанию галечно-валунных грунтов и небольшим намывам песка и ила среди личинок помимо литореофилов присутствуют фитореофилы, реже — псаммореофилы и пелореофилы. Фауна беднее на равнинных участках рек Печорского бассейна, где необходимые для обитания личинок ручейников плотные грунты ограничены. Речные песчаные и песчано-илистые донные отложения служат экологическим барьером для обитания личинок ручейников и заселяются ими слабо и немногими видами.

В крупных озерах Большеземельской тундры на илистых грунтах сублиторали и профундали личинки ручейников не обнаружены, однако в пробах бентоса здесь иногда присутствуют сносимые с литоральных горизонтов их пустые домики. В этих озерах места

обитания ручейников ограничиваются литоральной зоной с глубинами до одного метра. Установленные в тундровых водоемах виды личинок ручейников — обитатели твердых грунтов (валунных, галечных, гравийных) с растительными обрастаниями или наличием детрита (Шубина, 2002). Наряду с фитофилами (обитателями зарослей водных растений) найдены лимнофилы, предпочитающие валунные, галечные и гравийные грунты. Однообразие биотопов на большей площади литорали крупных тундровых озер обуславливает небогатое видовое разнообразие фауны ручейников в бентосе.

В пойменных озерах бассейна Печоры, в условиях болотистого окружения, положительным фактором формирования фауны служит наличие связи с рекой, при этом в озерах наблюдается более разнообразный видовой состав ручейников. При изоляции озер усиливается роль болотного питания, и фауна резко обедняется.

Многие виды ручейников, обитающие в водотоках, прежде всего на территории гор и увалов Северного, Приполярного Урала и Тиманского кряжа, относятся к холодолюбивым, с определенным оптимальным низким температур. Холодолюбивые виды преобладают здесь в годы с низким температурным режимом воды. Суровые климатические условия Приполярного Урала в горной полосе обуславливают заселение его водотоков узкоспециализированной, холодолюбивой фауной личинок ручейников с высокой требовательностью к качеству воды и быстрой их реактивностью на изменение экологической обстановки в водоеме. Анализ видового состава ручейников водотоков Печорского бассейна (рек Тиманского кряжа, Северного, Приполярного Урала) выявил наличие видов с относительно широкой экологической валентностью в отношении ряда факторов, обусловленной непостоянством гидрологических условий жизни в горных реках. Значительную долю в исследованных горных водотоках составляют эвритермные виды ручейников, относительно теплолюбивых видов этих беспозвоночных в водоемах Печорского бассейна немного.

Личинки ручейников в стоячих водоемах более устойчивы к изменению температуры, к содержанию кислорода, чем личинки текучих вод. Экспериментально установлено изменение скорости дыхательных движений видов семейства *Polycetropodidae* при различной температуре и разном кислородном режиме воды (Philipson, Moorhouse, 1976). Дыхательные движения у личинок из стоячих водоемов медленнее, они не учащаются в широком диапазоне изменения температуры и содержания кислорода, немного стимулируются при увеличении скорости течения воды. Дыхательные движения личинок из текучих вод более часты и заметно ускоряются при повышении температуры и снижении концентрации кислорода, при увеличении скорости тока воды замедляются; 60–70% потребляемого  $O_2$  затрачивается на дыхательные движения. При снижении скорости течения до минимума недостаток  $O_2$  заставляет

реофильных личинок ручейников покидать дно: наблюдаются их миграции вниз по течению в речном потоке (дрифт).

Миграции личинок следует рассматривать как их адаптацию «к использованию конкретных условий своего ареала в соответствии с меняющимися потребностями животных на разных отрезках жизненного цикла и с изменениями внешних условий» (Мантейфель, 1959, с. 7). В естественной обстановке личинки ручейников в реках Северного, Приполярного Урала и Тиманского края активно и пассивно мигрируют, однако в сравнении с личинками других амфиботических насекомых (поденок, веснянок) они менее вагильны и вовлекаются в дрейф слабо: их доля (%) от общего числа мигрирующих в толще воды организмов в период открытой воды составляет не более 3.5:

Реки Северного и Приполярного Урала		Реки Тиманского края	
Верхнее течение Печоры	1.5	Цильма	1.5
Шугор	1.3	Тобыш, приток Цильмы	3.4
Укью, приток р. Илыч	0.8	Ухта, приток Ижмы	1.1
Кожим	1.6	Печорская Пижма	2.9

Личинки ручейников остаются на одном месте, если качество грунта и другие факторы абиотической среды удовлетворяют их потребностям. В противном случае они активно передвигаются в поисках подходящего субстрата и удовлетворяющих их условий обитания. Активные миграции происходят в пределах заселения рядом лежащего субстрата. Перемещения личинок летом (вторая половина июня, июль, август) минимальны. В период ледостава личинки ручейников в дрейфе беспозвоночных на реках Северного Урала не отмечены. Наибольшие миграции личинок наблюдались в периоды весеннего паводка и осеннего половодья, когда повышаются уровень воды и ее мутность. Весной экологическими факторами для проявления дрейфа ручейников служат пищевые потребности, смена местообитания и тенденция к агрессивному поведению перед окукливанием (Otto, 1976). Сильные дожди, нарушающие водный режим реки, загрязнение среды, вызванное последствиями хозяйственной деятельности, даже летом приводили к возрастанию пассивных миграций в исследованных реках — к катастрофическому дрейфу личинок ручейников, связанному с экстремальными проявлениями факторов внешней среды.

При относительно большом видовом разнообразии личинок ручейников массовое развитие в бентосе получают немногие виды, состав которых определяется температурными условиями года, сезоном и спецификой водоема (Шубина, 1986). Анализируя состав видов ручейников, полученный за годы исследований для водоемов Печорского бассейна с учетом встречаемости и количественного развития, можно выделить наиболее характерные из них.

В основной комплекс видов ручейников водотоков Северного Урала входят: *Rhyacophila nubila*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Psychomyia pusilla*, *Brachycentrus subnubilus*, *Apatania crymophila*, *Potamophylax latipennis (P. stellatus)*, *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes bilineatus*, *Ceraclea annulicornis*; водотоков Приполярного Урала: *R. nubila*, *Mytrophora (Glossosoma?) altaica*, *A. ladogensis*, *B. subnubilus*, *A. crymophila*, *P. latipennis (P. stellatus)*. Этот комплекс видов ручейников Северного и Приполярного Урала по составу близок, но по разнообразию в реках Приполярного Урала он вдвое беднее, нежели в реках Северного Урала.

В бентосе тиманских рек бассейна Печоры доминируют ручейники: *B. subnubilus*, *A. ladogensis*, *C. (Hydropsyche) nevae*, *P. pusilla*. В среднем и нижнем течении магистрального русла Печоры преобладают личинки *Hydropsyche ornata*, широко распространеного вида в больших европейских равнинных реках. В исследованных пойменных озерах Печорского бассейна чаще присутствует вид *Phryganea bipunctata*. В озерах восточной части Большеземельской тундры по числу особей и в бентосе, и в пищевых пробах рыб преобладают ручейники из семейств Limnephilidae и Molannidae.

#### 10.4. Основные виды ручейников в водоемах Печорского бассейна

*Arctopsyche ladogensis* — арктопсихе ладожский — сибирский вид, населяет северную Европу, Западную и Восточную Сибирь и северные районы Дальнего Востока, Монголию, Северную Америку (Лепнева, 1964; Леванидова, 1982; Определитель пресноводных беспозвоночных., 2001; Данькова, Иванов, 2007; Заика, 2007). Вид — типичный реобионт, характерен для потоков холмистого ледникового ландшафта и для рек района предгорий, обитает в порожистых реках и речках, в том числе достаточно мощных (Лепнева, 1964).

В горных реках Печорского бассейна личинки *A. ladogensis* встречаются в течение всего года. Это — доминирующий вид в литореофильных биоценозах рек и речек западных склонов Северного и Приполярного Урала, где средняя плотность его популяций достигает 200 экз./м<sup>2</sup>. Максимальные показатели численности и биомассы *A. ladogensis* зарегистрированы в водотоках горной полосы Северного Урала. По направлению к устью рек численность его снижается (Шубина, 1986). В более спокойных реках Тиманского кряжа встречаемость и численность вида гораздо ниже. Личинки *A. ladogensis* обитают в основном на перекатах рек на глубинах 0.2—1.5 м, на стабильных галечно-валунных грунтах с растительными обрастаниями, предпочитая верхнюю поверхность валунов, в чистых, прозрачных и быстрых водах с высоким со-

держанием кислорода, низкими минерализацией и температурой воды. Чем моложе по возрасту личинки, тем ближе к берегу они встречаются. Зрелые личинки (кроме периода вылупления куколки) обитают на значительных глубинах и при быстром течении.

На плесах распространение личинок ограничено прибрежными участками, где скорость течения более 0.3 м/с. О. Л. Качалова (1972), изучив трихоптерофауну крупной (длина 1020 км) р. Даугава (Латвия), считает *A. ladogensis* голарктическим реобионтом. Она установила, что личинки этого вида живут и в мощных равнинных реках, избегая мелководий и предпочитая глубины 4.0—5.0 м при сильном течении.

Взрослые личинки имеют длину 18—20 мм, их червеобразно вытянутое тело зеленоватого цвета отчетливо расчленено на голову, грудь и брюшко. Личинки *A. ladogensis* — хищники, живут свободно, без домика, но для добычи пищи сооружают ловчие камеры с сетями из правильных четырехугольных ячей. Питаются личинки планктоном и мелким бентосом. Перед окукливанием личинки создают неподвижно укрепленную пещерку из маленьких камешков и песчинок; тело куколки находится в рыхлом сероватом чехле. Вылет имаго в июне—августе. Вид способен к слабым миграциям: молодые личинки мигрируют в толще воды вниз по течению, взрослые насекомые летят вверх по течению реки. Личинки, куколки и имаго — излюбленный корм хариуса и молоди семги.

Личинки *A. ladogensis* чувствительны к загрязнению и обитают только в чистых водах. Они чутко реагируют на изменение условий обитания под воздействием антропогенных факторов: к возрастанию в воде содержания минеральных и органических веществ, к увеличению мощности песчаных и илистых наносов на коренных галечно-валунных грунтах. Отсутствие *A. ladogensis* в бентосе р. Кожим в горной полосе Приполярного Урала объяснялось нами влиянием разработок россыпных месторождений (Шубина, Лоскутова, 1994). Исследования фауны ручейников из верховий рек Вангыр и Косью, расположенных в горной полосе Приполярного Урала, но не испытывающих антропогенного воздействия, не выявили здесь этого вида. В то же время *A. ladogensis*, по нашим данным (Шубина, Естафьев, 1998), в районе предгорий и равнины присутствует в бентосе всех исследованных рек Приполярного Урала (Вангыр, Косью, Кожим, Лемва, Большая Сыня). По всей вероятности, этот вид не обитает в реках в районе высокогорной полосы Приполярного Урала.

*Ceratopsyche (Hydropsyche) nevae* — *цератопсихида невская* — вид по географическому распространению и экологии сходен с предшествующим. Из литературных источников известно, что личинки *C. (H.) nevae* вместе с *A. ladogensis* встречаются в потоках предгорий, а местами заходят и в пределы русел больших рек (Невы, Енисей, Подкаменной Тунгуски), где обитают на камнях в

условиях быстрого течения. Вид широко распространен на Севере европейской части России, часто встречается в реках Карелии и Кольского полуострова (Лепнева, 1964; Данькова, Иванов, 2007).

В русле горных водотоков Тимана и западного склона Северного и Приполярного Урала *C. (H.) nevae* широко распространена и входит в число основных представителей трихоптерофауны горных рек Печорского бассейна, встречается совместно с *A. ladogensis*. Оба вида представлены большим числом особей и вполне оправдывают свое название как типичная форма предгорий. Распространены эти виды как в береговой зоне потока, так и немного далее от берега и глубже, но, как правило, держатся ближе к берегу. Субстратом для личинок служит стабильный каменистый грунт: валуны, галька разной величины, личинки предпочитают верхнюю и боковые поверхности валунов. Оба вида обитают в воде с высоким содержанием кислорода.

Однако эти виды не вполне изоэкологичны. Разница их экологии заключается в том, что личинки *A. ladogensis* более приспособлены к жизни в области быстрой воды и в районе предгорий заходят выше *C. (H.) nevae*. *A. ladogensis* — более типичный обитатель горного потока, более холодноводный стенофил, чем *C. (H.) nevae*, занимает по абсолютным высотам территории и по температурам воды верхнее и среднее течения рек. *C. (H.) nevae* по этим же показателям встречается в основном в среднем и нижнем течениях водотоков, в пределах же равнинного ландшафта личинки *C. (H.) nevae* доминируют над *A. ladogensis*. Часто личинки *C. (H.) nevae* присутствуют на галечных грунтах верхнего участка среднего течения магистрального русла Печоры.

В горных реках и ручьях Печорского бассейна личинки *C. (H.) nevae* обитают на галечно-валунных грунтах от верховий до устья, предпочитают участки рек со скоростью течения выше 0.5 м/сек и галечно-валунные грунты с моховыми обрастаниями. Численность и биомасса личинок на перекатах превосходят таковые на ямах и плесах. Личинки *C. (H.) nevae* в реках присутствуют круглогодично. Влияние на количественное развитие личинок *C. (H.) nevae* оказывают температурные условия. В теплые годы численность (прежде всего) и биомасса личинок выше, чем в годы холодные.

Анализ пищевых проб личинок *C. (H.) nevae* показал, что в горных реках Северного Урала личинки этого вида питаются беспозвоночными (в основном хирономидами) и водорослями Bacillariophyta (*Epithemia*, *Cymbella*), Chlorophyta (*Cosmarium*, *Oedogonium*, *Staurastrum*, *Ulothrix zonata*), Rhodophyta (*Chantransya chalybea*), по объему растительная пища превосходит животную (Шубина, 1986). Личинок *C. (H.) nevae* можно назвать факультативными хищниками.

Для выяснения жизненного цикла *C. (H.) nevae* были использованы регулярные сборы бентоса в период открытой воды на перекате североуральской р. Щугор, где были получены размерно-весо-

вые характеристики и определены морфологические признаки различных возрастных личиночных стадий. Проанализировав возраст личинок за период открытой воды в разные годы исследований, получили следующую схему жизненного цикла этого вида. Вылет имаго обычно начинается в первой декаде июля, что подтверждается присутствием куколок, уже покинувших свой домик, в дрефте донных беспозвоночных и в питании рыб. При быстром прогреве воды весной вылет имаго начинается раньше — во второй половине июня, в холодные годы сдвигается на первую половину августа. Как правило, вылет имаго *C. (H.) nevae* в реках исследованного региона продолжается в течение июля–сентября и бывает не интенсивным. Самые ранние стадии личинок *C. (H.) nevae* текущего года исследований появляются в бентосе рек обычно в конце июля, их присутствие регистрируется в течение августа–октября, что обусловлено довольно продолжительным периодом вылета и откладки яиц имаго, вследствие чего растянуто и отрождение личинок. В холодные годы начало вылупления личинок новой генерации было зарегистрировано лишь в сентябре. Перед ледоставом молодь личинок текущего года исследований обычно находится во II–III возрастных стадиях. Зимой личинки *C. (H.) nevae* скорее всего не растут, что подтверждается сборами материала в подледный период и в первые дни после освобождения реки ото льда. В июне с повышением температуры воды в реке до 5–7 °С начинается интенсивный рост перезимовавших молодых личинок. В течение лета и осени они достигают IV–V возрастных стадий. Окукливание происходит во вторую весну, у части личинок — на второй год летом. По результатам наблюдений в природе выяснилось, что уральская популяция *C. (H.) nevae*, как и дальневосточная, имеет двухгодичный жизненный цикл (Леванидова, 1982; Шубина, 1986). В реках западных склонов Северного и Приполярного Урала возрастной состав *C. (H.) nevae* неоднороден. Обычно в летний период большую часть популяции составляют личинки IV и V возрастных стадий, однако в последующий год после холодного года в реках по численности доминируют личинки I–III возрастных стадий.

Помимо указанных выше видов личинок ручейников, типичных для горных водотоков Печорского бассейна, довольно часто в реках Тимана и западных склонов Северного и Приполярного Урала в бентосе и пище рыб присутствуют следующие виды.

***Rhyacophila nubila*** — *стремнинница*, ручьевая форма ручейников. В России вид распространен в европейской части, по преимуществу на Севере и Северо-Западе, часто на Среднем Урале. Широко распространен в горно-предгорных реках с ледниковым питанием Большого Кавказа (Корноухова, 1999). Вне России установлен в Европе, Иране (Лепнева, 1964; Limnofauna., 1978).

В Печорском бассейне *Rhyacophila nubila* часто присутствует в горных реках, ручьях и небольших речках с прохладной водой, на



валунно-галечных грунтах с растительными обрастаниями. Средняя численность вида в летний период в водотоках Урала достигает 70 экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса — 200 мг/м<sup>2</sup>, в водотоках Тимана эти показатели ниже: 14 экз./м<sup>2</sup> и 30 мг/м<sup>2</sup> соответственно. В период открытой воды доля вида в пище хариуса и молоди семги в горных реках Печорского бассейна небольшая. В период ледостава в реках Урала возрастает роль личинок *R. nubila* в бентосе и пище хариуса.

***Psychomyia pusilla*** — ручейник-крошка — широко распространен в Европе (Лепнева, 1964; Limnofauna., 1978), в том числе и в бассейнах крупных северных рек Тиманского кряжа — Вычегда и Мезень (Шубина, 2006а). Указан для Большого Кавказа и Закавказского нагорья (Корноухова, 1999).

Личинки этого вида в бассейне р. Печора довольно широко населяют русло верхнего и среднего течений главной реки и ее притоки, стекающие с Северного и Приполярного Урала. Личинки-детритофаги, строят тоннели-трубки, обитают в реках, речках со стабильным валунно-галечным дном. В притоках, стекающих с Тимана, средняя численность личинок *P. pusilla* в летний период варьировала от 7 до 430 экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса — от 9 до 439 мг/м<sup>2</sup>. Доля личинок от общих численности и биомассы ручейников в тиманских реках может составлять 25 % и более. В водотоках западного склона Северного Урала личинки доминировали на участках их нижнего течения, расположенных на Печорской низменности. Здесь средняя численность личинок *P. pusilla* достигает 452 экз./м<sup>2</sup>, составляя более 70 % от общей численности ручейников, а биомасса — до 86 мг/м<sup>2</sup>. На участках рек Северного Урала и Тимана, испытывающих различного рода загрязнения, численность и биомасса этого вида резко сокращаются. Из исследованных водотоков Приполярного Урала личинки *P. pusilla* найдены только в русле низовья Большой Сыни, где скорость течения невысокая.

***Brachycentrus subnubilus*** — стеблеруб крепчайший — широко распространенный палеаркт; потамобионт, обитает на участках рек с замедленным течением, характерен для речных зарослей. Указан для многих больших рек Европы и Азии (Лепнева, 1966). Личинки этого вида ручейника часто встречаются в бентосе и пище рыб в водотоках бассейнов крупных северных европейских рек — Вычегда и Мезень (Шубина, 2006а).

Вид в бассейне Печоры обнаружен по всему течению главного русла реки, а также в ее притоках, стекающих с западных склонов Северного и Приполярного Урала. В реках Тимана этот вид составляет основу трихoptерофауны и пищевого рациона обитающих рыб.

***Apantia crymophila*** — ручейник-скрытноглав. В России распространен на Северо-Востоке европейской части, в Западной и Восточной Сибири, на Алтае, Камчатке, в Приморском крае и в Амурской области, на Шантарских островах. Вне России отмечен для Северной Америки (Лепнева, 1966). И. М. Леванидова (1982)

указывает, что широко распространенный по северу Голарктики вид *A. crymophila* в Восточной Палеарктике заходит далеко на юг до Монголии включительно, а его проникновение в Северную Америку — результат послеледниковых миграций из Азии.

*A. crymophila* — один из основных видов ручейников водоемов Печорского бассейна: наиболее часто встречается в водотоках Северного Урала, реже он присутствует в горных реках Приполярного Урала и Тиманского кряжа, а также в русле Печоры на территории равнины, ее притоках, пойменных и тундровых озерах. Этот вид ручейника в текущих водах — постоянный компонент литореофильных биоценозов, его личинки обитают на валунах, галечнике, мелких россыпях, реже — на песке. Личинки встречены в русле уральских рек от истоков до устья, на глубинах от нескольких сантиметров до 10 м, от спокойных мест на ямах и плесах до бурных — на порогах и перекатах, причем перекаты они заселяют обильнее, чем плесы. В верховьях рек численность популяции *A. crymophila* выше, чем в низовье. В открытом побережье озер Большеземельской тундры личинки этого вида обитают на песчано-гравийном и валунном грунтах на глубинах 0.5—2.0 м. В пищевом рационе рыб Печорского бассейна ручейники *A. crymophila* занимают видное место, они — главный корм хариуса и молоди семги в водотоках западного склона Северного и Приполярного Урала.

Годовую динамику численности *A. crymophila* изучали на североуральской р. Щугор. Наиболее высокая численность этого вида в бентосе отмечена в 1979 и 1989 гг., в средние по температурным условиям годы, когда наблюдается и лучший весовой рост личинок, что можно проиллюстрировать показателями средней массы особи (в мг) в конце сентября в разные годы исследований:

1977 г.*	1978 г. <sup>1</sup>	1979 г.	1981 г.*	1989 г.
2.63	1.30	2.85	2.45	2.84

Примечание. 1977\* и 1981\* — наиболее теплые годы: число градусо-дней соответственно 1733.6 и 1553.5; 1978<sup>1</sup> — наиболее холодный год — число градусо-дней 963.3; 1979 и 1989 гг. — средние по температурным условиям годы: число градусо-дней 1171.9 и 1430.0 соответственно.

На стационаре р. Щугор изучен жизненный цикл *A. crymophila* и установлено, что для популяции свойствен одногодичный жизненный цикл с вылетом имаго, как правило, в июне. Однако в зависимости от температурных условий весны сроки вылета имаго в разные годы отличаются: в теплые годы начало вылета установлено в третьей декаде мая, в холодные — в конце июня. В период открытой воды *A. crymophila* размножаются и растут, наибольший среднесуточный весовой прирост установлен в июле—августе — 0.016 мг/сут. и в сентябре—начале октября — 0.082 мг/сут. Интен-

сивный рост личинок идет до ледостава. В период ледостава развитие популяции продолжается и происходит массовое окукливание.

Вылет имаго в годы со средней температурой воды начинается в конце первой декады июня и продолжается еще в первой декаде июля. В этот период масса особей имаго ручейников присутствует в дрефте донных беспозвоночных и в питании хариуса. Самцы вылетают на 2—3 дня раньше самок, но вскоре начинается вылет самок и по числу особей они преобладают над самцами. В период лёта имаго ручейников и откладки яиц среднесуточная температура воды колебалась от 4.8 до 13.8 °С, среднесуточная температура воздуха — от 12 до 24 °С. Яйцекладка *A. crymophila* имеет форму шара диаметром примерно 4 мм, весом 2 мг. При попадании в воду она набухает, прикрепляется к камням, сохраняя шарообразную форму, вес увеличивается до 20—38 мг, через неделю после попадания в воду вес яйцекладки возрастает до 76 мг, а еще через неделю кладка обволакивается мелкими песчинками и ее вес достигает 112 мг. Число яиц в кладке в среднем составляет 115 штук. Личинки в кладке выклеваются одновременно и, видимо, не сразу ее покидают после выклева. В момент выклева из яйца вес личинки был 0.01 мг, длина — 0.75 мм. Через два дня после выклева личинки имели уже песчаные домики длиной 1.0—1.3 мм, вес личинки с домиком составлял 0.2 мг. Экспериментально установлено, что смертность на стадии вылупления личинок из яиц низкая — 4 %. По выходе из яйцекладки мелкие личинки подвержены гибели в большей степени. Через неделю после выклева на галечно-валунном грунте переката осталось только 12 % от общего числа вылупившихся личинок *A. crymophila*. Определенная доля вылупившихся из яиц личинок, по всей вероятности, погибла. Часть молодых личинок мигрировала в толщу воды и расселилась по реке: в этот период они были обнаружены в пробах дрефта донных беспозвоночных. В период открытой воды личинки *A. crymophila* растут быстро. Колебания в массе одной особи обусловлены тем, что вылет имаго и вылупление из яйца личинок были растянутыми во времени.

К числу наиболее характерных видов трихoptерофауны основного русла р. Печора и ее притоков на территории Печорской низменности относится *Hydropsyche ornatula*.

***Hydropsyche ornatula*** — гидрoпсихида украшенная — доминирует в фауне ручейников больших равнинных рек Европы: Волги, Камы, Вычегды, Онеги, Оки, Днепра, Дона, Рейна, Эльбы (Лепнева, 1964; Шубина и др., 1990; Шубина, 2006а), в реках Сибири этот вид не столь част и не занимает господствующего положения в фауне ручейников; присутствует в водоемах Ирана и северной Африки. *H. ornatula* — характерный потамобионт, палеарктический вид.

*H. ornatula* чаще других видов рода *Hydropsyche* отмечен в русле на дне среднего и нижнего течений Печоры, где ее личинки обнаружены на стациях плотного грунта (на камнях, на корягах, на плотном песчано-каменистом дне, иногда на корягах и обломках

дерева), на глубине 0.2—2.0 м, в условиях различных скоростей течения, преимущественно в прибрежной полосе. Личинки этого вида ручейников — хищники, строят ловчие камеры с сетью из правильных четырехугольных ячеек, поставленной против течения или под некоторым углом к нему; питаются попадающими в сети планктонными и мелкими бентосными животными.

Для исследованных озер Печорского бассейна наиболее типичны виды *Phryganea bipunctata* и *Molanna albicans*.

*Phryganea bipunctata* (*striata*) — фриганонид двуточечный. На территории России указывается для ее европейской части, Сибири и для запада Амурской области. Зарегистрирован также в водоемах средней и северной Европы и Монголии. Широко распространенный палеаркт (Лепнева, 1966).

Личинки *P. bipunctata* часто присутствовали в пойменных озерах Печорского бассейна среди растительности и на дне. Этот вид обитает в стоячих водоемах и в прибрежье рек бассейна Печоры.

*Molanna albicans* — щитконосец белый. В России распространен в озерах Севера и Северо-Востока европейской части, в Западной и Восточной Сибири. Вне России указан для водоемов Финляндии, Великобритании (Лепнева, 1966; Яковлев, 2005; Limnofauna..., 1978).

В озерах восточной части Большеземельской тундры по числу особей личинки *M. albicans* преобладали и в бентосе, и в пищевых пробах рыб. Вид довольно широко распространен в тундровых озерах Печорского бассейна, где обитает на песчано-илистом и песчано-детритном грунтах в нижней зоне литорали на глубине 1—3 м. Установлен в сборах бентоса из равнинной тундровой р. Лая, при токе нижнего течения Печоры.

Характерные представители трихoptерофауны водоемов Печорского бассейна: ручейник речной — *Potamophylax latipennis* (*stellatus*), чешуерот щетинистый — *Lepidostoma hirtum*, ампунокодес линейчатый — *Athripsodes bilineatus*, ампунокодес кольцевусый — *Ceraclea annulicornis*. Эти виды широко распространены в Европе. Они обитают в водотоках на плотном дне: в чистых небольших ручьях и речках, у берегов больших рек, а также в открытой литорали озер, в условиях прибоя умеренной силы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Личинки древнего отряда насекомых — ручейников — типичные обитатели уральских и тиманских водотоков Печорского бассейна, а по биомассе — основное ядро донных сообществ этих рек. В бентосе среднего и нижнего течений магистрального русла Печоры и ее равнинных притоков, пойменных озер и озер Большеземельской тундры, принадлежащих бассейну Печоры, личинки ручейников занимают подчиненное положение.

В фауне ручейников Печорского бассейна выявлено 115 видов и форм, входящих в состав 55 родов и 18 семейств двух подотрядов: *Annulipalpia* (32 вида и формы 19 родов и 8 семейств) и *Integrilalpia* (83 вида и формы 36 родов и 10 семейств). Наибольшее число видов — 40 — имеет семейство *Limnephilidae* из подотряда *Integrilalpia*, остальные семейства содержат от одного до 12 видов. Список личинок ручейников текучих вод бассейна р. Печора включает 90 видов и форм, пойменных озер и озер Большеземельской тундры — 72 вида и формы. Современный список видов ручейников Печорского бассейна дополняет литературные сведения о составе фауны ручейников этого бассейна 57 видами, то есть почти 50 % выявленных нами видов трихоптерофауны указывается для бассейна впервые.

При дальнейших исследованиях список видов ручейников Печорского бассейна будет расширен, так как в настоящее время в основном изучена трихоптерофауна рек западного склона Северного, Приполярного Урала и Тиманского кряжа, но недостаточно полно исследована фауна ручейников среднего и нижнего течений магистрального русла Печоры, ее горных озер и пойменных водоемов, многочисленных тундровых озер, рек и ручьев. Список фауны ручейников Печорского бассейна будет дополнен и определением видов **имаго** ручейников, а также более основательной идентификацией личинок ручейников из родов *Hydropsyche*, *Micrasema*, *Apatania*, *Limnephilus*, *Asynarchus*, *Potamophylax*, которые нам не удалось определить до вида. Однако считаем, что эти определения не окажут кардинального влияния на систематический состав и зоогеографию ручейников.

Географическое положение Печорского бассейна (высокая широта, стык Европы и Азии), сложное геологическое прошлое территории, условия формирования гидрографической сети и история развития бассейна в четвертичный период обуславливают разнообразную по генезису фауну ручейников и значительную ее географическую гетерогенность. Основу фауны ручейников водоемов бассейна р. Печора составляют палеаркты, в составе которых установлены западные палеаркты, характерные европейские виды, но на востоке за пределами Урала не известные; транспалеаркты, обычные в Европе, в Сибири имеющие западное, южное или прерывистое распространение; восточные палеаркты. Разнообразие видов сибирского происхождения небольшое, но именно они вносят оригинальность и своеобразие в фауну ручейников исследованных водоемов. Значительной оказалась доля северных видов, свойственных главным образом тундровым и таежным рекам и озерам Палеарктики. Представителям голарктической группы принадлежит не более 10 % от числа выявленных видов.

В реках Тиманского кряжа в сравнении с водотоками западного склона Северного и Приполярного Урала больше европейских видов и западных палеарктов и на порядок меньше сибирских. Северный и Приполярный Урал для некоторых западных и восточных палеарктических видов ручейников — соответственно восточная и западная граница их ареала. В водоемах тундры и Приполярного Урала в отличие от водоемов Северного Урала и Тиманского кряжа возрастает относительное содержание северных и сибирских видов ручейников. При анализе видового состава ручейников, его специфики и сравнения по коэффициенту общности Серенсена установлено, что в целом водотоки западного склона Северного и Приполярного Урала — Тиманского кряжа имеют большое сходство — 70.9 %, которое обусловлено генетической близостью территорий, общностью гидрологического, гидрохимического и термического режимов. Однако обнаруживаются и различия: с продвижением на север в водоемах сокращается число относительно теплолюбивых видов личинок ручейников, снижается не только видовое разнообразие ручейников, но изменяются его зоогеографический состав, соотношения разных таксонов, степень их разнообразия. Для фаун ручейников водоемов равнинных и горных регионов Печорского бассейна степень сходства равна 53.7 %. Наименьшее совпадение фаун ручейников оказалось для исследованных таежных регионов с тундрой.

Водоемы Печорского бассейна можно разделить на несколько естественных групп, отличающихся гидрологическим режимом и соответственно различным комплексом ручейников. В бентосе основного магистрального русла Печоры (без учета ее придаточной системы и пищевых проб рыб) выявлено 23 вида ручейников: 19 видов в верхнем течении, 14 — в среднем и два вида — в нижнем. Наиболее богата фауна ручейников в быстротекущих горных

реках Тимана, западных предгорий и гор Северного и Приполярного Урала с широким спектром экологических факторов среды. Минимальное число видов зарегистрировано в равнинных реках на территории Печорской низменности. В водоемах западного склона Урала установлено 76 видов, Тимана — 51, Печорской равнины — 41, тундры — 47.

При относительно большом видовом разнообразии ручейников в водотоках и озерах Печорского бассейна массовое развитие в них получают немногие виды, состав которых определяется спецификой водоема, температурными условиями года и сезоном. Доминантные формы, типичные для водотоков Печорского бассейна, относятся к семействам Arctopsychidae, Hydropsychidae, Psychomyiidae, Brachycentridae, Lepidostomatidae, Apataniidae, Leptoceridae, для стоячих пойменных водоемов — к семейству Phryganeidae, для тундровых озер — к семействам Limnephilidae и Molannidae.

В Печорском бассейне наибольшим числом видов представлены личинки ручейников литореофильных биоценозов горных рек, в верховьях которых четко выражен горный характер фауны ручейников. Основу трихoptерофауны горных водотоков Тиманского кряжа и западных склонов Северного и Приполярного Урала определяют литореофильные и близкие по экологии к ним виды, предъявляющие высокие требования к кислородному режиму и предпочитающие стабильные твердые грунты с моховыми и водорослевыми обрастаниями. Помимо литореофилов в реках Печорского бассейна присутствуют фитореофилы, реже — псаммореофилы и пелореофилы. Песчаные грунты текучих вод бассейна р. Печора заселены немногими видами личинок ручейников. В крупных озерах Большеземельской тундры места обитания личинок ручейников ограничиваются в основном литоралью, и здесь преобладают эвритопные лимнофилы, предпочитающие твердые грунты (валунные, галечные, гравийные) с растительными обрастаниями или с наличием детрита.

В разные по гидрометеорологическим условиям годы численность личинок ручейников в водотоках Печорского бассейна колеблется, что обусловлено их высокими адаптационными возможностями, которые сложились в процессе эволюции. Выделяются отдельные экологические группы видов, отличающиеся сходными ответными реакциями на воздействие факторов внешней среды. Многие виды личинок ручейников в водоемах на территории Тимана, западных увалов и гор Северного и Приполярного Урала, тундровых озер принадлежат к холодолюбивым, с определенным оптимумом низких температур; значительную долю в исследованных водоемах составляют эвритермные виды. Более суровые климатические условия Приполярного Урала обуславливают заселение его водоемов узко специализированной, холодолюбивой фауной ручейников, чувствительной к любым нарушениям среды

обитания. Виды личинок ручейников, установленные в горных и предгорных реках, адаптированы к выживанию в экстремальных условиях. Относительно теплолюбивых видов в водоемах Печорского бассейна немного, несколько больше их присутствует в водоемах Тимана.

Роль ручейников в пище рыб водоемов бассейна р. Печора неоднозначна и зависит от многих факторов: типа водоема, вида и возраста рыбы, сезона и гидрологических условий года, особенностей развития ручейников в водоеме и т. д. Ручейники в стадии личинок и куколок составляют существенную часть кормовой базы рыб в лососевых реках западного склона Северного и Приполярного Урала и Тиманского кряжа Печорского бассейна. Наличие значительного числа видов ручейников в водотоках обуславливает их большое разнообразие и в пищевых комках основных видов рыб этих регионов: хариуса и молоди семги, но, как правило, в пищевых комках речных рыб по массе преобладают один-три вида ручейников, доминирующих в этот период в бентосе. В крупных озерах Большеземельской тундры личинки ручейников относятся к числу второстепенных объектов питания всех видов рыб, в том числе и фоновых — пеляди и сига.

Богатый видовой состав личинок ручейников в бассейне Печоры обусловлен широким спектром экологических факторов среды, геологическим прошлым территории бассейна. В современных условиях помимо естественных процессов на видовой состав, распределение и количественное развитие ручейников в водоемах Печорского бассейна значительное влияние оказывает антропогенный фактор — воздействие различных форм хозяйственной деятельности, которое с каждым годом возрастает. Негативные последствия антропогенной нагрузки на ручейников водоемов Печорского бассейна можно наблюдать на основании снижения их продукционного потенциала, вплоть до полного исчезновения в очагах загрязнения, возрастания миграций личинок этих беспозвоночных, обеднения фауны ручейников за счет элиминации наиболее характерных видов, угнетения олигосапробных и наиболее чутких к загрязнению форм.

Крупный российский ученый-эколог С. С. Шварц (1973) считал, что к концу XX столетия будут разработаны экологические основы природопользования в стратегии поведения человека эпохи всеобщей индустриализации. К сожалению, этот прогноз пока не сбывается. Воздействие человека на природу стало сравнимо со стихийными явлениями. Любое нарушение среды обитания гидробионтов в водоемах, произведенное человеком, приводит или к значительным затратам на ее восстановление, или к невозможным потерям. Загрязнение, истощение и деградация среды — важнейшие проблемы современности, для решения которых необходимы как экономические меры («плата за загрязнение»), так и широкая кампания в области образования и воспитания.



В современных условиях при интенсивном хозяйственном освоении богатых природных ресурсов в бассейне р. Печора необходим жесткий режим охраны всех звеньев этой сложной реки с учетом региональных особенностей стока, гидрографии и биологии водоемов. Использование ресурсов необходимо соотносить с минимальным вмешательством в природную среду и помнить, что экологическая проблема северной природы — слабая устойчивость северных экосистем к антропогенным воздействиям, беззащитность коренных обитателей водоемов, к которым относятся и ручейники, перед неуклонно растущим наступлением на них человека. Основным принципом стратегии охраны ручейников следует считать прежде всего охрану их местообитаний. Необходимо усилить надзор за чистотой водоемов и всей площади их водосбора, что помогло бы сохранить генофонд многих видов фауны ручейников, редких, нуждающихся в особой охране видов и видов, еще не известных науке.

В списке особо охраняемых видов «Красной книги Республики Коми» (1998, 2009) нами занесены три вида ручейников. В водоемах Тимана зарегистрирован редкий, малочисленный для водоемов Республики Коми вид *Ithytrichia lamellaris*, северо-восточная граница ареала которого проходит по Тиманскому кряжу. В «Красную книгу Республики Коми» включены также вид *Semblis phalaenoides*, редко регистрируемый в водоемах Республики Коми, и *Arctopsyche ladogensis* — один из многочисленных видов в литореофильных биоценозах рек Северного Урала; в реках Тиманского кряжа встречаемость и плотность этого вида гораздо ниже. Сибирский вид *A. ladogensis* очень чувствителен к загрязнению и обитает только в чистых водах. Последнее обстоятельство и послужило поводом для включения его в «Красную книгу Республики Коми».

Автор отдает себе отчет, что не все изучено в пределах данной темы, что работа не лишена недостатков и все конструктивные замечания и предложения будут приняты им с благодарностью. На основе полученного большого гидробиологического и ихтиологического материала удалось выяснить и обозначить главное, а отдельные пропуски лишь указывают на перспективы дальнейших исследований. Автор надеется, что настоящая работа, в которой впервые обобщены литературные сведения и результаты его полувекового (1958—2008 гг.) изучения фауны личинок ручейников из водоемов бассейна крупной северной европейской р. Печора, будет полезна для гидробиологов, ихтиологов, экологов, энтомологов и облегчит путь будущим исследователям пресноводной фауны Севера.

## ЛИТЕРАТУРА

- Авдеев А. С.* Сплавные реки Коми АССР. М.: Лесная промышленность, 1964. 203 с.
- Атлас* Коми АССР. М.: Главное управление геодезии и картографии Государственного геологического комитета СССР, 1964. 112 с.
- Баранов А. И.* Общая характеристика климата и генетические его основы // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. II, ч. I. С. 7—52.
- Бассейн реки* Малый Паток: дикая природа. Сыктывкар: PARUS, 2007. С. 214.
- Биологический энциклопедический словарь.* М.: Советская энциклопедия, 1986. 830 с.
- Биологическое* разнообразие Уральского Припечорья. Сыктывкар, 2009. 261 с.
- Братцев А. П., Власова Т. А., Попова Э. И., Соловкина Л. Н.* Глубоководное озеро Большая Гудырья в долине р. Печоры // Тр. Всесоюз. Гидробиол. общ-ва. 1962. Т. XII. С. 200—213.
- Бродский К. А.* Горный поток Тянь-Шаня. Л.: Наука, 1976. 244 с.
- Варламов Г. И.* Рельеф // Производительные силы Коми АССР. Т. I. Геологическое строение и полезные ископаемые. Изд-во АН СССР, 1953. С. 9—22.
- Варсановьева В. А.* Геоморфологические наблюдения на Северном Урале // Изв. Гос. геогр. об-ва. 1932. Т. LXIV, вып. 2. С. 105—171.
- Варсановьева В. А.* Геологическое строение территории Печоро-Ыльчского государственного заповедника // Тр. Печоро-Ыльч. гос. заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 5—214.
- Варсановьева В. А.* Геоморфология // Производительные силы Коми АССР. Т. I. Геологическое строение и полезные ископаемые. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 257—322.
- Винберг Г. Г.* Введение // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 3—7.
- Владимирская М. И.* Нерестилища семги в верховьях реки Печоры и меры для увеличения их производительности // Тр. Печоро-Ильч. гос. заповедника. 1957. Вып. 6. С. 130—200.
- Власова Т. А.* Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. Л.: Наука, 1962. С. 16—37.
- Власова Т. А.* Гидрологические и гидрохимические условия биологического продуцирования в озерах Харбейской системы // Продук-

тивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 6—26.

*Власова Т. А.* Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар, 1988. 152 с. (Коми НИЦ УрО АН СССР).

*Влияние горных разработок на лососевые реки Урала.* Сыктывкар, 1989. 13 с. (Сер. препринтов сообщ. «Научные рекомендации — нар. хоз-ву»).

*Гецен М. В.* Водоросли бассейна Печоры. Л.: Наука, 1973. 147 с.

*Голдина Л. П.* География озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1972. 102 с.

*Данькова Н. В., Иванов В. Д.* Фауна ручейников (Trichoptera) рек Кольского полуострова // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Матер. III Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2007. С. 87—95.

*Добролюбова Т. А., Сошкина Е. Д.* Общая геологическая карта европейской части СССР // Северный Урал. М.; Л.: ОНТИ – НК ТП СССР, 1935. Лист 123.

*Жадин В. И.* Фауна рек и водохранилищ. М.; Л., 1940. 991 с. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. V, вып. 3—4).

*Жадин В. И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. III. С. 7—112.

*Жадин В. И.* Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 189 с.

*Жадин В. И., Герд С. В.* Реки, озера и водохранилища СССР. Их флора и фауна. М.: Учпедгиз, 1961. 599 с.

*Заболоцкий А. А.* Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1959. Т. 48. С. 44—64.

*Заика В. В.* Ручейники (Trichoptera) Тувы и Северо-Западной Монголии // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Матер. III Всерос. симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2007. С. 120—125.

*Зверева О. С.* Гидрографическое описание территории // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. II, ч. II. С. 22—62.

*Зверева О. С.* Бассейн реки Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. Л.: Наука, 1962. С. 4—15.

*Зверева О. С.* Гидробиологическая характеристика р. Усы и озер ее долины // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. Л.: Наука, 1962. С. 38—87.

*Зверева О. С.* Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966. С. 112—136.

*Зверева О. С.* Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 1969. 279 с.

*Зверева О. С.* Общая характеристика бентоса Средней Печоры и ее левых притоков в связи с особенностями гидрографии // Тр. Коми фил. АН СССР. № 22. 1971. С. 44—58.

*Зверева О. С., Власова Т. А., Голдина Л. П.* Вашуткины озера и история их исследований // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего севера СССР. М.: Наука, 1966. С. 4—21.

*Зверева О. С., Власова Т. А., Голдина Л. П., Изъюрова В. К.* Итоги лимнологических исследований в Большеземельской тундре // Биологические

основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1970. С. 248—253.

*Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А.* Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. Изд-во АН СССР, 1953. 180 с.

*Зеккель Я. Д.* Рельеф // Геология СССР. М.: Государственное научно-техническое издательство литературы по геологии и охране недр, 1963. Т. II, ч. I. С. 32—40.

*Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 272 с.

*Исаченко А. Г.* Физические карты // Атлас Коми АССР. М.: Главное управление геодезии и картографии Государственного геологического комитета СССР, 1964. С. 1—4.

*Качалова О. Л.* Ручейники рек Латвии. Рига: Зинатне, 1972. 216 с.

*Кеммерих А. О.* Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с.

*Константинов А. С.* Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1967. 431 с.

*Константинов А. С.* Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.

*Корнилова В. П.* Ихтиофауна низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря // Материалы рыбохозяйственных исследований северного бассейна. Вып. XIII. Мурманск, 1970. С. 5—44.

*Корноухова И. И.* Ручейники (Trichoptera) Большого Кавказа: состав, распространение, происхождение: Автореф. дис. ...-ра биол. наук. СПб., 1999. 61 с.

*Красная книга* Республики Коми. М.; Сыктывкар: ДИК, 1998. 527 с.

*Красная книга* Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 792 с.

*Кучина Е. С.* Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 176—211.

*Кучина Е. С., Соловкина Л. Н., Шубина В. Н.* Питание молоди сиговых р. Печоры // Рукоп. фонды Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1963—1967. Фонд 3, опись 2, № 155. С. 162—180.

*Ламакин В. В.* О больших озерах рисской эпохи, существовавших на Средне-Печорской равнине // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. № 13. С. 39—45.

*Ламакин В. В.* О пределах распространения северной трансгрессии моря в Печорском крае // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. № 14. С. 34—44.

*Леванидова И. М.* Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1982. 214 с.

*Лепнева С. Г.* Ручейники (Trichoptera) бассейна Печоры // Приложение к кн.: Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 186—193.

*Лепнева С. Г.* Ручейники. М.; Л.: Наука, 1964. 560 с.; 1966. 560 с. (Фауна СССР; Нов. сер., № 95; Т. II, вып. 1; Т. II, вып. 2).

*Лешко Ю. В.* Пресноводные моллюски бассейна Печоры. Л.: Наука, 1983. 127 с.

*Лешко Ю. В., Мартынов В. Г., Гурович Э. В.* Бентос среднего течения реки Пижмы Печорской // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. 107—117 с. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 148).

Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., 1972. 548 с.

Лоскутова О. А. Амфибиотические насекомые в бентосе рек западного склона Полярного и Приполярного Урала // Матер. II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2004. С. 103—110.

Мамаев Б. М. Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.

Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопр. ихтиологии. 1959. Т. 5, вып. 13. С. 3—15.

Марковский Ю. М., Оливари Г. А. Бентос и динамика бентоса среднего Днепра в вершине будущего Кременчугского водохранилища // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 6. С. 820—832.

Мартынов А. В. Ручейники, 1. Определитель по фауне СССР. М.; Л., 1934. 343 с.

Мартынов А. В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). I. Palaeoptera и Neoptera – Polyneoptera // Тр. Палеонт. ин-та СССР. 1938. Т. 7, № 4. С. 1—148.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.

Митропольский В. И., Мордохай-Болтовской Ф. Д. Макробентос // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 158—170.

Мушенко В. Г. Вертикальное распределение донных животных в грунтах водоемов Доно-Аксайской поймы // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1961. Т. 11. С. 122—131.

Неизвестнова-Жадина Е. С. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. С. 1246—1267.

Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 436 с.

Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1947. 224 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые / Под общ. ред. С. Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2001. 836 с.

Паньков Н. Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Печатный салон УЦ «Гармония», 2000. 190 с.

(Паньков Н. Н., Иванов В. Д., Новокшионов В. Г.) Pan'kov N. N., Ivanov V. D., Novokshonov V. G. Caddisflies (Insecta, Trichoptera) of the Sylva River Basin, the Middle Urals // Russian Entomol. J. 1996. N 5(1—4). P. 97—106.

Пономарев В. И., Шубина В. Н., Серегина Е. Ю. Популяционные особенности питания хариуса *Thymallus thymallus* L. (на примере тиманских притоков р. Печора) // Биология внутренних вод. 2000. № 2. С. 116—124.

Пономарев В. И., Шубина В. Н., Черезова М. И. Характеристика процессов экзотрофии у молоди семги *Salmo salar* бассейна реки Печоры // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38, № 5. С. 641—649.

Попова Э. И. Результаты гидробиологических исследований в системе притоков р. Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. Л.: Наука, 1962. С. 136—175.

Попова Э. И. Ручейники // Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1978. С. 72—74.

Попова Э. И., Соловкина Л. Н. Озера долины реки Усы // Изв. Коми фил. ВГО, 1957. № 4. С. 93—109.

Производительные силы Коми АССР. Т. I. Геологическое строение и полезные ископаемые. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 464 с.

Сафонов Н. В., Держинская И. А., Харенко Н. Н. Суточная двигательная активность смолтов атлантического лосося // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985. С. 107—119.

Сидоров Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.

Сидоров Г. П. Биологическая характеристика и продукция рыб оз. Б. Харбей // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 110—130.

Сидоров Г. П. Питание сеголеток семги и хариуса р. Щугор // Тр. Коми фил. АН СССР. 1979. № 40. С. 135—146.

Сидоров Г. П., Власова Т. А. Краткий физико-географический очерк // Флора и фауна водоемов европейского Севера. Л.: Наука, 1978. С. 5—10.

Сидоров Г. П., Шубина В. Н. Ручейники в питании молоди семги (*Salmo salar* L.) и хариуса (*Thymallus thymallus* L.) р. Щугор // Биология атлантического лосося на европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 65—76. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР. № 114).

Соловкина Л. Н. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 88—135.

Соловкина Л. Н. Дополнительные материалы по гидробиологии Верхней Печоры // Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. о-ва. 1963. Вып. 8. С. 56—67.

Соловкина Л. Н. Рост и летнее питание молоди семги на реке Печорская Пижма // Зоол. журн. 1964. Т. XLIII, вып. 10. С. 1499—1510.

Соловкина Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1975. 168 с.

Соловкина Л. Н., Шубина В. Н. Результаты ихтиологических и гидробиологических исследований 1964 г. в окрестностях с. Усть-Щугор // Рукоп. фонды Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1965. Фонд 3, опись 2, № 84. 68 с.

Станек В. Я. Иллюстрированная энциклопедия насекомых. Прага: Изд-во Артия, 1977. 559 с.

Станкевич Е. Ф. Четвертичные отложения восточной части Большеземельской тундры // Изв. АН СССР, сер. геол. 1962. № 5. С. 93—103.

Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука, 1978. 189 с.

Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы / Под ред. д-ра биол. наук Л. Н. Добринского. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 251 с.

Чернов Г. А. Образование террас Печорского бассейна // Тр. Север. геол. упр. Архангельск, 1944. Вып. 14. С. 3—70.

Чернов Ю. И. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики // Вестн. РФФИ. 2004. № 1. С. 5—35.

Чернышев Ф. Н. Орографический очерк Тимана. Петроград, 1915. Т. 12, № 1. 137 с. (Тр. Геол. комитета).

*Limnofauna Europaea* / Hrsg. von Joachim Illies. Stuttgart; New York; Amsterdam: Gustav Fisher Verlag Swets @ Zeittinger B. V., 1978. 532 S.

*Macan T. T.* Fresh water ecology. London, 1963. 338 p.

*Otto C.* Factors affecting the drift of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae // *Oikos*. 1976. Vol. 27, N 1. P. 93—100.

*Peckarsky B. L.* Use of behavioral experiments to test ecological theory in streams // *Stream. Ecol.: Appl. and Test. Gen. Ecol. Theory Proc. Plenary Symp. Test. Gen. Ecol. Theory Lotic Ecosyst.*, 29 Annu. Meet., Provo, Utah, 29 Apr. 1981. New York; London, 1983. P. 79—97.

*Philipson G. N., Moorhouse B. H. S.* Respiratory behaviour of larvae of four species of the Family Polycentropodidae (Trichoptera) // *Freshwater Biol.* 1976. Vol. 6, N 4. P. 343—353.

*Poole W. C., Stewart K. W.* The vertical distribution of macrobenthos within the substratum of the Biazos river // *Hydrobiologia*. 1976. Vol. 50, N 2. P. 151—160.

*Schröder Sh.* Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Ufertierwelt fließender Gewässer, zugleich fischereibiologische Untersuchungen im Wesergebiet // *Fischerei*. 1932. Bd 30. S. 105—127.

*Schwoerbel J.* Die Bedeutung des Hyporheals für die benthische Lebensgemeinschaft der Fließgewässer // *Verh. Int. Ver. Limnol.* 1964. Bd 15, N 1. S. 215—226.

*Sørensen T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // *Biol. Skr.* 1948. Vol. 5. P. 1—34.

*Thienemann A.* Verbreitungsgeschichte die Süßwassertierwelt Europas // *Binnengewässer*, 1950. Bd XVIII. 809 S.

*Williams D. D., Hynes H. B. N.* The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream // *Freshwater Biol.* 1974. Vol. 4, N 3. P. 233—255.

*Черчесова С. К.* Амфибиотические насекомые (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) рек Северной Осетии. М.: Изд-во МСХА, 2004. 237 с.

*Шварц С. С.* Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР, 1973. № 9. С. 35—45.

*Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 268 с.

*Шубина В. Н.* Материалы по питанию сиговых Нижней Печоры // Рукоп. фонды Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1961. Фонд 1, опись 5, № 179.

*Шубина В. Н.* Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 157 с.

*Шубина В. Н.* Изменение структуры бентоса лососевых рек бассейна Печоры под влиянием антропогенного загрязнения // Биологические последствия хозяйственного освоения водоемов европейского Севера. Сыктывкар, 1995. С. 51—68. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 142).

*Шубина В. Н.* Ручейники водоемов Большеземельской тундры // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар, 2002. С. 72—78.

*Шубина В. Н.* Ручейники (Trichoptera) в бентосе водоемов северо-востока Европы // Фауна, вопр. экол., морфол. и эвол. амфибиотических и водных насекомых России: Матер. II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2004. С. 273—278.

*Шубина В. Н.* Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006а. 401 с.

*Шубина В. Н.* Ручейники (Trichoptera) в бентосе и пище рыб водотоков Печоро-Ильчского государственного заповедника (Северный Урал) // Экология. 2006б. № 5. С. 387—393.

*Шубина В. Н., Мартынов В. Г.* Особенности питания рыб в семужье-нерестовой реке Щугор // Экологические исследования природных ресурсов севера нечерноземной зоны. Сыктывкар, 1977. С. 70—84.

*Шубина В. Н., Шубин Ю. П.* Бентос верхнего течения реки Печора (Северный Урал) и его роль в пище рыб // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002. С. 34—50. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 170).

*Яковлев В. А.* Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразии, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изв. Кольского НЦ РАН, 2005. Ч. 1. 161 с.; Ч. 2. 145 с.

*Barnes J. R., Minshall C. W.* Stream ecology: an historical and current perspective // Stream Ecol.; Appl. and Test. Gen. Ecol. Theory Proc. Plenary Symp. Test. Gen. Ecol. Theory Lotic Ecosyst., 29 Annu. Meet., Provo, Utah, 29 Apr. 1981. New York; London, 1983. P. 1—5.

*Goodnight C. J., Whitley L. S.* Oligochaetes as indicators of pollution: Proc. 15th Ind. Waste Conf. Purdue Univ-Ext. Ser., 1961. Vol. 106. P. 139—142.

*Holdhaus K.* Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas // Abh. der Zool.-bot. Ges. Wien. 1954. Bd 18. S. 1—493.

*Hynes H. B. N., Williams D. D., Williams N. E.* Distribution of the benthos the substratum of a Welsh mountain stream // Oikos. 1976. Vol. 27, N 2. P. 307—310.

*Illies J.* Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer // Int. Rev. gesant. Hydrobiol. 1961. Bd 46, N 2. S. 205—213.



*Научное издание*

**Шубина Виолетта Николаевна**  
**РУЧЕЙНИКИ (TRICHOPTERA)**  
**ВОДОЕМОВ ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА**

*Утверждено к печати*  
*Федеральным государственным бюджетным учреждением науки*  
*Институтом биологии Коми научного центра*  
*Уральского отделения Российской академии наук*

Редактор издательства *М. В. Орлова*  
Художник *Е. В. Кудина*  
Технический редактор *О. В. Новикова*  
Компьютерная верстка *Е. А. Кулешовой*

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г.  
Формат 60 × 90 1/16. Гарнитура Таймс.  
Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.5. Уч.-изд. л. 11.9.  
Тираж            экз. Тип. зак. №            .