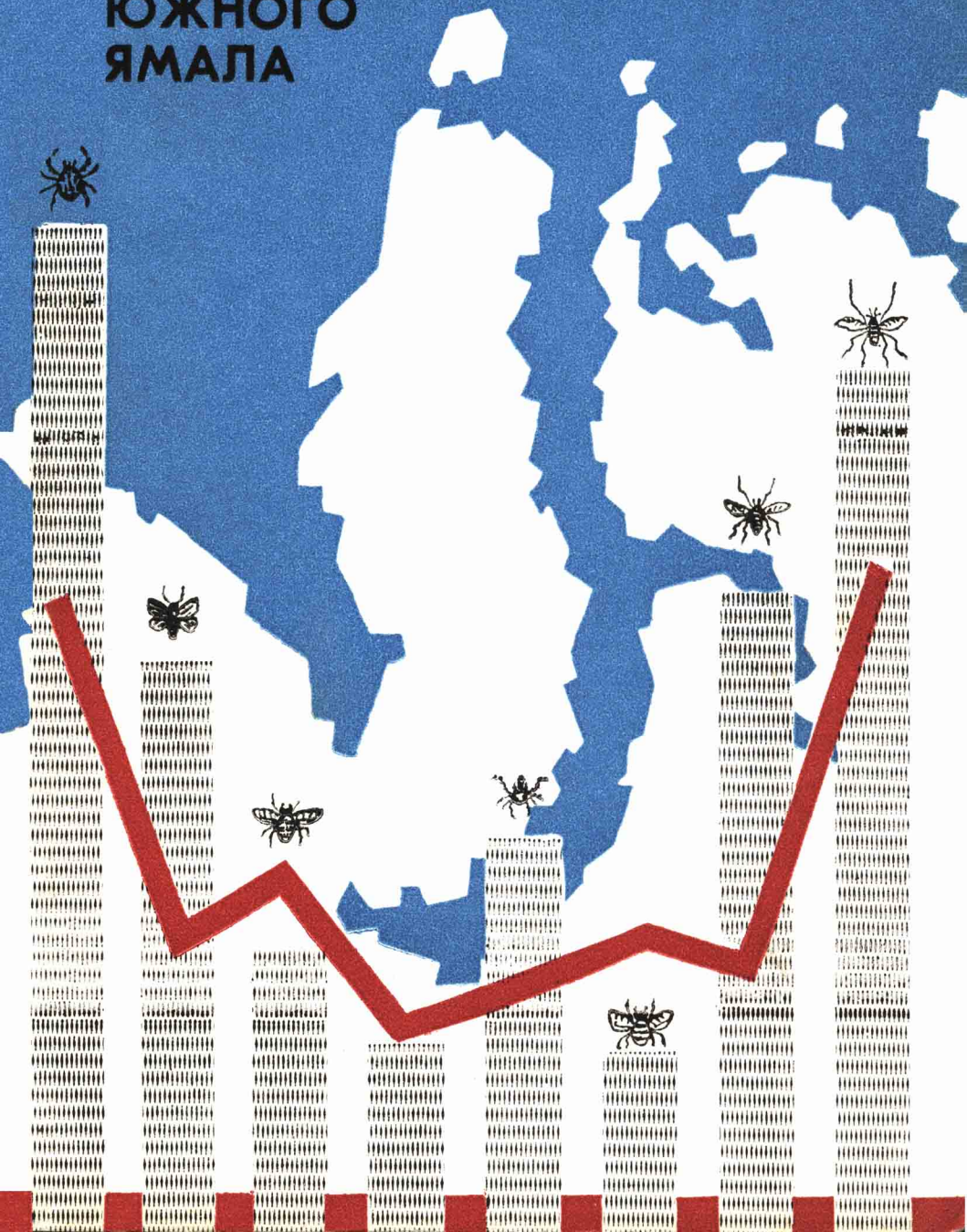
В. Н. ОЛЬШВАНГ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ НАСЕКОМЫХ ЮЖНОГО ЯМАЛА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В. Н. ОЛЬШВАНГ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ НАСЕКОМЫХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

ЕКАТЕРИНБУРГ
«НАУКА»
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 591.9 596.7

Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала / Ольшванг В. Н. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992. ISBN 5—7691—0172—5

Книга написана на основе многолетних наблюдений за насекомыми на границе южной тундры и лесотундры. Приводятся данные по составу и разногодичной изменчивости населения насекомых мезофауны на стационарном участке Южного Ямала. Делается вывод о решающем влиянии климатических факторов на численность насекомых Южной Субарктики. Показано, что различные виды и таксоны насекомых по-разному реагируют на флуктуации климата.

Работа рассчитана на энтомологов, экологов, зоологов, интересующихся проблемами Севера и динамики численности животных.

Табл. 29. Ил. 73. Библиогр. 167 назв.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук **Н. В. Николаева**

Рецензенты

доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**,
кандидат биологических наук **Ю. А. Малоземов**

ISBN 5—7691—0172—5

© Издательство «Наука», 1992

Владимир Николаевич Ольшванг

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ НАСЕКОМЫХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО РАН по плану выпуска 1992 г.

Редактор **С. С. Гаврилова**
Художник **М. Н. Гарипов**
Технический редактор **Е. М. Бородулина**
Корректор **Г. Н. Старкова**

НИСО № 198(90)—1780. Сдано в набор 6.04.92. Подписано в печать 18.09.92. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 6,5. Уч.-изд. л. 7,5. Тираж 600 экз. Заказ № 130. Цена с — 1780.

620008. Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8-е Марта, 202. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Типография изд-ва «Уральский рабочий». Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.

ВВЕДЕНИЕ

Насекомые Севера давно интересуют энтомологов. Фаунистические исследования насекомых в высоких широтах Евразии начались еще в прошлом столетии. Сведения о насекомых имеются в сводках А. Ф. Миддендорфа (1869), еще ранее вышла в свет работа А. Зеттерштедта (Zetterstedt, 1840).

Особенности климата высоких широт, как казалось, предполагают пессимальные условия жизни для пойкилотермных организмов, поэтому одновременно с изучением фауны насекомых — самых распространенных и многочисленных животных — исследователей привлекают и проблемы адаптации насекомых к условиям Севера, и проблемы становления и происхождения полярной энтомофауны. Очень подробно обзор зоологических и энтомологических исследований Арктики и Субарктики дает Ю. И. Чернов (1978) в обобщающей сводке «Структура животного населения Субарктики». Эта работа как бы завершает виток исследований животных на Севере и в то же время дает начало новой, более подробной, серии исследований.

Исследование животных в каком-либо регионе проходит несколько стадий. Сначала идут работы фаунистического характера, составляется, как сейчас принято говорить, кадастр видов довольно крупных территорий. В основном изучаются наиболее заметные или предпочитаемые исследователями таксоны. Одна из значительных вех этого этапа исследований животных Севера — выход в свет многотомного издания «Fauna Arctica» (1900—1928), а также целой серии фаунистических работ. Многие группы насекомых (большинство семейств жуков) — относительно крупные виды чешуекрылых (*Rhopalocera*) — еще тогда были исследованы достаточно полно. Хотя многие таксоны насекомых были мало известны, изучены весьма фрагментарно или вообще не рассматривались, полученных данных было достаточно для обобщения. Следующий этап — исследование фауногенеза арктического региона (Кузнецов, 1938) в основном на энтомологическом материале. Для исследований первого этапа характерен сбор материала с различных, далеко отстоящих точек региона. Здесь имело значение нахождение хотя бы одного экземпляра вида для обоснования характера и направления фауногенеза. Все материалы были собраны маршрутными, экспедиционными методами.

Дальнейший шаг — изучение сообществ — биоценотический уровень. Это предполагает достаточно полную таксономическую изученность региона. И если позвоночные известны достаточно подробно, то кадастр видов насекомых Севера еще далек от совершенства, отдельные таксоны совсем не изучены. Но для начала биогеоценотических исследований фаунистических материалов хватило. Такие энтомологические изыскания, проводимые в течение нескольких лет на стационарных участках, начались в середине 30-х годов. При этом фаунистические исследования продолжались, кадастры видов уточнялись применительно к конкретным локальным фаунам. Наиболее крупные работы такого рода — исследования В. Ю. Фридолина в Хибинах (1936) и Е. Макклюра (McClure, 1943) в Канаде (провинция Квебек). Долговременное изучение конкретных локальных фаун послужили материалом для обобщений особенностей адаптации насекомых к условиям Севера (Downes, 1965; Чернов, 1974, 1975, 1978; McLean, 1975). Биоценологические исследования предполагают сбор количественных данных и основываются на них.

Достаточно широкие количественные исследования насекомых тундры начались в 50-х годах и проводились на Аляске, Таймыре, Южном Ямале, северной Фенноскандии.

При биогеоценологических исследованиях насекомых — изучении структуры населения насекомых, определения взаимоотношений таксономических, трофических и прочих групп — необходимо знать не только структурные данные в статике, но и очень важно учитывать разногодичную изменчивость показателей структуры населения. До настоящего времени нет данных по динамике энтомоценозов в отдельных точках тундры. Только немногие исследователи вели наблюдения в одном месте в течение нескольких лет подряд (Фридолин, 1936; Чернов, 1962, 1964, 1966, 1973; McLean, 1975). Практически совсем не изучены как сама динамика населения насекомых в тундре, так и механизмы, ее определяющие. Поэтому весьма важна оценка многолетней изменчивости численности и структуры населения энтомоценозов в тундре (Чернов, 1978).

Данная работа — фрагмент биогеоценологического этапа исследований насекомых Севера, результаты изучения количественного и качественного состава конкретной, локальной энтомофауны Южного Ямала с учетом ее разногодичной изменчивости.

Динамика численности насекомых обусловливается множеством причин, и справедливо утверждение о бесплодности попыток абсолютизировать роль какой-либо группы факторов, определяющих эту динамику (Викторов, 1971). Тем не менее примат климатических факторов все же очевиден, о чем неоднократно упоминалось (этой проблеме еще в 1931 г. посвятил свою работу Б. Уваров (Uvarov, 1931)). Ю. Чернов (1989) показал отчетливую связь видового богатства беспозвоночных (и вообще животного мира) Севера с температурой лета. Подчеркивалось,

что действие погоды на насекомых очень значительно, оно проявляется как регулятор численности, особенно при очень суровых условиях (De Bach, 1958), что похолодания приводят к уменьшению численности или даже к исчезновению ряда видов (Carolsfeld-Krause, 1959). Сильную зависимость разногодичной изменчивости численности насекомых показали и длительные, многолетние наблюдения В. Шелфорда (Shelford, 1951) в Иллинойсе (США).

В Южной Субарктике, в лесотундре, проходит северная граница ареалов очень многих бореальных видов насекомых, и здесь влияние климатических факторов на насекомых должно быть очень заметным, что мы и пытаемся показать в данной работе.

Глава 1
ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ

Исследование населения насекомых проводилось на стационарных участках в Нижнем Приобье. В 1970—1975 гг. исследования вели в лесотундре Зауралья, в 15 км на северо-запад от г. Лабытнанги. Характеристика данного участка опубликована (Ольшванг, 1976). Наиболее продолжительные исследования проводились на стационарном участке на Южном Ямале, в среднем течении р. Хадытаяхи, в окрестностях бывшей фактории Хадыта (рис. 1, 2). С 1966 г. на указанных стационарах сотрудники Института экологии растений и животных проводили экологические и биогеоценологические исследования. Общая характеристика исследований дана в обозрении П. Л. Горчаковского и Л. Н. Добринского (1971, 1972).

Регион, в пределах которого проводились энтомологические исследования, своеобразен в зоогеографическом отношении. Это район — на стыке тундровой и лесной растительности. Здесь соприкасаются арктический и бореальный фаунистические комплексы, и кроме того, ощущается влияние горной страны Полярного Урала с арктогорнобореальным (арктоальпийским) фаунистическим комплексом. Ряд обитающих видов вообще характерен для полосы севера тайги и южной тундры, он составляет комплекс гипоарктов. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры, как указывали С. С. Шварц и Н. Н. Данилов (1972), очень интересны, так как «такое сочетание... создает предпосылки для развития в высшей мере своеобразных по составу биогеоценозов, эволюция которых подчинена специфическим закономерностям» (с. 24). Биогеоценозы поймы реки С. С. Шварц назвал «Хадытинским феноменом» (Шварц, 1976).

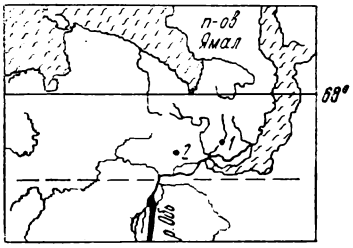


Рис. 1. Карта Нижней Оби и Южного Ямала:
Стационары: *1* — Харп, *2* — Хадыта

КЛИМАТ

Важнейшие черты климата Южного Ямала и лесотундры Зауралья формируются под влиянием радиационного режима высоких широт, действия циклонов и близости Северного Ледовитого океана. Общую характеристику климата указанного района приводит С. Г. Шиятов (1974). Данный район севера Западной Сибири характерен быстрой сменой циклонов и антициклонов, что приводит к большой изменчивости погоды. Это один из центров максимальных межсуточных колебаний температуры воздуха на планете.

Непосредственно в местах исследований проводились микроклиматологические измерения температуры и относительной влажности воздуха. Основные же климатические данные взяты из материалов наблюдений метеостанций Ямбура (в устье р. Хадытаяхи) и пос. Салемал. Эти станции прекратили свою работу соответственно в 1973 и 1976 гг., в дальнейшем приходилось обращаться к данным метеостанции г. Салехарда. Климатические характеристики (рис. 3—17) на этих станциях (и особенно характер разногодичной изменчивости климатических показателей) достаточно сходны ($r^2=0{,}99$).

Среднегодовая температура воздуха, по многолетним данным, равна —6,7 °С. Наиболее теплый месяц — июль (+13,8°), наиболее холодный — январь (—24,4°). Сезонная динамика температуры воздуха показана на рис. 3 (сравниваются данные метеостанций «Салехарда» и «Ямбура»). Минимальная температура — (—)54°, максимальная — (+)30 °С. Заморозки возможны в течение всего лета. За период исследований (1970—1988 гг.) последний мороз отмечался с 29 мая 1979 г. до 23 июня 1980 г., а первый мороз — с 29 июля 1980 г. до 3 октября 1980 г. Таким образом, продолжительность безморозного периода была от 66 (1979 г.) до 127 дней (1980 г.). Средняя отрицательная температура года варьировала от —8,2° до —3,8°, расчет средней проводился с октября по май. Средняя температура лета — (+)11,1°. На рис. 6 показаны разногодичная изменчивость этого показателя, а также средние и абсолютные, минимальные и максимальные значения температуры воздуха. Динамика среднелетней температуры прослежена в регионе на протяжении более чем 100-летнего периода. За время исследований были годы как с холодным, так и с теплым летом. Июнь (весна на Южном Ямале) был самым теплым в 1976 и 1981 гг., июль — в 1974 и 1987 гг., а август — в 1977 и 1981 гг. Суммируя среднедекадные летние температуры, можно с бо́льшим основанием, чем по среднемесячным данным, говорить о теплом или холодном лете. Наибольшая сумма среднедекадных температур за период, в котором возможна активная жизнь насекомых (с последней декады июня по I декаду сентября), отмечалось в 1976 г.

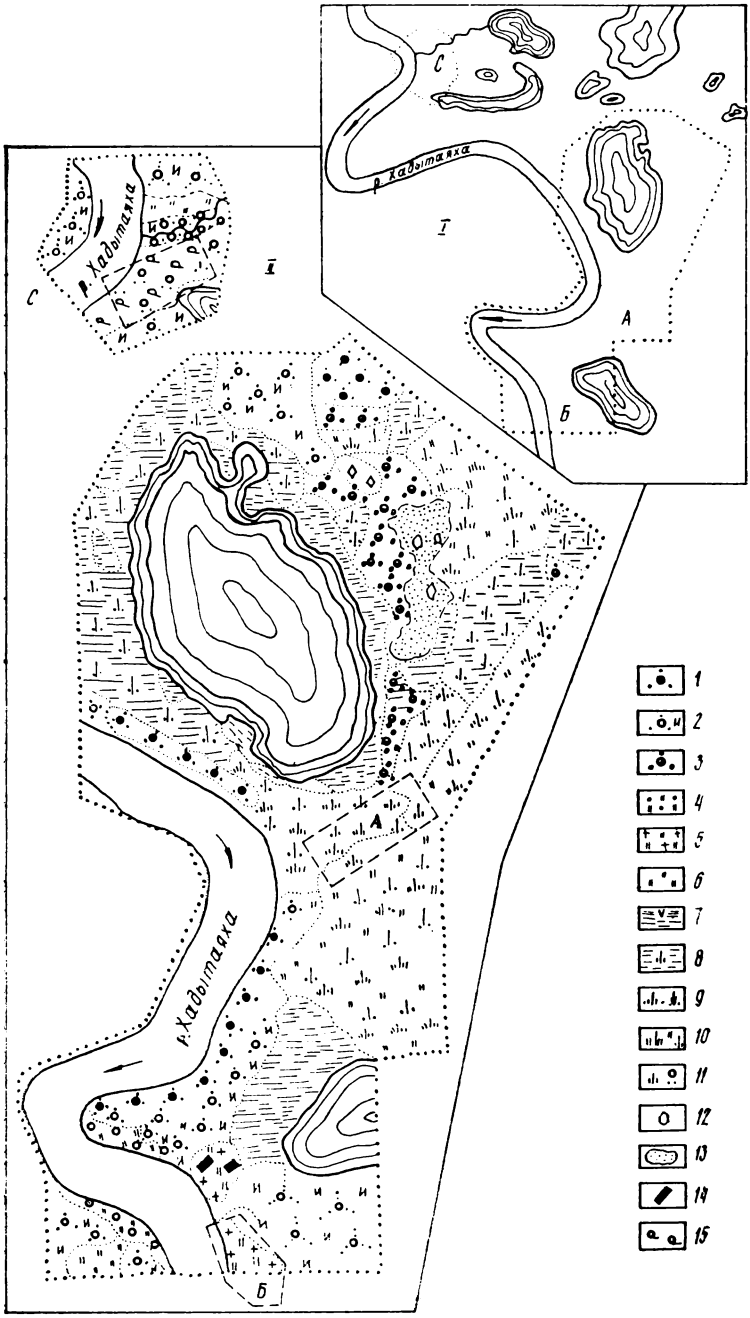

С
р. Хадыстаяха
I
А
Б
II
р. Хадыстаяха
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

Рис. 2. Схема стационара Хадыта:

I — масштаб 1 : 20 000, *II* — масштаб 1 : 10 000; А — участок «тундра», *Б* — «луг», *С* — «редколесье»; *1* — ольха, *2* — ива, *3* — карликовая березка, *4* — злаково-пижмовый луг, *5* — вейниково-разнотравный луг, *6* — злаково-пижмовый луг с астрагалом, *7* — топи, *8* — сфагново-морошковая топь, *9* — мохово-лишайниковая тундра с андромедой и голубикой, *10* — мохово-лишайниковая тундра с карликовой березкой, *12* — пятнистая тундра, *13* — вершины бугров, *14* — строения, *15* — редколесье

Среднемноголетнее количество осадков — 374 мм, за лето выпадало от 74,9 (1970 г.) до 29,8 (1982 г.). Сезонная и многолетняя динамика количества осадков приводится на рис. 10.

Относительная влажность воздуха с 1970 по 1988 г. изменялась в среднем за лето от 69 до 77 %, в середине лета в течение суток относительная влажность воздуха менялась от 35 до 100 %. Летом средняя скорость ветра изменялась от 3,2 м/с (1969 г.) до 5 м/с . Из 90 % дней с ветром преобладали ветры северо-восточного и южного направлений. Случаи затишья редки, больше всего дней без ветра было в 1974 и 1985—86 гг.

Среднегодовая величина облачности — 7,1 балла. Ясных дней немного, до девяти дней (1971 г.) за лето, продолжительность солнечного сияния за лето изменялась в период исследований от 950 до 520 ч.

Экологическая характеристика климата основывается главным образом на сочетании двух наиболее важных факторов — температуры и количества осадков. Хорошее представление о климате местности дает климаграмма (Дажо, 1975; Одум, 1975). На рис. 16 показана климаграмма района исследования, средние данные даются в сопоставлении с холодными (1972 г.) и теплыми (1978 г.) годами. В теплое лето погода в данном районе (за Полярным кругом) может быть такой же, как и в более южных широтах. Для сравнения приводится климаграмма Среднего Урала (Екатеринбург) по средним данным (Климат Свердловска, 1981). Соотношение температуры и осадков характеризуется также индексом аридности (I) (по Дажо, 1975) $I = 4P/(T+10)$, где P — сумма осадков за лето, T — температура (средняя за лето). В период исследований индекс аридности менялся от 1,2 (самое сухое лето — 1972 г.) до 5,5 (1975 г.)

Все показатели климата, используемые в дальнейшем при анализе влияния климатических факторов на насекомых, приводятся в табл. 1.

ПОЧВЫ

В. П. Фирсова и В. С. Дедков (1974), ссылаясь на ряд исследователей, указывают, что в лесотундре и тундре низовий р. Оби на плакорах, сложенных супесчано-суглинистыми отложениями, преобладают глееватые подзолистые, иллювиально-гумусовые почвы, на суглинистых отложениях — тундровые

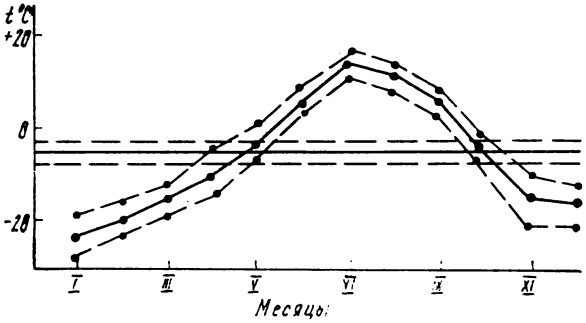


Рис. 3. Сезонная динамика среднемесячной температуры воздуха (здесь и на рис. 4—17: по данным обсерватории г. Салехарда)

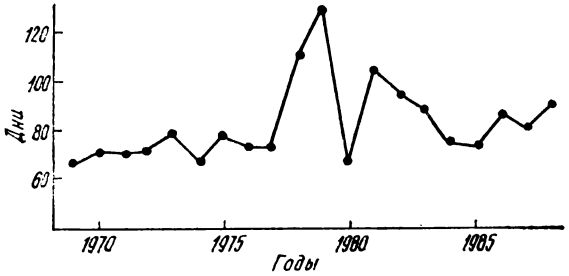


Рис. 4. Продолжительность безморозного периода

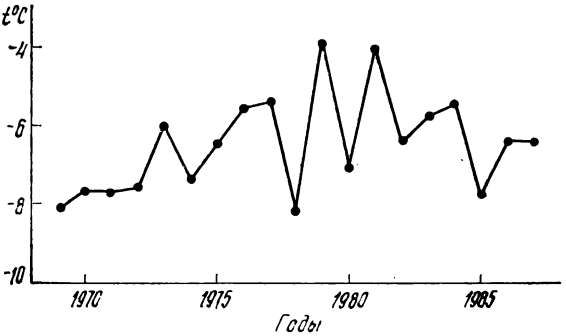


Рис. 5. Динамика среднегодовой температуры воздуха

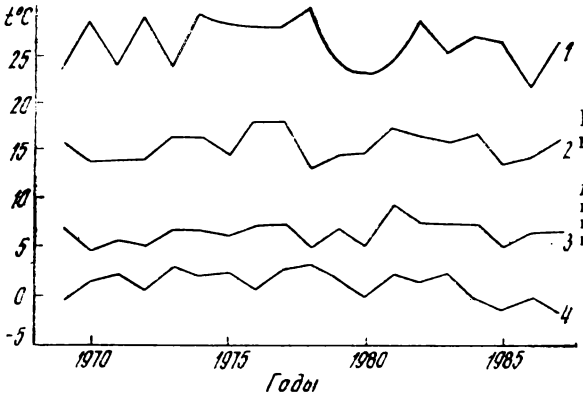


Рис. 6. Динамика среднемесячной температуры лета:

1 — максимальная абсолютная, *2* — максимальная средняя, *3* — минимальная средняя, *4* — минимальная абсолютная

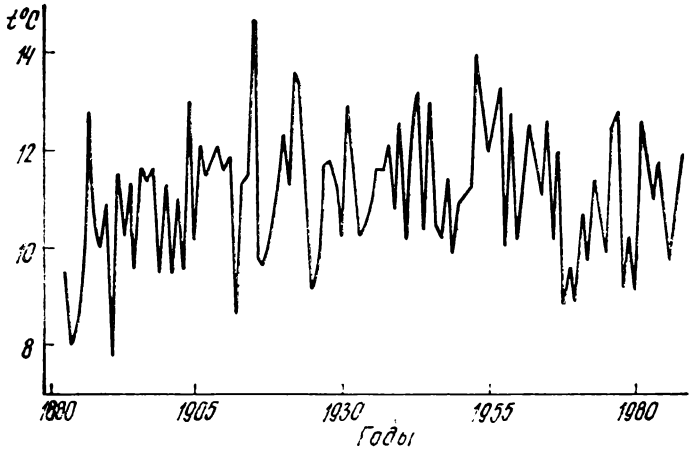


Рис. 7. Многолетняя динамика средней температуры июля

глеевые почвы. В низинах при отсутствии дренажа развиваются болотные почвы.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

По характеру растительности исследуемая территория типична для лесотундры приуральского сектора Западной Сибири и Южного Ямала (Горчаковский, Троценко, 1974; Плотников, 1984).

Наиболее подробно исследована растительность в окрестностях г. Лабытнанги (стационар Харп). Для этой территории характерны лиственничные редколесья, образованные лиственницей сибирской *Larix sibirica*. Растительный покров образован 65-ю видами лишайников (Мартин, 1974), 84-ю видами мхов (Троценко, 1974а) и 66-ю видами сосудистых растений (Троценко, 1974б).

Характерная особенность растительности стационарного участка в пойме р. Хадытаяхи — сочетание элементов тундровой и таежной ландшафтных зон. Это лесной оазис в тундре. Хадытинский биогеоценотический комплекс слагается из тундровых, лесных, луговых, болотных, а также речных и озерных биоценозов. Общую характеристику этого комплекса приводит В. В. Плотников (1984), ботанические описания отдельных ассоциаций даны Н. В. Пешковой (1977).

Тундра в среднем течении р. Хадытаяхи определяется как осоково-кустарничково-багульниковая, лишайниково-зеленомошная. В кустарниковом ярусе багульники — *Ledum palustre* и *L. decumbens*; кустарничковый ярус образуют голубика *Vaccinium uliginosum*, брусника *V. vitis-idaea*, а также водяника *Empet-*

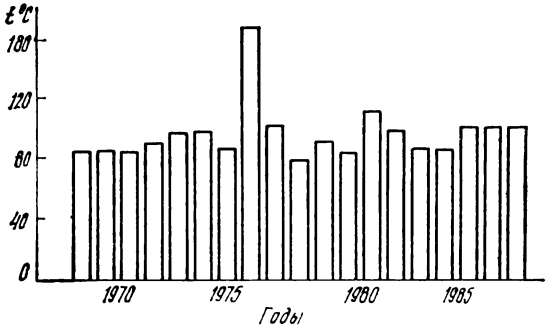


Рис. 8. Динамика суммы летних температур (за восемь декад — с последней декады июня по I декаду сентября)

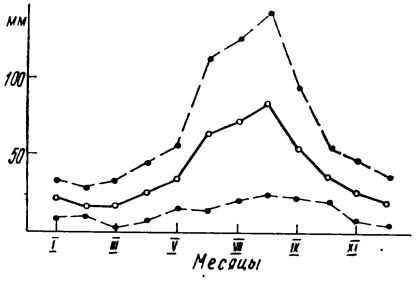


Рис. 9. Сезонная динамика количества осадков: *1* — максимальные, *2* — средние, *3* — минимальные значения

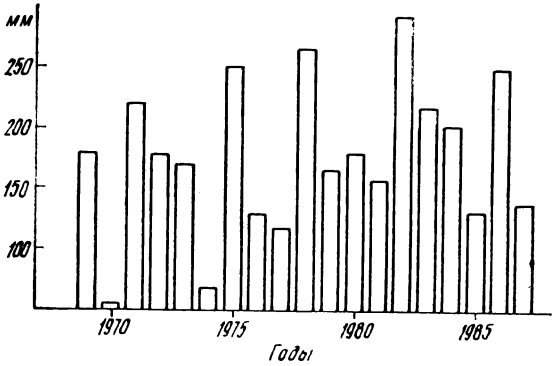


Рис. 10. Динамика среднелетнего количества осадков

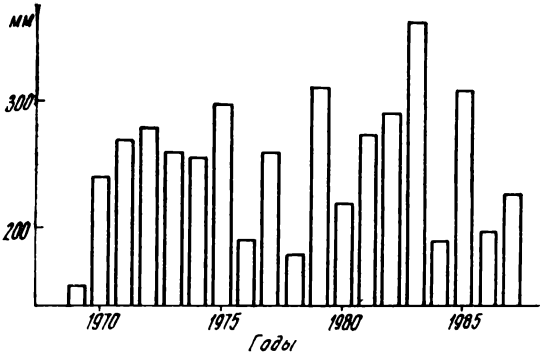


Рис. 11. Динамика среднезимнего количества осадков

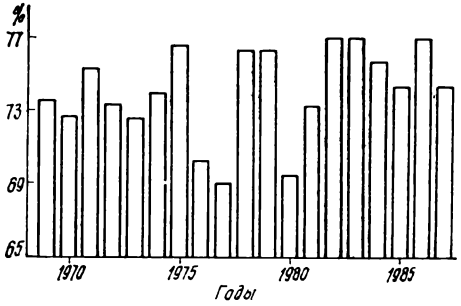


Рис. 12. Динамика относительной влажности воздуха

Рис. 13. Динамика среднелетней скорости ветра

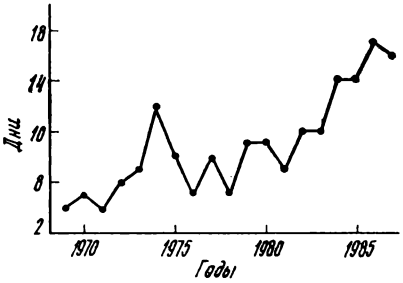


Рис. 14. Динамика безветрия

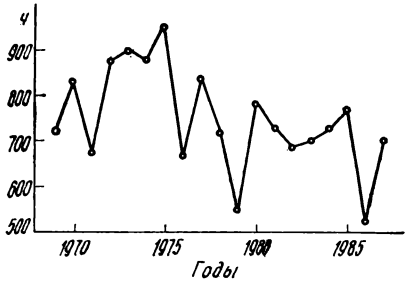


Рис. 15. Динамика продолжительности летнего солнечного сияния

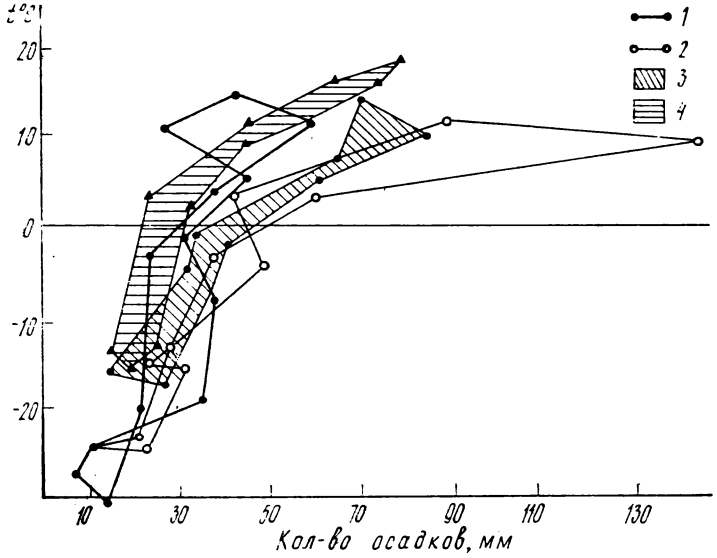
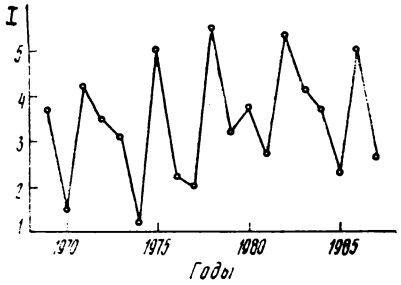


Рис. 16. Климаграммы Нижнего Приобья и Среднего Урала:
1 — 1972 г. (Салехард), *2* — 1978 г. (Салехард), *3* — среднемноголетние данные (Екатеринбург), *4* — среднемноголетние данные (Салехард)

rum nigrum, толокнянка *Arctous alpina* и морошка *Rubus chamaemorus*. В травяном ярусе — осоки *Carex globularis* и *C. hyperborea*, мытники *Pedicularis*. Моховой покров образован *Aulocomlium turgidum, Dicranum congestum, D. elongatum, Hylocomlium splende*, встречаются *Polytrichum commune, P. juniperinum, Pleurosium schreberi, Drepanocladius uncinatus, Ptilium cristacastrensis, Sphagnum balticum* и др. Лишайниковый покров представлен цетрариями *(Cetraria nivalis, C. hiascens, C. ericetorum, C. elongata)* и кладониями *(Cladonia uncialis, C. coccifera, C. mitis, C. sylvatica, C. alpestris)*. Отмечается (Пешкова, 1977), что структура тундровых фитоценозов довольно устойчива, процентное соотношение фитомассы различных группировок (древесных, травянистых, мхов и пр.) в разные годы почти не изменялось, правда, фитомасса травянистых растений наиболее изменчива.

Леса расположены в долине реки и поднимаются вверх по течению (на север) почти на 200 км. Представлены лиственничниками из лиственницы *Larix sibirica* с примесью ели *Picea obovata* и березы *Betula tortuosa*. Повсюду распространены ивы *(Salix lanatae, S. filicifolia, S. glauca)*, ольха *Alnus fruitosa*, местами отмечается черемуха *Padus racemosa*. В составе подлеска — ольха, карликовая березка *Betula nana*, смородина *Ribes hispidulum*, шиповник *Rosa acicularis*, жимолость синяя *Lonicera coerulea* и алтайская *L. altaica*, очень редко встреча-

Рис. 17. Динамика индекса аридности



ется можжевельник *Juniperus communis*. Для травостоя характерен хвощ *Equisetum arvense*, обычен вейник Лангсдорфа *Calamagroslis langsdorffii*, встречаются вероника *Veronica septentrionalis*, дягиль *Archangelica* sp., чемерица *Veratrum lobelianum*, купальница *Trollius asiaticus*, герань *Geranium albiflorum*. Из кустарничков обычны брусника, голубика, морошка, княженика *Rubus arcticus* и водяника. В моховом покрове доминируют *Politrichum commune, Pleurosium schreberi*, реже *Rhytidiadelphus triquertus, Hylocomlium proliferum*, в микропонижениях — пятна мхов *Sphagnum* sp.

Кустарниковые заросли сосредоточены в прирусловой части долины, образованы ивами (в основном ивой *Salix dasyclados*) и ольшанниками, с хвощево-злаковым разнотравьем. Везде распространены ерники-зеленомошники (*Betula nana* и *Polytrichum commune*), ивняки пушицево-осоковые (*Betula nana, Carex aquaticus, Eriophorum polystachion*) и заросли багульника.

Луговые сообщества расположены узкими полосами вдоль русла реки и стариц. Аллювиальные луга могут быть представлены монодоминантными сообществами — хвощевыми лугами (*E. arvense*), мятликовыми (*Poa alpigena*), щучковыми (*Deschampsia borealis*) или овсяницевыми (*Festuca rubra*). Наиболее распространены все же пижмово-хвощево-злаковые луга (*Tanacetum bipinnatum, Polygonum laxmannii, Erigeron* sp., *Solidago* sp., *Crepis nigrescens, Arenaria* sp., *Rumex thyrsiflorus, R. graminifolius*, хвощ *E. arvense*, злаки — *Festuca rubra, Bromus sibiricus, Deschampsia borealis, Poa alpigena, P. alpina, Calamagrostis neglectus, C. langsdorffii, Roegneria turuchanensis, Koeleria asiatica, Hierochloë odarata, Alopecurus alpinus*). Встречаются участки мелкоразнотравно-овсяницевого луга, образованного *Festuca criophila, Antennaria dioica, Parnassia palustris, Crepis nigrescens, Solidago* sp., *Campanula rotundifolia, Erigeron* sp. В глубине поймы расположены вейниково-разнотравные луга, с вейником *C. langsdorffii*, вероникой, дягилем, чемерицей, синюхой *Polemonium acutiflorum*, горцом змеиным *Polygonum bistorta*. Встречаются также бекманниевые (с *Becmannia syridacne*) и копеечниковые (с *Hedysarum arundinacea*) луга.

Болотные сообщества расположены в пойме и на плакоре, представлены травяно-сфагновыми и кустарничково-моховыми типами. В травяном ярусе — осоки (*Carex rorundata, C. limosa, C. hondorrhiza*) и пушицы. В кустарниково-кустарничковом яру-

Таблица 1

Некоторые характеристики климата исследуемого района

Параметры климата	Символы	Средние значения	Max	Min
Сумма подекадных температур за лето (за восемь декад, с III декады июня по I декаду сентября)	T_1	95,9±19,1	166,8	78,5
Максимальная средняя температура лета	T_2	15,2±1,5	18,0	12,9
Максимальная абсолютная температура лета	T_3	25,8±2,5	29,4	21,3
Минимальная средняя температура лета	T_4	6,4±1,1	9,0	4,7
Минимальная абсолютная температура лета	T_5	1,1±1,5	3,2	—1,9
Средняя температура зимы (с октября по май)	T_6	13,5±6,8	14,1	—18,4
Продолжительность безморозного периода (число дней)	D_1	81,6±16,4	127	66
Количество осадков за зиму (среднемесячные данные с октября по май, мм)	P_1	26,5±3,9	33,2	19,0
Количество осадков за лето (среднемесячные данные за июнь-август, мм)	P_2	176,9±63,6	292,8	54,9
Относительная влажность воздуха, %	M	74,1±2,5	77	69
Индекс сухости	I	3,4±1,3	5,5	1,2
Средняя температура года	T_7	—6,5±1,3	—3,9	—8,2
Сумма осадков за зиму (с октября по май)	P_3	251,1±53,5	363,4	155,3
Средняя скорость ветра летом, м/с	W_1	4,0±0,7	5,1	2,8
Число дней без ветра летом	W_2	8,9±4,0	17	4
Число дней с температурой выше 0 °С	D_2	116,1±10,0	128	89
Число дней с температурой выше 10 °С	D_3	49,1±12,9	66	15
Продолжительность солнечного сияния летом, ч	S	748,4±112,4	950	523
Средняя температура				
июня	T_8	7,4±2,4	12,4	3,5
июля	T_9	13,6±1,8	16,4	10,9
августа	T_{10}	10,9±1,7	14,9	8,3
сентября	T_{11}	5,3±1,6	7,7	2,6

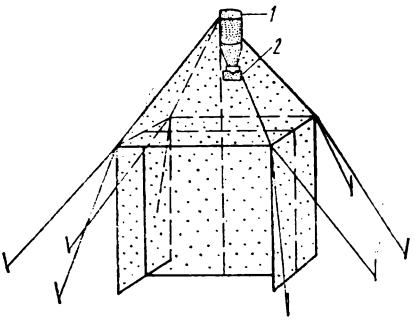
се — *Andromeda polifolia*, голубика, клюква *Oxycoccus microcarpus*, морошка и низкорослые багульники *L. palustre*, ивы *S. myrtilloides* и карликовая березка. В сильно переувлажненных местах распространены топи, связанные с постоянными или временными водоемами. Обычны хвощевые топи (с *Equisetum heleocharis*), осоковые (с *Carex aquaticus*), пушицевые (с *Eriophorum polystachion*) и редко — сабельниковые (с *Comarum palustre*) и вахтовые (с *Menianthes trifoliata*).

Глава 2
МЕТОДИКА УЧЕТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

При работе на стационарных участках использовались различные методы количественного учета. Наземных и обитающих в моховой дернине и подстилке беспозвоночных учитывали с помощью биоценометра размером 25×25 см, аналогично известной методике В. Баскиной и Г. Фридман (1928). Подобным способом часто пользуются при исследовании беспозвоночных тундры (Чернов, 1972). Квадратной рамкой биоценометра вырезалась проба моховой дернины на глубину 5—7 см. Пробы брали линейным методом, в пределах одной растительной ассоциации. Педобионты и бриобионты исследовались таким способом на трех участках: в мохово-лишайниково-осоковой тундре (участок «тундра»), в елово-лиственничной редине (участок «лес») и на вейниково-разнотравном лугу (участок «луг»). На указанных площадках учеты проводились два раза в сезон, в начале и во второй половине июля, ежегодно — с 1970 по 1988 г. В отдельные годы учитывались педобионты и в некоторых других ассоциациях. Всего за один учет разбирали 10—16 проб размером 25×25 см. Ошибка учета составляла около 25 %.

Учет насекомых в травостое и кустарниках проводился с помощью энтомологического сачка стандартного размера, с мешком из мельничного сита. Укосы проводились ежегодно, в середине июля, в период максимальной численности насекомых. За один учет (от десяти до ста взмахов сачком, в зависимости от растительности) брали от двух до десяти проб. Учет двукрылых, перепончатокрылых, мелких чешуекрылых и других летающих и подвижных насекомых проводили с помощью ловушки Малеза. Этот эффективный, на наш взгляд, метод учета был разработан достаточно давно (Malaise, 1937) и успешно применяется на Западе (Townes, 1972; Steyskal, 1981), но почти не использовался отечественными энтомологами. Только в последнее время этот метод учета начали применять и у нас (Ольшванг, 1988; Терешкин, Шляхтенок, 1989). Ловушка (наш вариант) представляла собой палатку из мельничного сита с конусной четырехскатной крышей (рис. 18). В этой палатке имеется срединная перегородка и отсутствуют две противоположные боковые стенки. Насекомые, попав под «крышу», натыкаются на пере-

Рис. 18. Схема ловушки Малеза (по Townes, 1972, с изменениями):
1 — накопитель, *2* — банка с фиксатором



городку, поднимаются вверх и попадают в накопитель, где находится банка с фиксирующей жидкостью (обычно — 70%-й этанол). С помощью ловушки Малеза удобно исследовать динамику численности очень многих видов и целых таксонов насекомых, и, конечно, ловушка очень удобна для фенологических наблюдений и фаунистических сборов. Эта методика сбора позволяет обнаружить редких, скрытноживущих и очень мелких насекомых, не учитываемых другими методами отлова. В наших сборах с 1977 г. ловушкой Малеза были отловлены очень редкие насекомые — веерокрылые (Strepsiptera). При учетах насекомых в пойме р. Хадытаяхи ловушка Малеза применялась с начала июля до конца августа в 1977—1982 и 1986—1987 гг. на вейниково-разнотравном лугу, на границе зарослей ивняков. Определялась суточная и сезонная динамика численности насекомых, точнее, динамика активности насекомых, что также является показателем динамики энтомоценоза. Для того, чтобы определить, является ли «улов» за единицу времени реальным отражением их обилия в природе, либо отражает только сте-

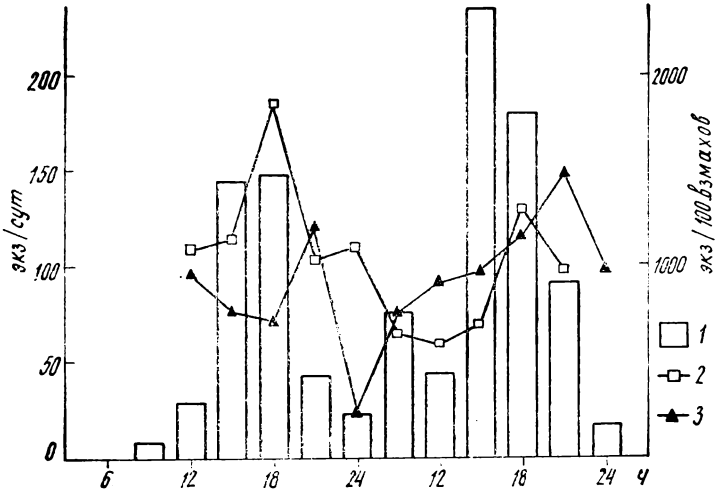


Рис. 19. Сравнительная оценка учетов насекомых методом ловушки Малеза и кошением сачком (25—26.07.81 г.):
1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением по ивам, *3* — кошением на разнотравном лугу

пень их активности, в окрестностях ловушки проводились параллельные учеты насекомых и пауков в травостое и кустарниках с помощью сачка. По результатам учетов можно заключить, что с помощью ловушки Малеза можно определять именно обилие насекомых, во всяком случае, для многих таксонов (Ольшванг, 1986) (рис. 19). Всего за сезон в ловушку попадало от 8 до 15 тыс. насекомых, примерно от 40 до 140 экз/сут.

Учет бабочек и имаго типулид проводили с помощью маршрутных учетов. Типулиды и мелкие бабочки учитывались в полосе шириной 2 м, крупные бабочки (*Rhopalocera*) — в полосе до 10 м. Длина учетного маршрута — 1 км.

Водных насекомых учитывали в 1978 г. с помощью водного биоценометра, который представлял собой металлическую трубу квадратного сечения со стороной 25 см и высотой 70 см. Его ставили в водоем и таким образом отсекали столб воды с площадью 1/16 м^2. Попавшие беспозвоночные вылавливались из биоценометра сачком. Такая методика учета широко применялась Н. В. Николаевой при исследовании личинок Culicidae в пойме р. Хадытаяхи (Николаева, Ольшванг, 1976).

Глава 3
НАСЕКОМЫЕ СЕВЕРНОГО ПРИОБЬЯ

Энтомологические исследования в Северном Приобье, на Полярном Урале и Ямале начались в начале нашего столетия. Первые сведения о составе энтомофауны региона известны из материалов исследований природы края в 1907—1908 гг. В 1907 г. экспедиция Б. М. Житкова обследовала весь полуостров Ямал, маршрут проходил по поймам рек Шучья и Хадыта. Энтомологические материалы экспедиции Б. М. Житкова обработаны А. В. Мартыновым (1910) и С. С. Четвериковым (1911). В 1908 г. на Полярном Урале работала комплексная экспедиция, организованная на средства промышленников, братьев Г. Г. и Н. Г. Кузнецовых. Руководил экспедицией О. О. Баклунд. Маршрут следования отряда проходил от Нижней Оби, от протоки Выл-Посл (где сейчас расположен г. Лабытнанги) на восток до р. Хадытаяхи, затем вверх по р. Щучья в горы Полярного Урала. В составе экспедиции был энтомолог Ф. А. Зайцев. Энтомологические материалы, обработанные специалистами, публиковались в 1910—1928 гг. (Navas, 1914; Becker, Dziedzicki, Schabl, Villeneuve, 1915; Клапалек, 1916; Кириченко, 1916; Мартынов, 1916, Караваев, 1916; Esben-Petersen, 1916; Enslin, 1919). После появления в 1927 г. публикации Е. Ф. Киселевой о кровососущих комарах Тазовской губы долгое время вообще не было сведений по насекомым Полярного Урала и севера Западной Сибири. В 1952 г. Ф. А. Зайцев, опубликовав сведения по водным жукам Полярного Урала и Южного Ямала, закончил серию публикаций по материалам экспедиции О. Баклунда. С конца 50-х годов начинается новый этап энтомологических исследований в районе Полярного Урала и Нижней Оби. Первые сообщения о составе и структуре населения почвенных беспозвоночных окрестностей г. Салехарда появляются в 1958 г. (Стебаев, 1958), по фауне комаров (Culicidae) Нижней Оби (Полякова, 1963). Систематические количественные исследования насекомых и других беспозвоночных мезофауны начались в конце 60-х годов и продолжаются в настоящее время. Первые сообщения о количестве насекомых и пауков и динамике их численности (в течении сезона) можно найти в сообщениях В. Н. Бойкова (1970), В. Ф. Сосина с соав-

торами (1970), Ю. И. Новоженова (1971), К. Н. Дьяконова и А. Ю. Ретеюма (1971).

С 1970 г. энтомологические исследования проводились на стационарных участках в нескольких точках региона: на Полярном Урале (станция Красный камень), в окрестностях г. Лабытнанги и в пойме р. Хадытаяхи на Южном Ямале. Изучение структуры населения энтомоценозов на указанных участках проводились в нескольких направлениях. Исследовали группировки насекомых-фитофагов, дендро- и тамнобионтов, консортивные связи насекомых и растений и особенности взаимоотношений «насекомые — растения» (Богачева, 1974, 1975, 1976, 1977, 1979, 1980, 1983, 1984, 1986, 1990а, 1990б; Богачева, Дубешко, 1975; Ольшванг, Янкин и 1976). Изучены структура населения кровососущих комаров и факторы, определяющие их динамику (Николаева, 1975, 1976, 1978, 1979, 1980, 1986а, 1986б, 1987, 1990). Достаточно подробно исследованы фауна и структура населения хищных жесткокрылых (Коробейников, 1980; 1984; 1987; 1991; Коробейников, Есюнин, 1984; Андреева, Еремин, 1991). Наши исследования касались вопросов фауны ряда таксонов и динамики населения отдельных — конкретных энтомоценозов в целом (Ольшванг, 1972а, 1972б, 1972в, 1974, 1976, 1978, 1980, 1984, 1986, 1990; Богачева, Ольшванг, 1977, 1978). К этому перечню работ необходимо добавить еще ряд публикаций по насекомым Полярного Предуралья и Большеземельской тундры. Это биоценотический обзор животного населения, включающий и достаточно подробные энтомологические описания В. Ю. Фридолина (1936), работы по почвообитающим беспозвоночным (Козловская, 1955) и обзоры и сообщения по стрекозам (Харитонов, 1975, 1976), чешуекрылым (Седых, 1968, 1970; Лухтанов, 1985), наездникам (Каспарян, 1975), двукрылым (Кухарчук, 1966; Виолович, 1966; Сычевская, 1979; Mohrig, Mamaev, Krivosheina, 1983; Басихин, Петрова, 1991).

На основании известных данных по насекомым Северного Приобья, Полярного Урала и Южного Ямала можно представить средний (типичный) энтомоценоз равнинной тундры Зауралья и Южного Ямала таким образом. Таксономический объем энтомоценоза — около 2000 видов беспозвоночных мезофауны. Под термином «мезофауна» понимается совокупность всех насекомых, паукообразных, *Myriapoda*, кроме ногохвосток и клещей, попадающих в понятие «микрофауна». Наиболее часто встречаются массовые, фоновые виды, образующие основу биомассы мезофауны. Среди них 50—70 видов — доминанты, с обилием 1 экз/м^2 и более. По характеру географического распространения (для тех видов, чей таксономический статус и ареал достоверно известны) около половины всех видов исследуемого региона составляют (до 40 %) северные тундровые виды, в основном гипо- и гемиаркты. Остальные — бореальные и арктогорнобореальные голаркты и транспалеаркты.

Таблица 2

Биомасса и количество видов в энтомоценозах различных растительных ассоциаций (Приобская лесотундра, стационар Харп, по данным 1970—1975 гг.) (Ольшванг, 1972, с дополнениями)

Тип растительности	Общая биомасса, г/м²	Кол-во видов	
		Всего	Доминанты
Мохово-лишайниковая тундра	0,35—0,8	110	18
Кустарничковая тундра	0,4—0,8	119	21
Ерниковая тундра	0,4—0,9	143	24
Щебнистая тундра	0,1—0,3	58	4
Луга	0,7—1,2	183	29
Заросли кустарников			
ивняки	0,7—2,3	189	44
ольха	0,5—0,6	36	14
Болота	0,2—0,4	18	6
Прибрежно-водная растительность	0,1—0,3	50	18
Елово-лиственичная редина	0,6—2,2	86	21

Среди видов, определяемых как доминанты, преобладают широко распространенные виды, составляя до 70 % фауны.

Численность членистоногих мезофауны в наземных сообществах представляет собой величину, изменяющуюся в зависимости от сезона, условий растительности и гидротермического режима от нескольких экземпляров до 2—3 тыс. на 1 м². Биомасса тоже величина, довольно сильно изменяющаяся от тех же условий, и может составлять от 100 до 2—4 г/м² и более в живом весе. Средняя биомасса членистоногих мезофауны на 1 га исследуемой территории составляет примерно 8—10 кг. До 90 % всей биомассы образуют доминантные виды. Биомасса насекомых в водоемах в десятки раз превосходит таковую на суше. Из воды с насекомыми (во время вылета имаго) выносится 1,5—2 кг живого вещества на 1 га наземных сообществ (Данилов, Ольшванг, 1976; Ольшванг, 1982).

Структура населения членистоногих мезофауны также различна в зависимости от характера и степени развития растительности.

В табл. 2 приводятся только данные по членистоногим мезофауны. Ориентировочные учеты микрофауны, клещей и ногохвосток показали, что численность коллембол в тундре представлялась величиной, изменяющейся в пределах от 300 до 11000 экз/м², а численность орибатид — от 20 до 4 экз/м². Такие представления о количественных показателях населения энтомоценозов лесотундры и южной тундры Нижнего Приобья сло-

жились на основании исследований в течение нескольких лет (1970—1975 гг.), и было даже высказано предположение об относительной стабильности количественной структуры населения (Ольшванг, 1976). Наблюдения за более длительный период показали чрезвычайную временную и пространственную изменчивость энтомоценозов. Очень существенны локальные различия в составе энтомокомплексов консорций (Богачева, 1980), когда комплексы насекомых одинаковых консорций, может быть, более различны между собой, чем комплексы в разных консорциях. Район исследования, как уже отмечалось, находится на границе ареалов арктических и бореальных видов, в гипоарктическом поясе (Чернов, 1978, Городков, 1984). Постоянно наблюдаются в регионе новые виды насекомых, не отмечаемые ранее, либо отмечается сильное увеличение численности ранее немногочисленных видов. С другой стороны, ряд видов, отмеченных исследователями в начале века, не удавалось обнаружить даже при специальных поисках (Богачева, Ольшванг, 1978). Как правило, чаще в лесотундру, гипоарктику, регулярно проникают лесные виды. В теплые летние сезоны 1976—1977 гг., впервые с 1970 г., были обнаружены в регионе жуки-листоеды *Melasoma saliceti* Wse. и *M. lapponica* L., трубковерт *Deporaus betulae* L., из бабочек крапивница *Aglais urticae* L., траурница *Nymphalis antiopa* L., бражник *Celerio gallii* Rott. Факты появления в исследуемых энтомоценозах приводятся ниже. Такие флуктуации численности происходят постоянно. Становится понятным, почему 40—50 лет назад квалифицированные исследователи не отметили в данном регионе ряд массовых ныне видов, которых просто невозможно не заметить. Расширение (время от времени) ареалов ряда лесных, бореальных, видов и широко распространенных мигрантов, наложение на этот процесс разногодичной динамики численности местных тундровых видов дают динамичную картину изменчивости энтомоценозов гипоарктики. Для оценки этих процессов необходим мониторинг энтомоценозов, который и проводился в последние годы энтомологами Института экологии растений и животных.

Глава 4
НАСЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ КОНКРЕТНОЙ ФАУНЫ ЮЖНОГО ЯМАЛА

В данном обзоре рассматривается видовой состав населения насекомых на стационарном участке Южного Ямала, т. е. конкретная, локальная фауна. Недостаточная систематическая изученность ряда таксонов не позволяет точно определить видовое разнообразие даже такого, сравнительно небольшого по площади участка, поэтому ряд таксонов описан достаточно полно, по другим же имеется возможность дать только общий обзор.

Поденки *(Ephemeroptera)*

В районе исследования поденки немногочисленны и, по-видимому, не очень разнообразны в видовом отношении. Нигде не наблюдалось больших скоплений этих насекомых. Единичные находки имаго в июле-августе относились к семействам Baetidae и Leptophlebiidae. Личинки поденок (неустановленной видовой принадлежности) были обнаружены в самом крупном озере участка. В прибрежной зоне плотность личинок поденок достигала 100 личинок/м^2 (вторая половина июля, 1978 г.). Имаго и субимаго поденок регулярно отмечались в корме птенцов варакушки, овсянки-крошки при исследовании питания птенцов этих видов (Головатин и др., 1991), но почти не встречались в пробах при количественном кошении сачком или при учете с помощью ловушки Малеза. Недостаточное количество учетов в прибрежной части водоемов не позволяет дать количественную оценку этому таксону. Многие виды поденок предпочитают реки и ручьи с быстрым течением. Поденки более многочисленны и разнообразны в районе Полярного Урала, где известно их десять видов (Esben-Petersen, 1916).

Стрекозы *(Odonata)*

В районе исследования редки, но из-за крупных размеров хорошо заметны. Количественная оценка стрекоз не проводилась, отмечено пять видов: *Aeschna squamata* Müll., *Ae. arctica*

Walk. (Aeschnidae), *Somatochlora sahlbergi* Tryb. (Corduliidae), *Agrion hylas* Tryb. (Agrionidae), *Sympetrum flaveolum* L. (Libellulidae).

Веснянки *(Plecoptera)*

Для всей Субарктики отмечено 59 видов веснянок (Ulmer, 1932), для Полярного Урала известно только шесть (Клапалек, 1916). Встречаются обычно в прибрежной части озер, стариц, рек. Днем имаго сосредотачиваются в травостое у самого берега, в ночные часы концентрируются в зарослях прибрежных ив. Численность имаго при учете сачком достигала в травостое лугов и в зарослях прибрежно-водной растительности 30 экз. на 100 взмахов сачка. Все учтенные таким образом веснянки относились к двум видам: *Isoperla obscura* Ztt. (Perlodidae) и *Nemoura arctica* Ptrs. (Nemouridae). В ловушку Малеза попадались только *I. obscura*, не более 5 экз/сут.

Прямокрылые *(Orthoptera)*

В районах Субарктики отмечено девять видов прямокрылых (Stitz, Ramme, 1928). На исследуемом участке — два вида: полярная кобылка *Melanoplus frigidus* Boh. и короткокрылка *Podismopsis poppiusi* Mir. Оба вида встречались в тундровых ассоциациях, на мохово-осоковых участках. Численность их меняется год от года, но за время исследований не превышала нигде 1 экз/м^2. Чаще всего встречались *M. frigidus* — молодые личинки — уже в начале июля.

Равнокрылые *(Homoptera)*

К настоящему времени в регионе известно около 30 видов равнокрылых (Ольшванг, 1980).

Семейство мучнистые червецы (Pseudococcidae). Червец *Puto borealis* Borsch. описан впервые в тундре долины р. Щучья (Борхсениус, 1963). Живет на молодых побегах брусники, в моховой дернине, взрослые особи достигают в длину 5 мм, при весе до 8 мг. Численность их достигает нескольких десятков экземпляров на 1 м^2. Высокая плотность этих насекомых отмечалась только на участке в елово-лиственничном редколесье (Богачева, Ольшванг, 1976). Во второй половине июля биомасса *P. borealis* может достигать 100 мг/м^2 и более. В начале и в конце летнего сезона в учетах встречались только взрослые особи. За период наблюдений высокие численность и биомасса мучнистых червецов отмечалась в 1974 г. (58 мг/м^2 и 25 экз/м^2), 1979 (соответственно 115 и 39) и в 1982 г. (78 и 24).

Семейство ортезииды (Ortzheziidae). Таксон представлен един-

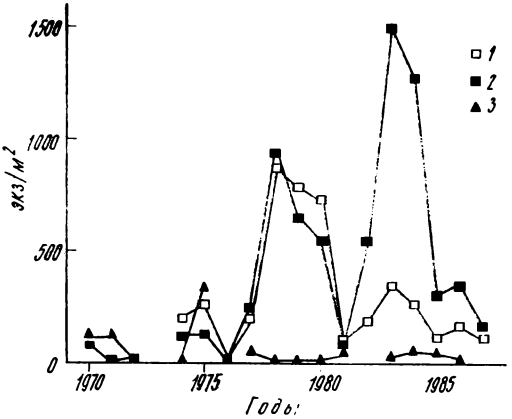


Рис. 20. Динамика численности червецов *Arctorthezia cataphracta*:
1 — редколесье, *2* — тундра, *3* — луг

ственным видом — северным пластинчатым червецом *Arctorthezia cataphracta* Shaw. Единственный представитель немногочисленного семейства, арктогорнобореальный вид, известный из многих районов высокогорий Сибири и Кавказа (Данциг, 1985). Отмечен в южных тундрах — от Полярного Урала и Южного Ямала (Ольшванг, 1984), Таймыра (Чернов, 1978) до Чукотки (Рубцова, Турчанинова, 1979). В пойме р. Хадытаяхи численность *A. cataphracta* достигала 1500 экз/м² в тундровых и лесных ассоциациях. По нашим данным, червецы живут на молодых побегах мхов *Aulocomlium turgidum*. Разногодичная изменчивость биомассы и численности северного пластинчатого червеца достаточно велика, меняется от 0,3 до 2,2 г/м² в среднем за сезон по биомассе (сырой вес), а обилие — от нескольких десятков до 2000 экз/м². На всех исследуемых участках — в мохово-осоковой тундре, в лесу и на вейниково-разнотравном лугу — до 1975 г. численность червецов составляла 100—150 экз/м², в 1975 г. поднялась до 300, а в 1982 г. достигала 2000 экз/м² (рис. 20). Все особи этого вида — партеногенетические самки, самцы неизвестны. Червец откладывает до 25 яиц (в среднем в разные годы от 7 до 22 на самку), которые носит с собой в овисаке до отрождения молодых насекомых.

A. cataphracta — самый массовый вид насекомых в районе исследования, во многом определяет общую динамику количества членистоногих в моховой дернине. Этот вид, судя по численности, очень существенный элемент в энтомоценозах южной и горной тундр. Основная его «профессия» — бриофаг, о чем, впрочем, другие авторы не упоминают, не указывая трофические связи *A. cataphracta*. Вообще биоценотические связи червецов в сообществе мало известны. Паразиты неизвестны, неясна их роль в питании хищных беспозвоночных, редко червецы потребляются птицами (известны как объект питания чечетки) (Головатин и др., 1991). Но несомненно, *A. cataphracta* — важный элемент в трансформации вещества и энергии южной тундры. Калорийность червецов относительно других насекомых достаточно велика, 1 г сухого вещества содержит 7384 кал, сы-

рая биомасса — 2510 кал. Это при том, что калорийность сухой биомассы большинства насекомых составляет 5000—6000 кал (Ольшванг, 1980б).

Семейство цикадки (Cicadellidae). Самое многочисленное в видовом отношении семейство в исследуемом районе. Наиболее заметны крупные цикадки *Batysmatophorus reuteri* Sahlb., появляющиеся раньше других видов. Живут на ивах и карликовой березке. Численность этого вида относительно стабильна (1—2 экз/м^2) и только в 1977, 1978 гг. отмечалась более высокая плотность этих цикадок. Самый обильный вид в пойме р. Хадытаяхи — *Diplocolenus limbatellus* Zett. Часто и достаточно регулярно отмечался в укосах сачком в луговых ассоциациях, учитывался и ловушкой Малеза. В июле 1978 г. обилие *D. limbatellus* было очень высоким — до 530 экз/100 взмахов сачка. В конце лета в отдельные годы (особенно в 1986, 1987 гг.), были очень обычны цикадки *Edwardsiana* sp. Остальные отмеченные виды представляют единичные находки. Это *Errasturnus ocellaris* (Fall.) (10.07.82 г., 3 экз.), *Oncopsis tristis* Zett. (15.07.86 г., 1 экз.), *Doliotettix lunulatus* (Zett.) (07.87 г., 1 экз.), *Kybos virgator* (Rib.) (12.08.86 г., 1 экз.). Все указанные цикадки — широко распространенные бореальные виды. Кроме указанных цикаделлид, в районе исследований обычны свинушки Delphacidae (*Javesella simillima* Lnv.). Общая динамика численности цикадовых показана на рис. 21.

Семейство медяницы (Psylldae). В районе исследования известны два вида. Наиболее обычна медяница Зайцева (*Psylla zaicevi* Sulc.). Другой вид — *P. palmeni* Löw. встречался довольно редко. Обилие *P. zaicevi* на ивах мохнатой и филиколистной бывает очень велико, достигает 100 экз/м^2. Дают в течение сезона два поколения. Первые нимфы появлялись уже в конце июня. К концу II декады июля медяницы исчезают, первые нимфы второй генерации встречаются в конце июля.

При благоприятных условиях возможно развитие и третьей генерации, но такое случается нечасто. Разногодичные изменения численности медяниц приводятся на рис. 22.

Семейство тли (Aphididae). Тли, обитающие в пойме р. Хадытаяхи, связаны в основном с березой и ивами. Самый массовый вид — *Euceraphis punctipennis* Ztt.— на березе извилистой. В отдельные годы на 100 взмахов сачком отлавливалось более 1500 тлей (в июле, в период лета крылатых особей).

Высокая численность наблюдалась в 1977—1978 и в 1980—1982 гг., при депрессии численности в 1979 г. На ивах в заметных количествах отмечались *Pterocomma ringdahli* Walgr. и *P. saliceti* L. Все указанные виды дают два поколения в сезон. Динамика численности тлей показана на рис. 23.

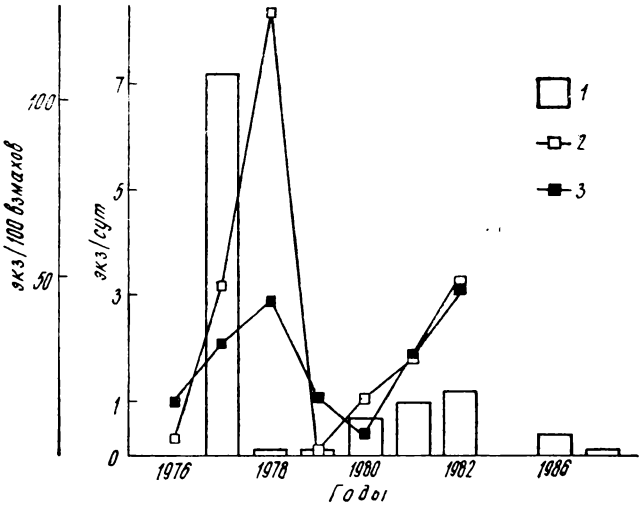


Рис. 21. Динамика численности цикадовых:

1 — цикадовые в целом (ловушкой Малеза), *2* — *Batysmatophorus reuteri* ивняк, июль; кошением сачком, *3* — *Diplocolenus limbatellus*, луг, июль; кошением сачком

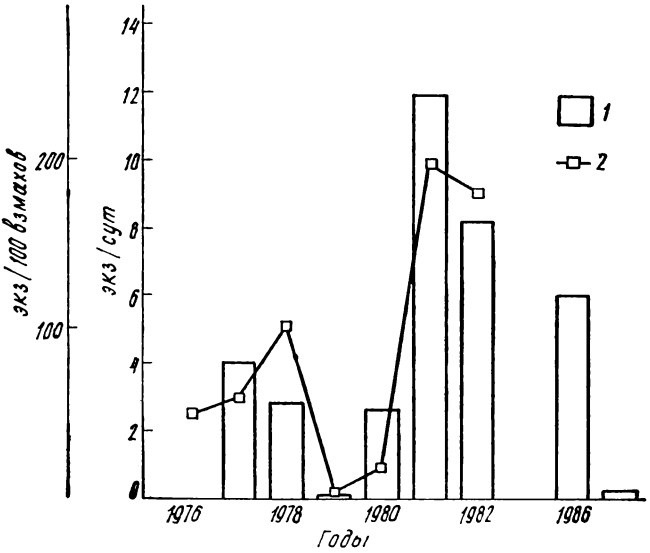


Рис. 22. Динамика численности медяниц (Psyllidae):

1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением по ивам

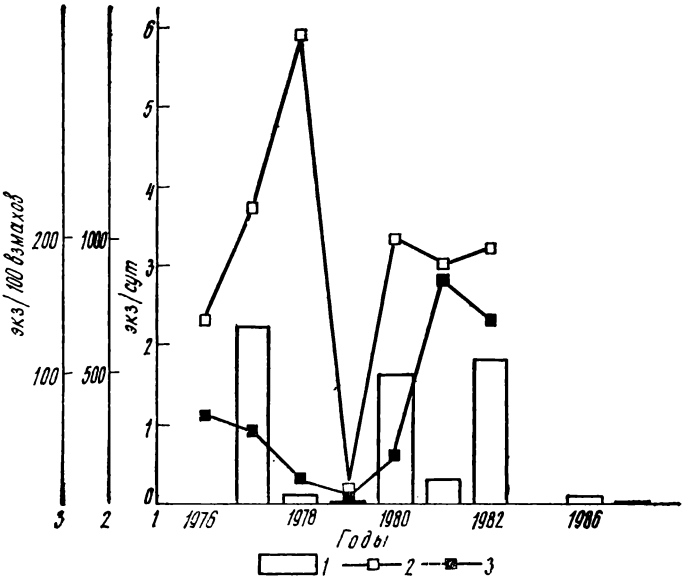


Рис. 23. Динамика численности тлей:

1 — тли в целом (ловушкой Малеза), *2* — *Pterocomma* sp., июль; кошением по ивам, *3* — *Enceraphis punctipennis*, июль; кошением по ивам

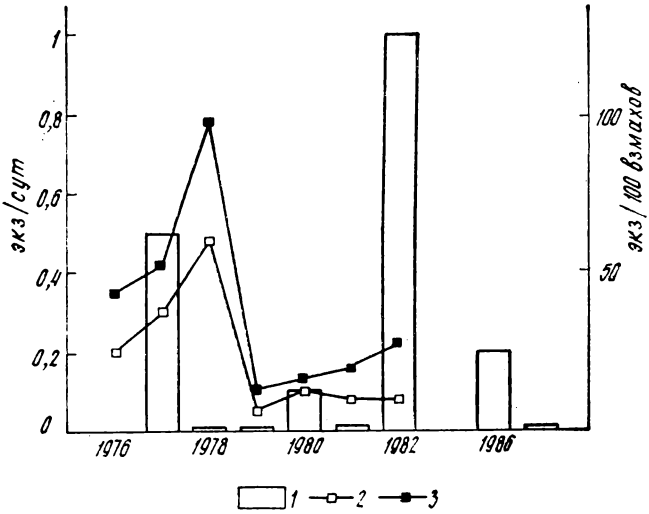


Рис. 24. Динамика численности клопов:

1 — клопы в целом (ловушкой Малеза), *2* — *Psallus* sp., июль; кошением по ивам, *3* — *Actinocoris signatus*, июль; кошением на лугу

Для всех *Homoptera* отмечался сходный тип динамики численности с депрессией после холодного лета 1978 г.

Полужесткокрылые *(Hemiptera)*

В субарктической Евразии известно 73 вида клопов, относящихся к десяти семействам (Кириченко, 1916, 1960). В районе исследования отмечено десять видов.

Семейство гребляки (Corixidae). При учете водных насекомых с помощью биоценометра отмечались гребляки *Corixa* sp. в прибрежной части озер. Обилие — 5—8 экз/м^2.

Семейство гладыши (Notonectidae). Известны единичные находки *Notonecta glauca* L. (Николаева, 1986).

Семейство Saldidae. Из сальдид отмечен только *Chiloxanthus scellatus* Curt., обычный на песчаных берегах водоемов (обилие — 0,1 экз/м^2) или на пятнах голого грунта, на склонах бугров в тундре.

Семейство Nabidae. В районе исследования известен *Dolichonabis flavomarginatus* Scholtz. Отмечен в укосах сачком на аллювиальных лугах. Обычно встречался единично, только в июле 1976 г. было отмечено крупное скопление этих клопов на вейниково-овсяницевом лугу, когда было зафиксировано до 100 экз/м^2.

Семейство слепняки (Miridae). Слепняки составляют основу гемиптерофауны района исследований. Самые обычные виды в древесно-кустарниковом ярусе, на ивах и березах — *Psallus aethiops* Ztt. (более 1 экз/м^2), реже встречаются *P. betuleti* Fall. и *Calocoris samojedorum* J. Sahlb. В разнотравных ассоциациях обычны *Labops sahlbergi* Fall. Отмечались также *Euriopicoris nitidus* M.-D. и *Actinocoris signatus* Reut. Общая картина изменения численности клопов по годам сходна с динамикой численности тлей, такая же депрессия численности после холодного лета 1978 г. и подъем в 1980—1982 гг. (рис. 24).

Трипсы *(Thysanoptera)*

В. Рихтер (Richter, 1928) для фауны Субарктики указывает 25 видов трипсов. Обитающие в районе исследований трипсы относятся к Thrypidae (ближе не определены). Трипсы очень многочисленны на ивах *S. lanatae*. В начале июля на побегах ивы мохнатой длиной до 5 см находилось более 100 трипсов, хотя в среднем эти величины менее значительны: 2 экз/побег в 1977 и 0,7 в 1978 г. Большое количество трипсов наблюдалось в конце июля — начале августа на цветах, особенно на соцветии дягиля, где на одном растении могло находиться несколько тысяч трипсов. Характер разногодичной динамики численности трипсов такой же, как у тлей и клопов (рис. 25).

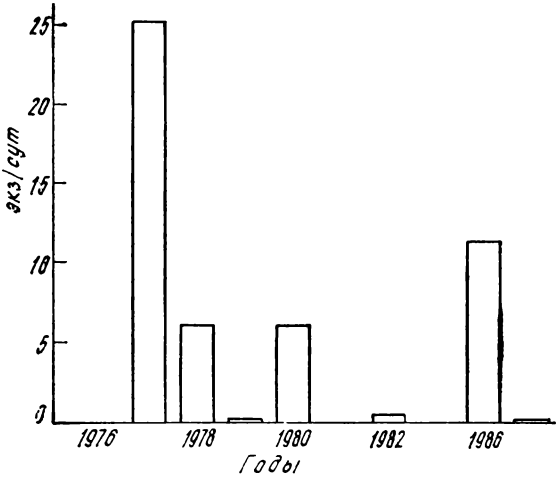


Рис. 25. Динамика численности трипсов (ловушкой Малеза)

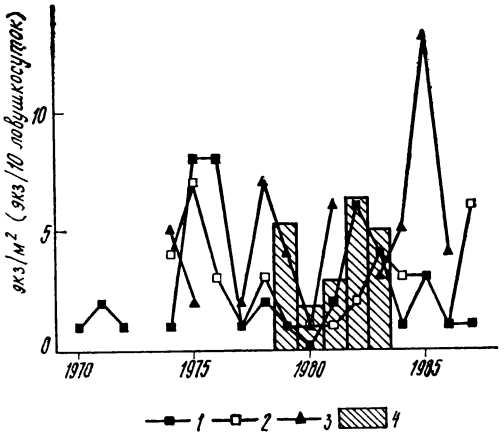


Рис. 26. Динамика численности жужелиц:

Жужелицы (*imago*) в целом (биоценометром), экз/м²: *1* — тундра, *2* — редколесье, *3* — луг; *4* — *Carabus henningi*, экз/10 ловушко-суток

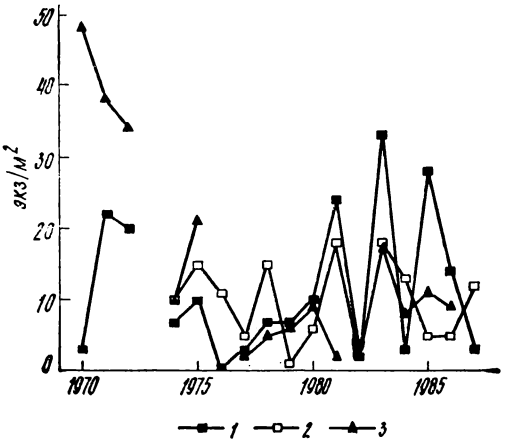


Рис. 27. Динамика численности стафилинид:

1 — тундра, *2* — редколесье, *3* — луг

Жесткокрылые *(Coleoptera)*

Жуки Севера изучены лучше других таксонов насекомых. К 1910 г. было известно 627 видов жуков в циркумполярном регионе (*Poppius*, 1910), и этот список постоянно пополняется (например, Медведев, Чернов, 1969; Хрулева, 1987), хотя обобщающих сводок пока нет. Отдельные региональные колеоптерофауны насчитывают, вероятно, от 200 видов в южной тундре и лесотундре (Ольшванг, 1978) до 50 на севере тундровой зоны (Хрулева, 1987).

Семейство жужелицы (Carabidae). В пойме р. Хадытаяхи фауна жужелиц известна достаточно подробно. По данным Ю. И. Коробейникова (1987), здесь обитают 64 вида, а всего на Южном Ямале, от Полярного Урала до р. Юрюбей, отмечено 103 вида (Андреева, Еремин, 1991). Доминируют 17 видов, составляющих до 98 % всех жужелиц по обилию особей. Состав фоновых видов жужелиц в районе исследований в различных биотопах показан в табл. 3. Численность жужелиц, судя по приведенным данным (Коробейников, 1987), такова, что в среднем в течение пяти дней в банку-ловушку (диаметр отверстия 7 см) попадало 1—4 экз. жуков.

Наибольшее видовое разнообразие отмечалось в луговых ассоциациях. Наши исследования численности жужелиц на песчаной косе и аллювиальном хвощево-злаковом лугу также показали высокую численность Carabidae в этих биотопах (табл. 4). Общая численность жужелиц менялась в тундре от менее чем 1 экз/м^2 (1980, 1986 гг.) до 13 экз/м^2 (1985 г.). Самая высокая биомасса жужелиц за период исследований отмечена на лугу в 1985 г. (223 мг/м^2). Динамика численности жужелиц в разные сезоны показана на рис. 26. Только мелкие виды достигали обилия в 1 экз/м^2 и более. В тундровых ассоциациях к таким видам относились *Diachila polita*, *Pterostichus vermiculosus*, виды подрода *Cryobius*. В лесной ассоциации с обилием больше, чем 1 экз/м^2, встречались *Pterostichus montanus* и *P. brevicornis*, на лугу — *Curtonotus alpinus* и *Calathus melanocephalus*.

Отмечались подъемы численности жужелиц в 1975—1976, в 1978, 1981 и в 1984—1986 гг., хотя динамика и биомассы, и численности в различных биотопах не была сходной. Сравнивая учеты, проведенные с помощью биоценометра и с помощью банок-ловушек, отметим, что оба способа отражают динамику численности жуков (см. рис. 26). Средняя численность при учете биоценометром (за пять лет, 1978—1982 гг.) была на лугу 4 экз/м^2, в тундре — 2,2 и редколесье — 1,6 экз/м^2; при учете с помощью ловушек в тех же ассоциациях соответственно 0,8, 0,2 и 0,2 экз/сут. Жужелицы — относительно долгоживущие насекомые, и их жизненный цикл не ограничивается одним годом, как у большинства насекомых. На-

Таблица 3

Видовой состав и биотопическое распределение жужелиц в пойме р. Хадытаяхи (по Коробейникову, 1987), экз/сут

Вид	Редколесье	Ивняк	Луга	Тундра	
				ерниковая	моховая
Carabus henningi F.-W.	0,01	0,01	0,33	—	0,01
C. odoratus Motsch. . .	—	—	—	—	0,01
C. truncaticollis Esch.	—	—	—	0,02	0,04
Pelophila borealis Pk.	—	0,02	—	0,38	0,01
Diachila polita Gyll. . .	0,07	0,01	—	—	0,01
Elaphrus lapponicus Gyll.	—	—	—	—	0,02
Patrobus septentrionis Dej.	0,02	0,05	—	0,06	0,03
Pterostochus montanus Motsch.	0,04	0,07	—	0,03	0,01
P. dilutipes Motsch. . .	—	—	0,33	—	—
P. vermiculosus Men.	—	—	—	—	0,02
P. brevicornis Kby. . .	0,01	0,01	—	0,01	0,01
P. haematopus Kby. . .	—	—	—	0,03	—
P. pinguedineus Esch.	—	—	—	—	0,01
Calathus melanocephalus L.	—	—	0,03	—	—
Amara brunnea Gyll. . .	0,02	0,02	0,06	0,02	—
Curtonotus alpinus F.	—	—	0,03	0,03	—
Уловистость общая . .	0,2	0,2	0,8	0,6	0,2
Уловистость массовых видов	0,17	0,17	0,75	0,58	0,18
Число видов в биотопе	14	27	26	23	22
Число видов с обилием более чем 2 % от общего кол-ва экз.	6	7	5	8	11

Таблица 4

Динамическая плотность жужелиц в прибрежной части аллювиального луга (учет с помощью ловчих канавок, июль 1981 г.), экз/сут

Вид	Песчаная коса	Хвощево-злаковый луг
Pterostichus montanus Mosch.	0,02	0,2
Amara brunnea Gyll.	0,2	0,55
A. erratica Duft.	0,3	0,02
Curtonotus alpinus F.	0,1	0,2
Agonum dolens C. Sahlb. . . .	—	0,02
Bembidium velox L.	—	0,2
B. sp.	1,1	—
B. sp.	1,7	—
Nebria gyllenhali Schoënh. . .	—	0,08
Всего	3,42	1,25

Таблица 5

Зоогеографические группировки жужелиц в различных биотопах поймы р. Хадытаяхи (средние данные за пять лет, 1978—1982 гг., расчет по данным Ю. И. Коробейникова, 1987), %

Группировки	Лес		Ивняк		Луга		Тундра			
							ерниковая		моховая	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Тундровые	6	17	6	28	4	20	16	50	55	46
Арктогорнобореальные	29	33	41	14	84	40	5	13	17	27
Бореальные лесные . .	65	50	53	58	12	40	79	37	28	27

Примечание. 1 — численность, 2 — число видов.

пример, показано (Kaufman, 1971), что жизнедеятельность *Pterostichus brevicornis* на Аляске продолжается от 14 до 36 мес. В районе наших исследований также установлена для видов рода *Carabus* продолжительность жизни до четырех лет (Коробейников, 1980). Активность жуков начинается весной довольно рано, еще под снегом, зимовать жужелицы могут в разных стадиях развития. Поэтому динамика численности жужелиц может определяться и условиями зимовки, и запасом личинок и имаго в прошлые сезоны. Карабидофауна Хадытинского района слагается из представителей нескольких зоогеографических групп, и в различных биотопах эти группировки отличны и по видовому составу, и по численности (табл. 5). Соотношение представителей различных группировок в одном и том же биотопе меняется год от года. Так, в 1981 г., в год высокой численности жужелиц на лугу, преобладали (по обилию) широкораспространенные лесные виды. Соотношение тундровых, горнобореальных и лесных видов было соответственно 16, 22 и 61 %.

Семейство Staphylinidae. Разнообразное, многочисленное и мало исследованное семейство жуков на Севере. Б. Поппиус (Poppius, 1910) указывает для прилегающих к Полярному Уралу районам 19 видов стафилинид. В списке К. Ф. Седых (1974) для Полярного Урала указано 11 видов. В исследованном районе установлено 19 видов. Все это мелкие жуки в основном с длиной тела 2—3 мм, обитатели мохово-лишайникового яруса. В тундровых ассоциациях наиболее обычны *Quedius fellmani* Zett., а также четыре-пять видов относящихся к роду *Atheta* (*A. arctica* Th., и др.). Остальные виды отмечались в тундре единично. Это *Euaesthetus ruficollis* Motsh., *Eu.* sp., *Eucnecosum brunnescens* J. Sahlb., *Stenus sibiricus* J. Sahlb., Oxypoda *procerula* Mnnh., *Pycnoglypta* sp.. На лугах в мохово-лишайниковом ярусе часто встречались *Olophrum boreale* Payk. Этот

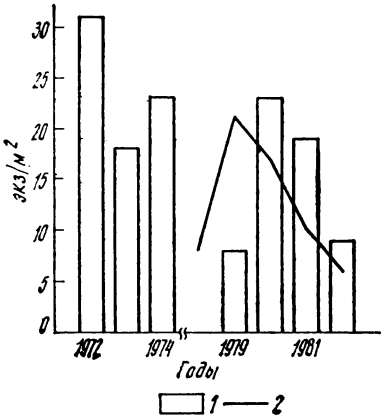


Рис. 28. Динамика численности жуков-плавунцов в водоеме:
1 — данные автора, *2* — Н. В. Николаевой (1986)

вид обычен и в травостое, отмечался при укосах сачком и попадался в ловушку Малеза, вместе с *O. rotundicolle* Sahlb. и *Quedius* sp. Разногодичная динамика численности стафилинид в разные годы в разных биотопах показана на рис. 27. В 1981 г. в тундре и в лесу отмечалось максимальное обилие стафилинид, и в это же время наблюдалась депрессия численности стафилинид на лугу. Учет с помощью банок-ловушек на аллювиальном хвощево-злаковом лугу показал их высокую численность и активность — 0,7 экз/сут.

Водные жуки Севера исследованы относительно подробно, только для Полярного Урала описано 57 видов (Зайцев, 1953).

Семейство плавунцы (Dytiscidae). В водоемах исследуемой территории отмечено десять видов плавунцов: *Dytiscus lapponicus* Gyll., *Hydroporus lapponum* Gyll., *Gaurotes arcticus* Payk., *G. luteaster* Zaitz., *Illibius angustior* Gyll., *I. subaeneus* Er., *I. guttiger* Gyll., *Corymbetes dolabratus* Pk., *C. striatus* L. По численности преобладали мелкие виды. В июле 1978 г. обилие плавунцов в прибрежной части озер составляло 8—9 экз/м^2, а плотность личинок 3—3 экз/м^2. В мелких водоемах лесных и кустарниковых ассоциаций численность мелких плавунцов (*Corymbetes*, *Illibius*) в 1972—1974 гг., по данным Н. В. Николаевой (1979, 1980, 1986), изменялась от 32 до 46 экз/м^2 (рис. 28).

Семейство плавунчики (Haliplidae). Численность плавунчиков в мелких водоемах в июле 1978 г. составляла от 1,6 до 8 экз/м^2. Собранные жуки относились к трем видам: *Haliplus lapponicus* Thoms. (доминирующий вид), *H. immaculatus* Gyll. и *Bruchus elevatus* Pz.

Семейство вертячки (Gyrinidae). Найден один вид — *Gyrinus opacus* Sahlb. Встречался редко, небольшими группами, не более 10 экз.

Семейство водолюбы (Hydrophilidae). Найден один вид — *Helophorus fennicus* Pk. Единично отмечался в мелких лужах, а также и в моховой дернине.

Семейство мертвоеды (Sylphidae). Из 12 известных на Севере жуков-мертвоедов в районе исследования найдены два. Очень обычен лапландский мертвоед, *Thanatophilus lapponi-*

cus Hbst. Несколько раз за все время исследований отмечался могильщик *Nicrophorus vespilloides* Hbst. Жуки и личинки *Th. lapponicus* питаются на различных остатках животного происхождения, на падали. По данным Ю. И. Коробейникова и С. Л. Есюнина (1984), плотность куколок лапландского мертвоеда на хорошо прогреваемых участках достигала 64 экз/м^2 (в 10—30 м от падали, где питались личинки). Показано, что численность личинок на падали не зависит от вида животного и от его размеров.

Семейство мягкотелки (Cantharidae). На Севере известно девять видов жуков-мягкотелок (Poppius, 1910). В районе исследования отмечены три вида: *Cantharis fusca* L., *Rhagonycha testacea* L. и *Podabrus lapponicus* Gyll. Наиболее заметны мягкотелки *P. lapponicus*, в годы максимального обилия численность жуков достигала 2—3 экз/100 взмахов сачка, а численность личинок достигала 1 экз/м^2. Численность остальных двух видов не превышала 1 экз/100 взмахов сачка.

Семейство коровки (Coccinellidae). Из двенадцати известных на Приобском Севере коровок (Ольшванг, 1980), в пойме р. Хадытаяхи известно шесть. Обычные виды — *Anisosticta strigata* Thnb., *Adalia frigida* Schneid. и *Hyppodamia amoena* Fald. В луговых ассоциациях высокая численность *A. strigata* была в 1977, 1978 и в 1982 гг. соответственно 10, 8 и 3 экз/100 взмахов сачка. В 1982 г. отмечалось обилие выше, чем 1 экз/100 взмахов сачка у *A. frigida*, а в 1985 — у *H. amoena*. В остальные годы наблюдений заметного увеличения численности коровок не было. Кроме того, единично встречались широко распространенные виды, такие как *Coccinella septempunctata* L., *Calvia quatuordecimguttata* L., *Adalia novemdecimguttata* L.

Семейство пилюльщики (Byrrhidae). За время исследования мечено три вида. Самый обычный вид *Byrrhus pilula* L., характерный обитатель моховой дернины, обычен в лесных и кустарниковых ассоциациях. Численность личинок *B. pilula* на лесном участке в отдельные годы составляла 1—3 экз/м^2 (1974, 1976, 1979, 1981, 1984, 1986, 1987 гг.). В остальные годы численность пилюльщиков была более низкой либо их вообще не удавалось обнаружить. При учете с помощью банок-ловушек на аллювиальном лугу (1981 г.) количество отловленных *B. pilula* не превышала 0,1 экз/ловушку в сутки.

Семейств кожееды (Dermestidae). Из кожеедов отмечен один вид, *Necrobia violacea* L. Редок, встречался на падали вместе с мертвоедами.

Семейство блестянки (Nitidulidae). На исследуемом участке обнаружено два вида. Блестянка *Nitidula bipunctata* L. регулярно отмечалась на падали. Другой вид, *Ipidia quadrimaculata* L., отмечен однажды с помощью ловушки Малеза (29.07.79 г.).

Семейство Lathridiidae. Очень мелкие и не исследованные на Севере жуки. В моховой дернине довольно обычными были *Lathridius* sp., их численность превышала 1 экз/м^2 в 1974, 1975, 1980, 1984, 1985 и 1987 гг.

Семейство Cryptophagidae. Скрытноеды отлавливались только ловушкой Малеза. В июле 1978 г. в среднем отлавливали 1 экз/сут (вид неизвестен), в остальные сезоны скрытноеды встречались значительно реже, в среднем 0,1 экз/сут. В августе 1986 г. отмечен 1 экз. *Antherophagus* sp.

Семейство щелкуны (Elateridae). В исследуемом районе известно четыре вида. Обычный массовый вид — *Hypnoidus rivularis* Gyll. Численность его в моховой дернине в тундре и в лесу в 1975—1978 и 1981—1982 составляла 1—3 экз/м^2. В банках-ловушках H. *rivularis* отмечался в 1981 г. с частотой 0,1 экз/ловушку в сутки. Другие, относительно крупные виды щелкунов — более 10 мм в длину, отмечались редко. Это *Selatosomus rugosus* Gemn., *S. aeneus* L., *Harminius undulatus* Deg.

Семейство златки (Buprestidae). Златки встречались всего несколько раз и только на деревянных строениях фактории Хадыта и относились к *Melanophila acuminata* L.

Семейство пластинчатоусые (Scarabaeidae). Известен один вид — *Psammoporus sabuleti* Pk. Обычен на песчаных обнажениях, на берегах. На аллювиальных лугах в банках-ловушках отмечался с частотой 0,2 экз/ловушку в сутки (1981 г.).

Семейство усачи (Cerambycidae). В районе исследования известно семь видов. Как и многие отмеченные виды (щелкуны, златки и т. п.), это лесные виды на северной границе ареала. Регулярно встречались несколько видов. Это *Acmaeops smaragdula* F., *A. pratensis* L. и *Judolia sexmaculata* L., часто отмечавшиеся на цветах шиповника и соцветиях дягиля. Реже (не каждый сезон) встречались *Evodinus interrogationis* L. на цветах купальницы. Численность этих видов никогда не превышала 0,01 экз/м^2.

Семейство листоеды Chrysomelidae. В районе Полярного Урала и Приобской лесотундры известно 24 вида листоедов. В пойме р. Хадытаяхи найдено 15 видов, из них только три были массовыми (численность была выше чем 1 экз/м^2). Обычный бореальный широко распространенный вид *Gonioctena pallida* L.— наиболее массовый вид, обилие его на ивах *Salix lanata* и *S. filicifolia* достигала 20 экз/м^2. Жуки появляются в начале развертывания листьев. У этого вида характерно яйцеживорождение, самка рождает сразу личинок первого возраста (Богачева, Дубешко, 1975). К концу июля личинки окукливаются в подстилке, вылупившиеся в конце июля — в августе жуки обычно не покидают подстилку до весны. С 1976 по 1982 г. численность имаго изменялась от сезона к сезону в несколько раз, самая высокая численность отмечалась в 1978 г. (рис. 29). *Phratora polaris* Scneid. также очень обычный вид

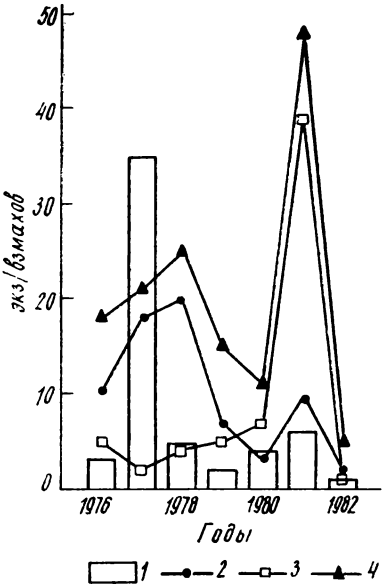
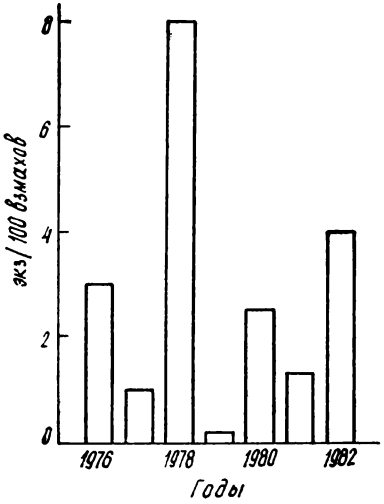


Рис. 29. Динамика численности жуков-листоедов (июль):

1 — *Chrysolina graminis*, на лугу, *2* — *Gonioctena pallida* на ивах, *3* — *Phratora polaris*, на ивах, *4* — листоеды в целом, на ивах



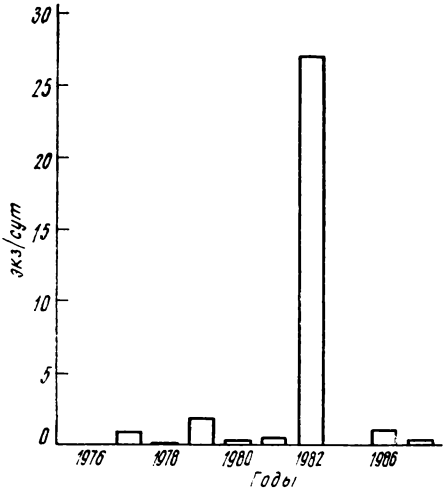


Рис. 30. Динамика численности жуков-слоников на лугу

Рис. 31. Динамика численности ручейников (ловушкой Малеза)

листоедов на ивах и карликовой березке, характерен для арктических районов Евразии. Этот вид был очень многочисленным в 1981 г., когда доминировал среди всех жесткокрылых (см. рис. 29). Самый крупный представитель семейства в районе исследований — *Chrysolina graminis* L., обычный по всей умеренной Палеарктике, самый обычный и заметный жук в травостое лугов. Жуки живут на пижме, кладки яиц находили и на иве. Зимуют имаго в моховой дернине луга, легко переживают регулярные весенние затопления пойменных лугов. Численность *Ch. graminis* может быть довольно высокой (см. рис. 29). Остальные виды хризомелид в районе исследования встречались редко. Это высокоширотный вид *Chrysolina septentrionalis* Men., восточнопалеарктический бореомонтанный *Cryptocephalus krutovskyi* Gelb. и широко распространенные бореальные виды *Gonioctena viminalis* L., *Chrysolina marginata* L., *Ch. staphylea* L., *Chrysomela collaris* L.,) *Ch. lapponica* L., *Ch. saliceti* F., *Cercinops caraganae* Gelb., *Phyllotreta undulata* L.

Семейство долгоносики (Curculionidae). В районе Полярного Урала и Южного Ямала известно 33 вида слоников (Ольшванг, Богачева, 1990). В пойме р. Хадытаяхи отмечено 15. Обилие слоников значительно ниже, чем обилие листоедов, и только несколько мелких видов в отдельные годы достигали численности 1 экз/м^2. В 1972 и 1976 гг. такая численность наблюдалась у *Ottiorrhynchus dubius* Strom. В 1974 и 1981 гг. на прибрежных ивах небольшими очагами отмечался *Chlorophanus viridis* L. В 1979 г. в подстилке ивняков чаще, чем 1 экз/м^2 встречались личинки *Lepyrus arcticus* Pk. Такого же обилия достигали в 1972, 1974, 1981, 1983 и 1987 гг. *Notaris aethiops* F. Высокая численность отмечалась у карпофага *Dorytomus imbecillus* Fst., личинки которого питаются сережками ив. Учет, проведенный на иве *Salix lanata* (с 25.06 по 5.07.78 г.) показал, что личинками *D. imbecillus* было заселено более 60 % мужских и 16 % женских сережек ивы мохнатой. При этом (в пересчете на площадь ивняков) на женских растениях насчитывалось 4,2 личинки на 1 м^2, а на мужских — 24,6. Общая динамика численности слоников представлена на рис. 30. На лугах высокая численность слоников наблюдалась в 1978 г. (до 9 экз/100 взмахов сачка), в основном это были *Gryphus equiseti* F. Остальные виды встречались редко и единично. Это *Dactylotus globosus* Gelb., *Lepyrus nordenskioldi* Fst., *Hylobius albosparsus* Boh., *Trichalophus macklini* Fst., *Phytonomus elongatus* Pk., *Coeliodes nigritarsis* Hartw., *Notaris bimaculatus* F., *Rhynchaenus popili* F.

Сетчатокрылые *(Neuroptera)*

В субарктических районах отмечены два вида сетчатокрылых (Stitz, 1928). В районе исследований отмечен один вид, *Boreomyia nervosa* Fabr. (Hemerobiidae). Эти насекомые до-

вольно редки, отмечаются обычно на ивах и березах, реже на елях. Численность более чем 0,1 экз/сут (при учете с помощью ловушки Малеза) отмечалась только три раза за все время наблюдений: в 1977 (0,6 экз/сут), 1980 (0,3) и 1986 (0,1).

Вислокрылые *(Megaloptera)*

В районе исследований обитает один вид — вислокрылка *Sialis lutaria* L. (Sialidae). Численность невелика, до 1—2 экз/100 взмахов сачка в зарослях прибрежно-водной растительности, или менее чем 0,1 экз/сут (ловушка Малеза).

Ручейники *(Trichoptera)*

В фауне Севера известно 170 видов ручейников (Ulmer, 1932). На Полярном Урале и Южном Ямале описано 36 видов из восьми семейств (Мартынов, 1910, 1916). Специальных исследований видового состава ручейников не проводилось, учитывалась только численность ручейников в целом. Данные по таксономической структуре населения ручейников исследуемого района имеются у А. В. Мартынова, в сборах которого (1908 г.) Хадыта отмечена как точка сбора. Из фриганеид (Phryganeidae) — *Phrygaena obsoletana* Hag., и отмеченный в 1978—1981 гг. *Agripina pagetana* L., из лимнофилид (Limnophilidae) — *Limnophilus nigriceps* Zett., *L. picturatus* Mcl., *L. scalenus* Web., *L. trimaculatus* Zett., *Asynarchus interatus* Mcl., отмечены в наших сборах и *Asynarchus interatus* Mcl., *Chaetopterygopsis mclachlani* Maert. Список этот, конечно, весьма неполный.

Количество личинок ручейников определялось Н. В. Николаевой (1980) в мелких водоемах прирусловой части р. Хадытаяхи под пологом лесной растительности. Численность личинок в 1972 г. составляла 38 экз/м^2 водоема, 1973 — 19, 1974 — 13. Проведенный нами в 1978 г. учет личинок ручейников показал, что в прибрежной части озер биомасса личинок ручейников составляла 790 мг/м^2, обилие — 10 экз/м^2. Разногодичная динамика численности имаго ручейников определялась с помощью ловушки Малеза (рис. 31). Самая высокая численность — 27 экз/сут — отмечалась в конце июля 1982 г. Лёт имаго начинался в последней декаде июля и продолжался до конца августа.

Чешуекрылые *(Lepidoptera)*

Для всего циркумполярного региона известно 683 вида бабочек (Pagenstecher, 1901). В настоящее время этот список значительно пополнен по отдельным региональным фаунам Севера.

В районе Полярного Урала и Южного Ямала известно 192 вида бабочек (Четвериков, 1911; Кузнецов, 1925; Седых, 1968, 1974, 1977; Ольшванг, 1976, 1979, 1980; Лухтанов, 1983; Коршунов и др., 1985). В пойме р. Хадытаяхи отмечено 85 видов.

Семейство тонкопряды (Hepialidae). Один вид — *Koscheltellus fuscoargentatus* (Btl.) встречен 28.07.77 г. (1 экз.) и 23.08.82 г. (2 экз.), отлавливали ловушкой Малеза. Ранее для данного района был указан как *Hepialus uralensis* Gr.-Gr. Ольшванг, 1980). Гусеницы *K. fuscoargentatus* находили на корнях горца змеиного (в июле 1982 и 1986 гг.).

Семейство стеклянницы (Sesiidae). Встречается один вид, *Aegeria polaris* Stgr. Имаго отмечались единично на соцветиях дягиля (в июле 1978, 1982, 1985 и 1988 гг.); 1 экз. отловлен ловушкой Малеза (11.07.82 г.). Гусеницы не были обнаружены.

Семейство листовертки (Tortricidae). На Полярном Урале и Южном Ямале известен 21 вид листоверток, из них 14 найдены в районе исследования. Большинство видов — широко распространенные бореальные транспалеаркты, лишь только два — арктогорнобореальные виды (табл. 6).

Динамика численности листоверток в разные годы показаны на рис. 32, 33. Отметим, что изменения численности бореальных видов выражены резче, чем у не бореальных. Почти все виды отмечались в тундре, в луговых биотопах встречались преимущественно *E. osseana*. Наибольшее видовое разнообразие листоверток наблюдалось в 1977 г., лёт бабочек проходил обычно с 15 по 30 июля, массовый лёт — с 20 по 25 июля, во второй половине дня. Большинство видов листоверток трофически связано с ивами. Гусеницы *Epinotia gimmerthaliana* были найдены на голубике.

Кроме листоверток, группу так называемых *Microlepidoptera* в исследуемом районе представляет еще ряд видов из следующих семейств:

Семейство длинноусые моли (Adelidae). Отмечен один вид — *Adela esmarkella* Wck. Бабочки найдены на ивах в июле 1978 и 1986 гг.

Семейство Momphidae, 1 экз. *Mompha* sp. отмечен в ловушке Малеза (22.07.77 г.).

Семейство Gracillariidae, 1 экз. *Lithocolletis* sp. отмечен в ловушке Малеза (19.07.78 г.).

Семейство Plutellidae. Капустная моль *Plutella maculipennis* L. отмечена в ловушке Малеза (4.07.78 г.).

Семейство Gelechiidae, 1 экз. *Chionodes* sp. найден в ерниковой тундре (19.07.89 г.).

Семейство Epermeniidae. Один вид — *Epermenia fulvigutella* Zett., часто отмечался в июле в луговых ассоциациях. Гусеницы этого вида питаются плодами дягиля.

Таблица 6

Листовертки поймы р. Хадытаяхи и сезонная динамика их лёта по декадам

Вид	Тип ареала	Июль			Август		
		I	II	III	I	II	III
Sparagnotis praecana Ztt.	ПАгБ	+	+	+			
Eulia ministrana L.	ГБ		+	+	+	+	+
* *Eana osseana* Sc.	ГБ		+	+	+		
Lozotaenia forsteana F.	ПБ		+				
* *Clepsis moeschleriana* Wck.	ГБ		+	+	+		
* *Phiaris turfosana* H.-S.	ПБ	+	+	+			
* *Ph. obsoletana* Ztt.	ПАгБ		+	+	+		
Syricoris lacunana D. et Schiff.	ПБ			+	+		
* *Apotomis infida* Hem.	ПБ		+	+	+		
Ancylis geminana Den.	ПБ			+			
* *Epinotia gimmerthaliana* Ztt.	ПБ		+	+	+		
Eucosma guentheri Thgstr.	ПБ	+	+	+			
* *Dichrorampha sedatana* Busck.	ПБ		+	+			
* *Tia enervana* Ersch.	вГБ		+	+			
Всего		3	12	13	7	1	1

Примечание. Здесь и далее: использовали обобщения типов ареалов, предложенных К. Б. Городковым (1984). Учитывались широтная, долготная и высотная составляющие ареала. Невозможность во многих случаях конкретизировать тип ареала вынуждает приводить обобщенные типы ареалов. Из долготной составляющей разделение проведено на голарктический и палеарктический типы. В галоарктическом типе ареалов рассматриваются собственно голарктические (циркумареалы), в таблицах обозначается символом (Г), и восточно-голарктические (вГ) ареалы (сибирско-американские). Палеарктический тип ареала (П) включает в себя транспалеарктические, трансевразийские и амфиевразийские ареалы, дальнейшее подразделение идет лишь до западно-палеарктических (зП), включая европейские и евросибирские ареалы, и восточно-палеарктических ареалов (вП), включающих сибирские и дальневосточные ареалы. В широтной составляющей ареалы в данной работе выделяются арктический (А) и бореальный (Б) типы. Высотная составляющая отмечается как горный тип ареала (г). Обозначением «гА» отмечается арктомонтанный (арктоальпийский) тип ареала, а «гБ» — бореомонтанный (гипоарктосубальпийские и собственно бореомонтанные типы ареалов). Символом К обозначается космополитический ареал. Неустановленный тип ареала отмечался знаком «?» Исходя из сказанного, обозначение ПАгБ следует читать как «палеарктический, арктогорнобореальный (арктобореомонтанный)», а, например, ГАгБ как «голарктический, арктогорнобореальный».

* Доминанты.

Семейство Argyrestidae. Один вид — *Argyrestis* sp. (10.07.86 г.)

Семейство Oecophoridae. Найден один вид — *Agonopteryx conterminella* Zett. Бабочка выведена из куколки (20.07.85 г.), гусеница была найдена на иве мохнатой.

Все названные виды — малочисленные или с очень локаль-

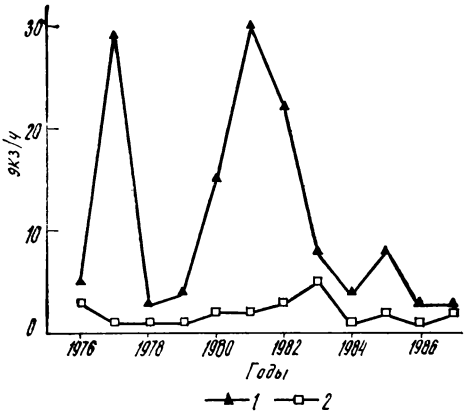


Рис. 32. Динамика численности чешуекрылых (листовертки): *1* — бореальные, *2* — арктогорнобореальные виды

ным распространением, или с очень коротким периодом лета бабочки.

Семейство пальцекрылки (Pterophoridae). Известно в районе исследования четыре вида. Самый обычный из них, встречающийся ежегодно — *Ptatyptilia calodactyla* Den., Schiff. (*P. zetterstedti* Zett). Остальные виды встречались редко: *Mariana sibirica* Zag. (в июле 1977 г.— 2 экз., июле 1978 г.— 1 экз.); *Stenoptilia borealis* Wck. (25.07.85 г., 1 экз); *Leiophilus distinctus* H.-S. (21.07.85 г., 1 экз.)

Семейство огневки (Pyraustidae). Огневки в районе исследования были редки. Отмечены два вида *Udea inquinatalis* Zett. (6.07.82 г., 2 экз.), и *Pyrausta purpuralis* L. (4.07.85 г., 1 экз.).

Семейство огневки-травянки (Crambidae). В июле 1972 г. найдена одна бабочка *Pediasis* sp.

Семейство пяденицы (Geometridae). В регионе известно 42 вида пядениц. Из них в районе исследования найдено 17 (табл. 7). Почти все виды имеют широкое голарктическое или транспалеарктическое распространение. Ежегодно при учетах на маршруте отмечались от четырех до 12 видов. Среди доминантов преобладают бореальные лесные виды. Из тундровых видов доминирует только один. Динамика численности пядениц (по учетам имаго) показана на рис. 34. Отметим, что разногодичные изменения численности тундровых и лесных пядениц были несинхронные.

Семейство совки (Noctuidae). Найдено девять видов из 21, известных для данного региона. Все виды достаточно редки, неохотно летают и, как правило, кроме совок родов *Anarta* и *Sympistis*, не отмечаются в маршрутных учетах. Все найденные виды имеют арктогорнобореальный тип ареала (табл. 8). Гусеницы большинства видов питаются на голубике и ивах.

Семейство медведицы (Arctiidae). На Полярном Урале известно десять видов, в районе исследования — пять. Чаще всего встречался арктический вид *Hyporaia lapponica* Thnb. Бабочки отмечены в июле в 1971, 1978, 1981, 1983, 1985, 1987 гг. Гусеницы, по нашим наблюдениям, питаются на ивах и голубике. Из нескольких гусениц, собранных в июле в 1979, 1982 и 1985 гг., выведены бабочки, которые были описаны как но-

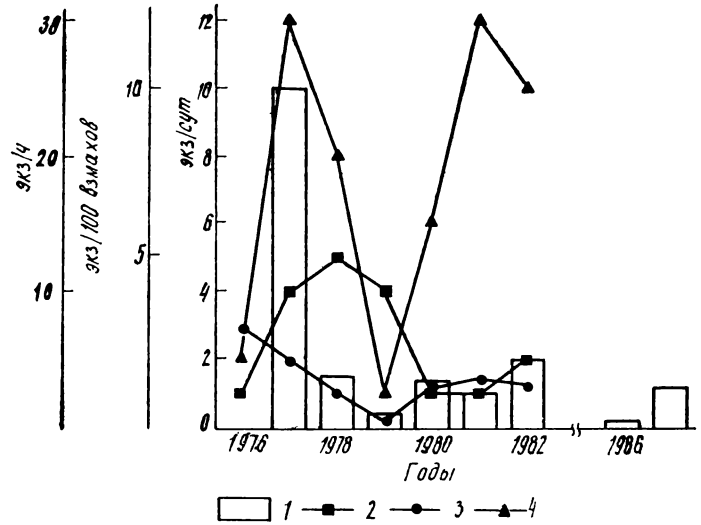


Рис. 33. Динамика численности чешуекрылых (листовертки):
1 — ловушкой Малеза, кошением сачком: *2* — на иве, *3* — на лугу; *4* — маршрутный учет

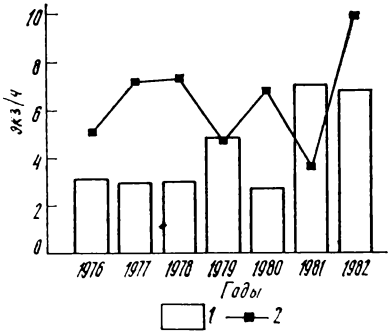


Рис. 34. Динамика численности чешуекрылых:
Пяденицы: *1* — арктогорнобореальные, *2* — бореальные виды

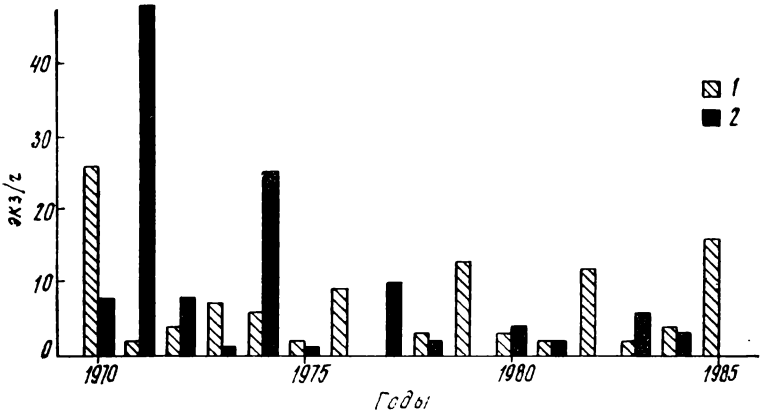


Рис. 35. Динамика численности чешуекрылых:
Чернушки р. *Erebia*: *1* — *E. rossi*, *2* — *E. disa*

Таблица 7

Пяденицы поймы р. Хадытаяхи и сезонная динамика их лёта по декадам

Вид	Тип ареала	Июнь	Июль			Август		
		III	I	II	III	I	II	III
* *Scopula ternata* Schrk.	ПБ	+	+	+	+	+		
Cyclophora pendularia Cl.	ПБ	+	+	+	+	+	+	+
* *Enthephria polata* Dup.	ГА			+	+	+		
E. caesiata D. Sch. . .	ГБ			+	+			
Xanthoroe munitata Hbn.	ГБ		+	+	+	+		
X. sp.			+	+	+			
Epirrhoe alternata Mull.	ПБ		+	+	+	+	+	
* *Rheumaptera hastata* L.	ГБ		+	+	+	+		
* *Rh. subhastata* Nol. . .	ГБ	+	+	+				
Lamphopteryx suffumata Schiff.	ПБ	+	+	+	+			
Chloroclysta citrata L.	ПБ			+	+			
Eupitecia sp.				+	+	+	+	
Aspilates sp.			+	+	+	+		
Pygmaena fusca Thnb.	ПА	+	+	+	+	+	+	+
Psodos alpinata Sc. . .	вГБ			+	+	+		
Ematurga atomaria L.	ПБ		+	+	+	+		
Holarctias rufinaria Stgr.	ПБ		+	+				
Всего		5	12	17	15	II	4	2

Таблица 8

Совки (Noctuidae) поймы р. Хадытаяхи

Вид	Тип ареала	Дата нахождения
Acronycta auricoma Schn. . .	ПБ	18.07.85 г.
Xestia speciosa Hbn.	ГБ	Июль, 1981 г. Июль, 1986 г.
X. alpicola Ztt.	ПБ	Июль, 1987 г.
X. tecta Thnb.	ПБ	Июль, 1981 г.
Anarta melanopa Thnb. . . .	ГБ	13,07.78 г.; 18.07.81 г.; 24.07.82 г.
Sympistis lapponica Thnb. . .	ПБ	22.07.82 г.
S. mealaeuca Thnb.	ГБ	19.07.80 г.; 6.08.82 г.; 13.07.82 г.
S. funebris Hbn.	ГАБ	Июль, 1985 г.
Syngrapha ain Hchw.	ПгБ	23.07.85 г.
S. diasema Boisd.	ГБ	22.07.82 г.; 9.08.85 г.; 13.07.86 г.; 1.08.86 г.

вый вид *Arctia olschwangi* Dubat. (Дубатолов, 1990). Ранее этот вид упоминался как *Arctia coja* L. (Ольшванг, 1976, 1980). Остальные виды были очень редки и представлены в сборах единично. Это арктический палеаркт *Grammia quenseli* Payk. (12.07.86 г.) и восточные арктогорнобореальные виды *Dodia albertae* Dyar. (7.07.87 г.) и *Pararctia subnebulosa* Dyar. (10.07.87 г.).

Семейство серпокрылки (Drepanidae). Серпокрылка *Drepana lacertinaria* L. отмечена один раз, 27 июня 1985 г.

Семейство бражники (Sphingidae). Подмареникoвый бражник *Celerio gallii* Rott. отмечался несколько раз. Имаго — в начале июля в 1976, 1977 и 1981 гг. В 1977 г. найдены гусеницы на иван-чае (*Chamenerion augustifolium*) — это самые крупные беспозвоночные в исследуемом районе, вес гусеницы последнего возраста достигал 7 г. Было найдено 19 гусениц. Помещенные в садки все они прошли свое развитие и успешно окуклились. Часть куколок были оставлены на зимовку в моховой дернине в месте находки, остальные содержались в лаборатории. В дальнейшем все оставленные в природе куколки погибли, из всех куколок в лаборатории вышли бабочки (Ольшванг, Янкин, 1979). *C. gallii* известен как вид, способный совершать дальние миграции (Зедлаг, 1975).

Следующая серия семейств чешуекрылых, относящихся к булавоусым бабочкам (*Rhopalocera*), изучена в районе исследований достаточно подробно. Это наиболее исследованная группа насекомых на Южном Ямале.

Семейство толстоголовки (Hesperidae). Единственный вид — *Pamphilidia palaemon* Pall., встречен дважды: 14.07.79 г. и в июле 1978 г.

Семейство кавалеры (Papilionidae). Махаон *Papilio machaon L.* впервые отмечен в районе исследований 19.07.85 г. Встречался в этом же году до августа, отмечен также и в июле 1990 г.

Семейство белянки (Pieridae). Известно четыре вида. Обычный вид, встречающийся каждый год — желтушка *Colias palaeno* L. Высокое обилие этого вида отмечено в конце июля 1977 г., когда на участках сырого сфагнума можно было встретить десятки сидящих бабочек, пьющих воду. Регулярно отмечались брюквенницы *Pieris napi* L. В 1976—1977 гг. отмечены боярышницы *Aporia crataegi* L., а в июле 1985 г. была поймана альпийская белянка *Synchloe callidice* Hb.

Семейство голубянки (Lycaenidae). Голубянка *Vacciniina optilete* Knoch. довольно обычна в исследуемом районе и отмечалась ежегодно. Один раз встречена весенняя голубянка *Cyaniris argiolus* L. (июль, 1977 г.).

Семейство бархатницы (Satyridae). Самая характерная группа бабочек для тундры. В районе исследований известно 12 видов сатирид. Сенница *Coenonympha tullia* Müll. встречается

как в тундровых, так и луговых биотопах, отмечалась ежегодно. В луговых же стациях отмечались и чернушки *Erebia ligea* L. и *E. euryale* Esp. Остальные виды сатирид встречаются в тундровом ландшафте. Массовые виды — чернушки *Erebia rossi* и *E. disa*., прослежена динамика численности этих видов с 1968 г. (рис. 35). Видна закономерная флуктуация этих видов, пики численности каждого вида по годам не совпадают и повторяются через два года. *E. disa* отмечалась каждый год, а *E. rossi* не удавалось обнаружить в 1976, 1979, 1981—1982, 1984—1985 и в 1988 гг. Из других видов чернушек отмечены еще *E. embla* (1985 г.) и *E. fasciata* (1976 и 1986 гг.). Регулярно встречались бархатницы *Oeneis bore* и *O. norna*, предпочитающие сухие, возвышенные участки тундры. Отмечены также и другие виды группы *norna* — *O. patruschevai*, *O. melissa*, *O. palyxena*, которые вместе с *O. norna*, учитывая их морфологическое сходство, можно рассматривать в ранге *supercpecies*. Гусениц *Erebia* находили в моховой дернине в мохово-осоковой тундре. В начале июля встречались одновременно молодые гусеницы, а также третьего и последнего возраста, что показывает на трехлетний период их развития.

Семейство нимфалиды (Nymphalidae). Наиболее обычные виды нимфалид на Южном Ямале — перламутровки. *Proclossiana eumonia, Clossiana freja* и *Boloria pales* (*aquilonaris* Stich.) встречались ежегодно, *C. frigga* отмечалась нерегулярно, а арктическая перламутровка *C. improba* отмечена однажды — в июле 1985 г. Интересны находки репейницы *Cynthia cardui* — мигрирующего вида с космополитическим ареалом. Сильно облетанные экземпляры этой бабочки встречались в 1976—1978 и в 1981 гг. Список видов *Rhopalocera* поймы р. Хадытаяхи и фенология лета бабочек показаны в табл. 9.

Из гусениц чаще всего отмечались гусеницы листоверток и пядениц, реже — перламутровок, чернушек и совок. Общая динамика численности гусениц в тундре показана на рис. 36. Наибольшая численность гусениц наблюдалась в 1977 г.

Общая картина разногодичной изменчивости количества бабочек показана на рис. 37. Характер динамики численности видов с различным типом географического распространения неодинаков. Численность имаго бореальных, лесных видов изменялась в период наблюдений в 6—7 раз, а тундровых — не более чем 3,5 раза, и то только в 1985 г. Численность и видовое разнообразие бабочек увеличивались обычно на следующий сезон после теплого лета, например, после теплых летних сезонов 1976 и 1981 гг. (Ольшванг, 1987). После холодного летнего сезона лепидоптерофауна приобретает более выраженный «северный» характер, увеличивается доля арктогорнобореальных и циркумполярных видов. Это наблюдалось как в холодный сезон, так и на следующее лето. В 1978 г. среди 24 учтенных видов 33% составляли тундровые виды. В следующем

Таблица 9

Сезонная динамика лёта булавоусых чешуекрылых по декадам

Ви	Тип ареала	Июль			Август	
		I	II	III	I	II
Pamphilidia palaemon (Pall.)	ГБ	+	+	+		
Papilio machaon L.	ГБ		+			
Aporia crataegi (L.)	ПБ		+			
Pieris napi (L.) . . .	ГБ	+	+	+	+	+
Synchloe callidice (Hbn.)	ГАгБ		+			
Colias palaeno (L.) . .	ПБ		+	+	+	
Celastrina argiolus (L.)	ГБ		+			
* *Vacciniina optilete* (Knoch.)	ГБ		+	+	+	
* *Coenonympha tullia* (Mull.)	ГБ		+	+	+	
Erebia embla (Thnb.)	ГБ	+				
* *E. disa* (Thnb.) . . .	ГАгБ	+	+	+	+	
* *E. rossi* (Curt.) . . .	ГАгБ	+	+	+	+	
E. fasciata Butl. . . .	ГАгБ		+	+		
E. ligea (L.)	ПБ			+		
E. euryale (Esp.) . .	зПБ			+	+	
* *Oeneis norna* (Esp.)	ГАгБ		+	+		
Oe. patruschevai Korsch.	ПА		+	+	+	
Oe. melissa (F.) . . .	ГАгБ		+			
Oe polyxena (F.) . .	ГАгБ		+			
* *Oe. bore* (Hbn.) . .	ГАгБ	+	+	+	+	
Oe. jutta (Hbn.) . .	ПБ	+	+	+		
Cynthia cardui (L.)	К	+	+			
* *Proclossiana eunomia* (Esp.)	ГАгБ	+	+	+	+	
* *Clossiana freja* (Thnb.)	ГАгБ	+	+	+		
C. frigga (Thnb.) . .	ГАгБ		+	+		
C. improba (Butl.) . .	ГА		+			
* *Boloria pales* (Schiff.)	ГАгБ		+	+		
Euphydryas maturna (L.)	ПБ		+			
Всего		10	25	18	10	1

более теплом 1979 г., процентное соотношение тундровых и лесных видов было таким же, а в 1982 г. тундровые виды составляли только 17% от общего числа видов. Лёт большинства видов бабочек проходит почти одновременно, в течение одной-двух недель. В конце июля летают только 7 % всех видов, во II декаде июля — около 90 %.

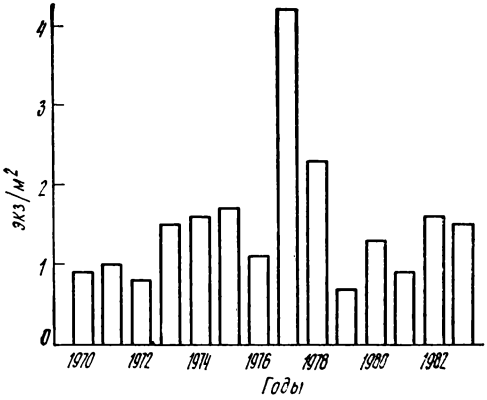


Рис. 36. Динамика численности чешуекрылых (гусеницы)

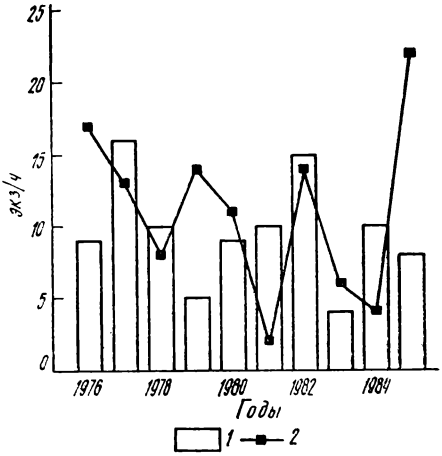


Рис. 37. Динамика численности чешуекрылых:

Rhopalocera: *1* — арктогорнобореальные, *2* — бореальные виды

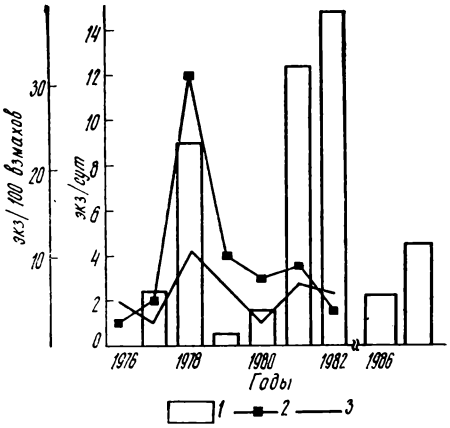


Рис. 38. Динамика численности пилильщиков (*imago*):

1 — ловушкой Малеза; кошением сачком: *2* — на иве, *3* — на лугу

Перепончатокрылые *(Hymenoptera)*

Вероятно, это самая многочисленная по количеству видов группа насекомых в Субарктике, как и в любом другом регионе. В высоких широтах отмечали 786 видов перепончатокрылых (Friese et al., 1921).

Сидячебрюхие перепончатокрылые относительно других *Hymenoptera* в исследуемом регионе изучены лучше. По данным Э. Энслина (Enslin, 1916), К. Ф. Седых (1974) и по материалам И. А. Богачевой (1977), в районе Полярного Урала и Южного Ямала известно 55 видов *Symphita*.

Семейство Cimbicidae. В пойме р. Хадытаяхи найдены два вида. Ежегодно отмечались крупные, хорошо заметные *Trichiosoma jakovleffi* Knw. Другой, более редкий вид *Zarea fasciata* L. встречен только три раза за все время наблюдений.

Семейство пилильщики-ткачи (Pamphilidae). Известна находка одного вида — *Pamphilus hortorum* Kl. (Богачева, 1977).

Семейство настоящие пилильщики (Tenthredinidae). В пойме р. Хадытаяхи видовой состав пилильщиков специально не исследовался, отмечались только наиболее массовые виды. Из долерин (Dolerinae) и тентрединин (Tenthredininae) на лугах обычны имаго *Dolerus jukonensis* Nort., *Tenthredo olivacea* Kl. и *T. velox* F. В ивняках основную массу пилильщиков представляли нематины (Nematinae). Это *Nematus oligospilus* Forst., *Pteronidea lientericus* Holm., *P. polaris* Holm., *Euura mucronatus* Htg., *Pristiphora amaura* Lqv., *Amauronematus fallax* Lep., *A. reticulatus* Holm., *A. pallidor* Helle. Пик обилия пилильщиков (*imago*) отмечался в 1978 и 1982 гг., при депрессии численности в 1979—1980 гг. (рис. 38). Численность личинок была наиболее низкой в 1978—1979 гг., наиболее высокой — в 1980—1981 гг. Более полное представление о видовом составе и структуре населения пилильщиков региона можно получить, обратившись к работе И. А. Богачевой (1977) о пилильщиках стационара Харп в Приобской лесотундре (табл. 10). Самым многочисленным видом в 1970—1974 гг. был *Amauronematus harpicola* Zel., впервые описанный в данном районе, в 1971 г. абсолютно доминировал (86 % всех личинок относились к этому виду).

Семейство рогохвосты (Siricidae). Отдельные экземпляры *Sirex gigas* L. отмечались в районе исследования, вероятно, залетные особи, как и упомянутые выше бражники. В древесине выпавших елей часто находили погибших личинок *S. gigas*: на северной границе ареала личинки, по всей видимости, не выдерживали условий зимовки.

Паразитические перепончатокрылые очень мало исследованы. Собранные при количественных учетах наездники относятся более чем к ста видам. Ориентировочно представление о структуре населения наездников исследуемого района можно

Таблица 10

Встречаемость имаго доминирующих видов пилильщиков по декадам (Приобская лесотундра: по Богачевой, 1976)

Вид	Тип ареала	Июнь	Июль			Август
		III	I	II	III	I
Pteronidea oligospilus Forst.	зПБ (3,5)			+	+	+
P. lientericus Holm. . . .	ПАгБ (5,3)	+	+	+		
Euura mucronatus Htg. . .	ГБ (2,2)		+	+		
Lygeotus coactulus Ruthe.	ГАгБ (6,8)		+	+		
L. boreus Knw.	ГАБ (3,7)	+	+	+		
L. lativentris Th.	ГАБ (5,3)		+	+		
Pristiphora cinctus Newm.	ГБ (2,2)		+	+		
Pachynematus kirby Dahlb.	ГБ (2,2)		+	+	+	
Amauronematus compactus Zhel.	ГА (3,0)	+	+	+		
A. harpicola Zhel.	ГА (7,5)	+	+	+		
A. reticulatus Holm. . . .	ГАгБ (3,7)	+	+	+		
Dolerus jukonensis Nort.	ГБ (4,5)		+	+	+	+
Tenthredo olivacea Kl. . .	ГБ (3,0)				+	+
T. velox F.	ПБ (2,2)					+
Cladius pallipes Lep. . . .	ПБ (6,0)			+		
Всего, %	61,1	5	11	13	4	4

Примечание. В скобках — % встречаемости.

Таблица 11

Численность наездников в пойме р. Хадытаяхи

Семейство	% от общего числа экз.	Объект паразитирования*
Ichneumonidae	26,7	Гусеницы и куколки бабочек **
Braconidae	34,4	Гусеницы, личинки двукрылых, пауки **
Pteromalidae	8,0	Личинки и куколки двукрылых, пилильщиков **, чешуекрылых
Encyrtidae	2,0	Гусеницы (известен суперпаразитизм)
Eulopidae	14,3	Гусеницы, личинки пилильщиков, слоников, мух
Mymaridae	1,5	Яйца цикадок
Proctotrupidae	0,5	Кокциды, личинки жуков (личинки жужелиц ***)
Diapriidae	4,6	Личинки жуков
Platygasteridae	5.0	Личинки двукрылых (галлицы)
Ceraphronidae	2,5	Двукрылые и перепончатокрылые (известен суперпаразитизм)
Megaspilidae	0,5	Кокциды, сетчатокрылые, двукрылые

* Литературные и собственные ** данные (средние за 1977—1980 гг.; применяли ловушку Малеза).

*** Выведены 2 экз. *Proctotrupes gravidator* L. из личинки *Carabus* sp.

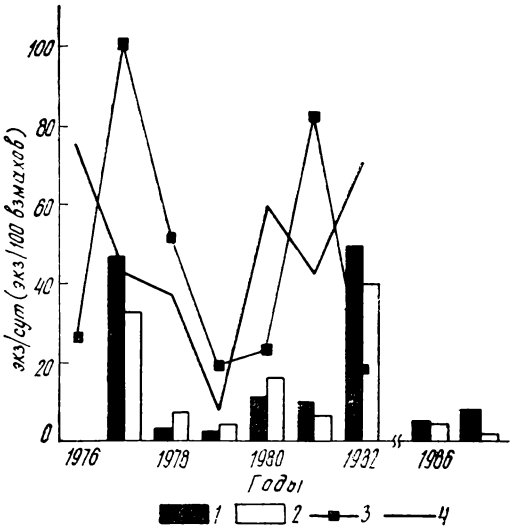


Рис. 39. Динамика численности наездников:

Ловушкой Малеза: *1* — *Ichnemonoidea*; *2* — *Chalcidoidea*; кошением: *3* — на иве, *4* — на лугу

получить из табл. 11. Разногодичное изменение численности наездников показано на рис. 39. Количество наездников уменьшалось в 1978—1979 гг. Всегда ихневмоноидные наездники по численности доминировали над *Chalcidoidea*, *Proctotrupoidea* и *Ceraphronoidea*. Характер разногодичной динамики этих групп был сходным (см. рис. 39).

Таксономическая структура населения наездников в исследуемом районе практически неизвестна на уровнях ниже семейства, до вида определены лишь немногие. Ближайший район, где известен в какой-то мере видовой состав Ichneumonidae — Приобская лесотундра (табл. 12). Здесь впервые для фауны России указан *Mesoclistis cushmani* Tavn. и описан новый вид *Delomerista longicauda* Kasp. (Каспарян, 1973).

Семейство муравьи (Fomricidae). В регионе формикофауна исследовалась на Полярном Урале, где В. Караваев (1916) отмечал шесть видов. На Южном Ямале известно три. *Leptotorax acervorum* L. живет в кочарной тундре, образует небольшие гнезда — до 150 муравьев. Реже в тундре встречается другой вид — *Formica picea* Nil. Гнезда *F. picea* тоже небольшие (исследовано два гнезда), насчитывали до 300 рабочих особей. Третий вид, *Camponotus herculeanus* L., встречен всего несколько раз, попадались только крупные самки.

Семейство настоящие осы (Vespidae). Обычный вид — норвежская оса *Dolichovespula norvegica* F. Имаго регулярно встречаются на соцветиях дягиля. Бумажные гнезда ос находили в зарослях кустарников, на ветвях ивы. По возможности осы предпочитают строить гнезда на антропогенных территориях, под крышами строений. В гнезде обычно бывает до нескольких десятков личинок. Из других видов семейства найдена *Paravespula vulgaris* L. (июль 1979 г.).

Семейство Eumenidae. Один экземляр *Odinerus* sp. найден в июле 1979 г.

Семейство пчелиные (Apidae). Еще в 1908 г. Г. Фризе (Frie-

Таблица 12

Наездники-ихневмониды в Приобской лесотундре (по данным 1970—1972 гг.)

Подсемейство	Кол-во видов	Вид	Объект паразитирования
Pimplinae	3	*Delomerista longicauda* Kasp., *D. mandibularis* Grav., *Itoplectis* sp.	Пилильщики, куколки бабочек
Triphoninae	9	*Triphon incestus* Holm., *T. brunniventris* Grav., *Erromenus punctatus* Wald., *E. zonarius* Grav., *E. punctatus* Holm.	Пилильщики (Nematinae)
Cryptinae	20	До вида не определены	Мелкие бабочки, наездники, пауки
Banchinae	3	*Lissonota* sp.. *Glypta* sp.$_1$, *G.* sp.$_2$	Гусеницы листоверток
Scolobatinae	>15	До вида не определены	Личинки пилильщиков
Porizontinae	>15	До вида не определены	Гусеницы
Acaenthinae	1	*Mesoclistis cushmani* Tavn.	Личинки ксилофагов
Diplazontinae	2	*Homatropus tarsatorius* Panz., *H. nigritarsis* Grav.	Гусеницы
Phygadeuontidae	5	*Gelis* sp., *Ctenochira gilvipes* Holm., *C.* sp., *Polyblasteus* sp., *Smycroplectrus* sp.	

Таблица 13

Динамика лёта типулид поймы р. Хадытаяхи по декадам

Вид	Тип ареала	Июнь	Июль			Август	
		III	I	II	III	I	II
Tipula invenusta Ried.	ПАБ	+	+	+	+	+	+
T. lakschewitzi Mnnh. . .	зПАгБ	+	+	+	+		
T. tristriata Lund. . . .	ПА	+	+	+	+		
T. excisoides Al. . . .	ПгА	+	+	+	+		
T. subexcisa Lund. . . .	ПгБ	+	+	+	+		
T. lunata L.	ПБ			+	+	+	+
T. laccata Frey.	ПА			+	+		
T. trispinosa Lund. . .	ПА			+	+	+	+
T. pribilofensis Al. . . .	вПА			+			
T. kamchatkensis Al. . .	вПА			+			
T. excisa Schum. . . .	ПгА	+	+	+			
T. illinoiensis Al. . . .	вГБ			+			
T. middendorffii Lack.	ПА	+	+	+			
Prionocera turcica F. . .	ПБ		+	+	+		
P. tjederi Mg.	ПА	+	+	+	+		
P. proxima Lack. . . .	ПБ		+	+	+		
P. lapponica Tjed. . . .	ПгА		+	+	+		
P. abscondita Lack. . .	ПА	+	+	+	+		
P. serricornis Ztt. . . .	ПгА			+	+	+	
P. ringdahli Mg. . . .	ПгА		+				
Всего . .		9	13	19	14	4	3

se, 1908) указал для Полярного Урала четыре вида шмелей. Все они обитают и на Южном Ямале. *Bombus lapponicus* F., *B. pyropigus* Friese, *B. balteatus* Dahlb.— самые обычные шмели в пойме р. Хадытаяхи, более редкий вид *B. jonellus* Krb. Шмели начинают летать очень рано, первых самок отмечали 10 июня, при появлении проталин. В солнечную погоду шмели могут летать даже при температуре около 0 °С и лёт может продолжаться круглосуточно. Правда, такой способностью обладают только самки. Рабочие особи и самцы при низкой температуре, по нашим наблюдениям, не летают. Гнезда шмелей небольшие, находили два гнезда в моховой дернине луга с 9 и 12 восковыми ячейками.

Двукрылые *(Diptera)*

Двукрылые Севера исследованы в целом мало, хотя по отдельным таксонам есть очень подробный анализ (Ланцов, Чернов, 1987). Основываясь на данных исследователей двукрылых Полярного Урала и Приобской лесотундры (Becker et al., 1915; Riedel, 1919; Ольшванг, 1978, 1980а; Сычевская, 1979; Басихин, Петрова, 1991), можно оценить объем диптерофауны региона как величину порядка 400—600.

Семейство комары-долгоножки (Tipulidae). Наиболее хорошо изученная группа двукрылых Севера (Лакшевич, 1936; Ланцов, Чернов, 1987). В исследуемом регионе известны 52 вида типулид (Савченко, 1961; Седых, 1974, Ольшванг, 1977, 1978, 1980а, 1990).

Состав населения типулид поймы р. Хадытаяхи представлен в табл. 13, динамика численности отражена на рис. 40. По числу видов и по численности доминируют тундровые и арктогорнобореальные виды. Интересна находка *T. illinoiensis* Al. (10.07.77 г.), который ранее был известен из Камчатки и северо-востока Америки и который имеет, вероятно, все-таки более широкий восточно-голарктический (сибирско-американский) ареал.

Продолжительность лёта имаго показана в табл. 13. Первые комары появлялись в конце июля. Только три вида — *T. lunata*, *T. trispinosa* и *T. invenusta* отмечались почти до конца августа. Обычно за 10—20 дней проходит лёт всей типулидофауны. Сроки начала вылета имаго связаны с датой перехода среднесуточной температуры через +10, продолжительность лёта тоже связана с погодой. Начало массового лёта имаго проходил в период от 24 июня до 10 июля, хотя отдельные комары встречались и раньше. Фенологические даты начала лёта типулид в пойме р. Хадытаяхи совпадают с началом лета этих комаров в соседнем районе — в пойме р. Щучья (табл. 14).

Количество личинок типулид в мохово-лишайниковой тундре с 1975 по 1986 г. изменялось от 0,3 до 58 экз/м^2, при биомассе

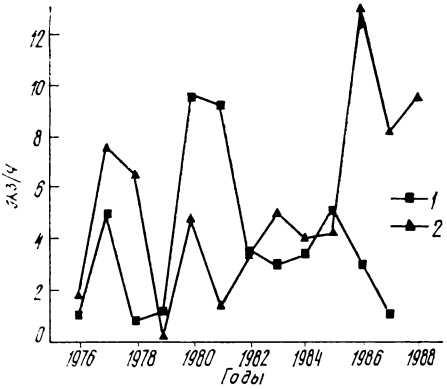


Рис. 40. Динамика численности типулид (*imago*, самцы):
1 — арктогорнобореальные, *2* — бореальные виды

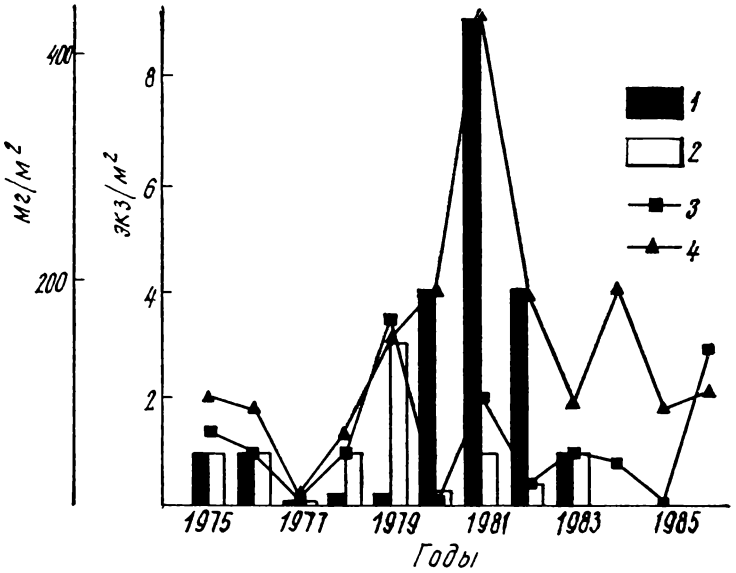


Рис. 41. Динамика численности и биомассы типулид (личинки):
1 — II возраста, *2* — IV, *3* — всего; *4* — биомасса (живой вес)

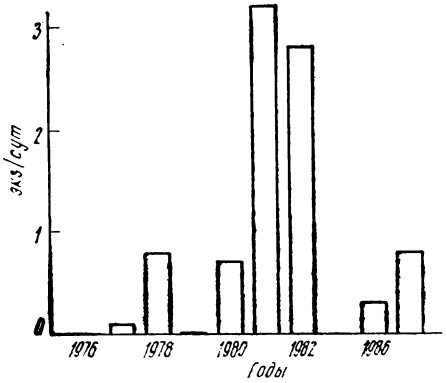


Рис. 42. Динамика численности Limoniidae (ловушкой Малеза)

Таблица 14

Даты начала массового лёта типулид

Годы	Река	
	Щучья, (Ланцов, Чернов, 1987)	Хадытаяха
1976	Нет, свед.	6 июля
1977	»	24 июля
1978	»	10 июля
1979	8 июля	5 июля
1980	27 июня	25 июня
1981	1 июля	4 июля
1982	21 июня	2 июля
1983	1 июля	28 июля
1984	26 июня	Нет свед.
1985	24 июня	28 июля
1986	Нет, свед.	2 июля
1987	»	3 июля

(в живом весе) от 10 до 334 мг/м^2 (рис. 41). Выделялись две группы личинок по размерам. В начале лёта часть личинок достигали 10 мм в длину при весе 20 мг, другая часть — 15—25 мм при массе более 100 мг.

По характеру географического распространения три вида — гемиаркты (*T. lackschewitzi, T. tristriata* и *T. middendorffi*), три — анс-бореальные палеаркты (*T. lunata, P. turcica* и *P. proxima*), находятся соответственно на южной и северной границах ареала. Остальные виды — гипоаркты или арктомонтанные виды. Динамика численности этих групп различна. Разногодичные изменения численности более выражены у гипоарктов и арктомонтанных видов, и характер их динамики сходен с таковой у бореальных видов, пик численности имаго наблюдается через два года после лет с низким индексом аридности. У гемиарктов такая зависимость явно не проявляется. Вероятно, решающим фактором, определяющим численность имаго в данном году (во всяком случае, для гемиарктов и бореальных видов), является режим увлажнения дернины в год откладки яиц. Неблагоприятные условия в этот период (сухость) вызывают высокую смертность молодых личинок. Через два года это отражается на количество вылетающих имаго. В холодное лето личинки могут не успеть закончить развитие из-за замедления обменных процессов при низких летних температурах, и срок развития может растянуться еще на один сезон. Для тундровых типулид вообще характерен многолетний период развития личинок (Ланцов, Чернов, 1987).

Семейство лимонииды (Limoniidae). Всего в тундровой зоне Палеарктики отмечен 41 вид лимониид (Ланцов, Чернов, 1987), в регионе — 14 (Riedel, 1919). В районе исследования найдено

девять видов. Бо́льшая часть из них — бореальные лесные виды, среди них и самый крупный вид — *Pedicia rivosa* L. Два вида — *Symplecta intermedia* Laksch. и *Dactilolabis novazemblae* Al.— гипоаркты или эваркты. По данным учетов лимониид с помощью ловушки Малеза, наибольшая численность этих комаров наблюдалась в 1981—1982 гг. (рис. 42).

Семейство кровососущие комары (Culicidae). Кулициды в регионе исследованы достаточно подробно (Полякова, 1963, Кухарчук, 1966); в пойме р. Хадытаяхи в 1972—1983 гг. исследовались Н. В. Николаевой (1975, 1976, 1978, 1979, 1980, 1986а, 1986б, 1987, 1990). Фауна кулиц представлена в данном районе 13-ю видами, из них регулярно (каждый год) отмечались семь видов (табл. 15).

Исследование комаров проводилось Н. В. Николаевой на участке пойменного елово-березового леса площадью 5 га (участок «лес») и на участке осоково-кустарничково-зеленомошной тундры (участок «тундра») площадью 25 га. На этих территориях находилась сеть постоянных (от 400 до 1500 м^2) и временных (1,5—250 м^2) водоемов.

В разные годы численность личинок комаров в лесу изменялась от 26 000 до 96 000, а в тундре от 5560 до 146000 экз/га. Личинки заселяли от 1/2 до 1/3 всей площади пригодных водоемов. Динамика численности личинок разных видов и их общая плотность показаны на рис. 43. Большинство видов имеет сходную направленность разногодичной изменчивости численности. Количество личинок в каждый сезон определяется площадью пригодных водоемов. При высоких паводках численность личинок комаров на единицу площади территории возрастает. В данном районе высокие паводки отмечались в 1972, 1975, 1978, 1979, 1981 и в 1983 гг. В годы с низким паводком наблюдалось снижение численности личинок (1973, 1977 и 1982 гг.). Численность личинок, по данным Н. В. Николаевой, может быть очень высокой. В 1972—1974 гг. плотность личинок самых массовых видов — *Ae. communis* в лесу и *Ae. hexodontus* в тундре — достигала нескольких десятков тысяч на 1 га. За время исследования почти у всех видов комаров отмечены падение численности личинок в 1973 и 1981—1982 гг. и подъем в 1980 и 1983 гг. Характер динамики численности тундровых (гипоарктических) видов — *Ae. impiger* и *Ae. nigripes* — отличается от динамики остальных, бореальных лесных видов. Доля тундровых видов увеличивается в неблагоприятные летние сезоны.

Определение численности имаго кулицид осложняется привлечением комаров самим сборщиком, учитывается только активность нападения самок (рис. 44). Показано (Николаева, 1986), что активность нападения зависит от погоды, а не от плотности личинок.

Семейство хаобориды (Chaoboridae). По данным Н. В. Николаевой (1986), в районе исследования семейство представле-

Таблица 15

Структура населения комаров рода *Aedes*, %

Вид	Тип ареала	Лес		Тундра	
		Личинки	Имаго	Личинки	Имаго
Aedes communis Deg.	ГБ	84,8	35,2	25,6	12,8
Ae. excrucians Wlk. . .	ГБ	1,7	3,8	0,4	4,4
Ae. hexodontus Dyar.	ГБ	1,6	31,3	48,7	52,9
Ae. pullatus Coq. . . .	ГБ	10,8	19,3	0,4	3,6
Ae. punctor Kirby. . .	ГБ	0,3	3,2	3,7	3,6
Ae. impiger Wlk. . . .	ГА	0,7	1,7	1,9	1,8
Ae. nigripes Zett. . . .	ГА	0,1	5,1	15,7	20,8

Примечание. Средние данные за период 1972—1983 гг., по данным Н. В. Николаевой (1987).

Таблица 16

Структура и динамика населения хаоборид (личинки), экз/м²

Год	Всего хаоборит	*Mochlonyx culiciformis* Degeer.	*Cryophila lapponica* Bergroth.	*Chaoborus crystallinus* Degeer.
		Лес		
1972	362	Нет сведений		
1973	306	»	»	»
1974	162	»	»	»
*1978	29	»	»	»
1979	39	35	2	2
1980	232	167	43	22
1981	53	42	3	8
1982	51	31	14	6
		Тундра		
*1978	28	Нет сведений		
1979	29	9	20	0
1980	32	24	8	0
1981	24	18	6	0
1982	32	24	8	0

Примечание. По данным Н. В. Николаевой (1987).
* Данные автора.

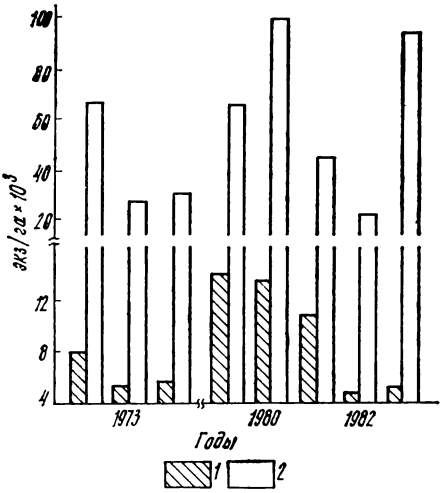


Рис. 43. Динамика численности комаров *p. Aedes* (личинки) (по Николаевой, 1987):
1 — тундровые, *2* — лесные водоемы

но тремя видами. Динамика численности личинок хаоборид дана в табл. 16. У личинок *M. culiciformis* такой же характер динамики численности, как и у комаров *Aedes*. У *Ch. crystallinus* и *C. lapponica* развитие личинок продолжается два года, и поэтому они имеют иной тип разногодичной изменчивости численности. Данных по динамике численности имаго нет, эти комары редко отмечались в укосах и почти не попадались в ловушку Малеза.

Семейство мошки (Simulidae). В регионе известно 42 вида мошек (Патрушева, 1966; Патрушева и др., 1976). В пойме р. Хадытаяхи видовой состав мошек подробно не исследовался, приведены материалы по мошкам поймы р. Щучья, где известно 20 видов (Патрушева, 1982). Видовой состав дан в табл. 17. Девять видов относятся к гематофагам, остальные имаго имеют другие способы питания либо вообще не питаются. Динамика численности имаго учитывалась с помощью ловушки Малеза (рис. 45). Высокая численность и активность мошек наблюдались в 1977, 1979 и в 1987 гг.

Семейство мокрецы (Ceratopogonidae). В регионе известно 12 видов мокрецов, относящиеся к одному роду *Culicoides*, все найдены непосредственно в пойме р. Оби (Мирзаева, Глущенко, 1976). Наиболее обычен один вид — *C. pulicarius* L. В пойме р. Хадытаяхи мокрецы отмечались редко и единично (в ловушке Малеза в 1978—1979 и в 1986—1987 гг.), не более 3 экз. за сезон.

Семейство хирономиды (Chironomidae). Видовой состав в районе исследования не установлен. Достоверно различались не менее 30 видов, из которых около 15 доминировали. Самые многочисленные насекомые в районе исследования. Максимальная численность имаго наблюдалась обычно в III декаде июля, при ранней весне — во II. В период массового вылета плотность комаров, сидящих в вечерние часы (18—21 ч) может достигать 10 экз. на один лист ивы (!). Биомасса хирономид в это время достигает 3 г/м². Разногодичная динамика численности хирономид показана на рис. 46. По данным количествен-

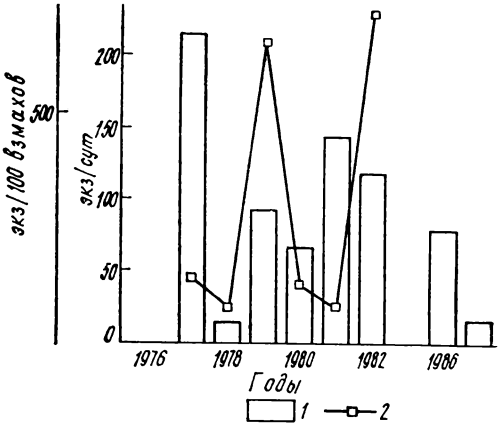


Рис. 44. Динамика численности комаров *p. Aedes* (*imago*):

1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением сачком на лугу, июль

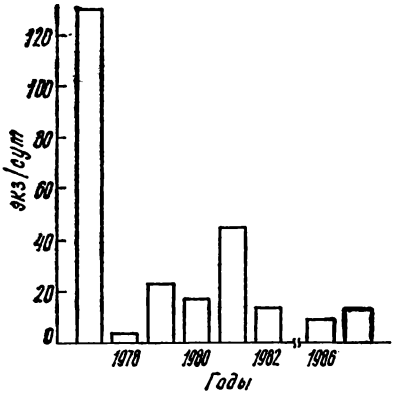


Рис. 45. Динамика численности Simuliidae (ловушкой Малеза)

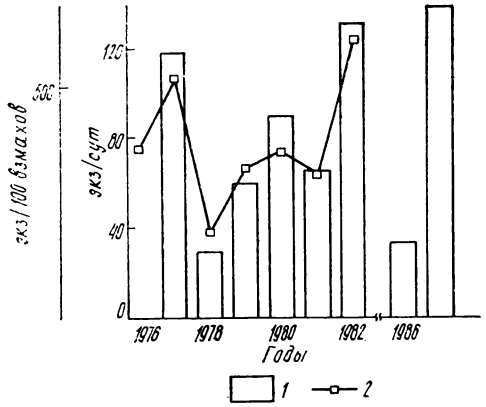


Рис. 46. Динамика численности Chironomidae:

1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением сачком на иве, июль

Таблица 17

Видовой состав мошек Южного Ямала (пойма р. Щучья)

Вид	Тип ареала	Вид	Тип ареала
Astega lapponica (Ender.)	ПА	*C. baffinensis* (Twinn.)	ГА
A. arborescens (Rubz.)	вПА	*Schoenbaueria pusilla* (Friese)	ПБ
Greniera dogieli (Uss.)	вПА	*S. subpusilla* (Rubz.)	ПА
Stegoplerna richteri Edow.	ПА	*S. tschernovskii* (Rubz.)	вПБ
Byscodon maculata (Meig.)	вПБ	*S. brachyatra* (Rubz.)	вПБ
Cnetha latipes (Meig.)	ГБ	*Simulium tumulosum* Rubz.	ПА
C. silvestra (Rubz.) . .	вПБ	*S. argyreatum* Meig. . .	ПА
C. yerburyi (Edw.) . .	вгПБ	*S. truncatum* Lund. . .	ПА
C. crassa (Rubz.) . .	зПА	*S. longipalpe* Bdtjuk.	ПА
		Scaptosciara pusila (Meig.) . . .	ПА

Примечание. По данным В. Д. Патрушевой (1982).

Таблица 18

Структура населения сциарид Южного Ямала (пойма р. Хадытаяхи)

Вид	Встречаемость, %	Вид	Встречаемость, %
Bradisia peraffinis Tuom.	1,3	* *C. subcortius* Mohr. et Krivosh.	1,3
B. prafinicola Tuom.	10,8	* *Lycoriella subnevosa* Mohr. et Krivosh.	31,0
* *B. latystylia* Mohr. et Mam.	8,1	* *L. olschwangi* Mohr. et Mam.	2,7
Plastosciara falcata Tuom.	16,2	*L. permutata* (Lund.)	1,3
P. falcifera Ldf. . . .	1,3	* *L. flavicornis* Mohr. et Mam.	1,3
P. tuberculata Tuom.	1,3	* *L. polaris* Mohr. et Mam.	1,3
P. nobilis Tuom. . .	2,7	* *L. hiemalis* Mohr. et Mam.	1,3
Corinoptera blanda (Winn.)	1,3	* *Svythropchroa multispinosa* Mohr. et Mam.	1,3
C. acanthostyla Tuom.	1,3	*Scaptosciara pusilla* (Meig.)	1,3
C. immigrans Tuom.	10,8		
* *C. sedula* Mohr. et Krivosh.	1,3		

* Здесь и в табл. 19: отмечены как новые для науки виды, впервые описанные из района исследования.

ных учетов личинок хирономид в 1978 г., обилие личинок в мелких водоемах составляло в тундре около 600, а в прибрежной части озер — около 400 экз/м^2. В Приобской лесотундре (стационар Харп) в 1972 г. в озерах отмечалось свыше 5000 личинок на 1 м^2, при биомассе более 6 г/м^2.

Семейство сциариды (Sciaridae). В регионе ранее не исследовались. По нашим сборам установлено 20 видов сциарид (определение Б. М. Мамаева), из которых девять — новые для науки виды (Mohrig, Krivosheina, Mamaev, 1983). Список видов сциарид приводится в табл. 18. Достаточно большое количество новых видов свидетельствует, скорее всего, не об уникальности района или эндемичности видов, а о слабой изученности таксона на Севере. Максимальную численность сциарид наблюдали в III декаде июля. Динамика численности сциарид в разные годы показана на рис. 47.

Семейство галлицы (Cecidomyidae). Как и сциариды, ранее в регионе не исследовались. По нашим сборам установлено 28 видов в пойме р. Хадытаяхи (Мамаев, 1990), из которых восемь видов — новые для науки (табл. 19). Динамика численности галлиц показана на рис. 48. Относительно высокая численность галлиц наблюдалась в 1977—1978 и в 1982 гг.

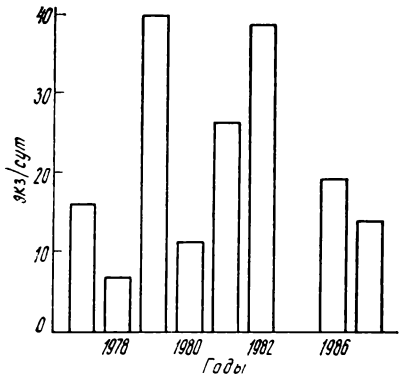
Семейство грибные комары (Fungivoridae). Видовой состав не исследовался, достоверно известен один вид — *Boletina borealis* L. По обилию грибные комары уступают сциаридам и галлицам. Наибольшая численность (до 7 экз/сут, ловушка Малеза) отмечалась в 1977 г. (рис. 49).

Семейство Ptychopteridae. В ловушке Малеза отмечен один вид — *Ptychoptera contaminata* L. (июль, 1977 г., 1 экз. и июль 1982 г., 1 экз.).

Семейство комары-толстоножки (Bibionidae). В районе исследования отмечены три вида из рода *Bibio*. Чаще всего встречался один вид — *B. crassipes* Duda., с обилием около 0,01 экз/сут. Личинки бибионид регулярно отмечались в моховой дернине.

Семейства Trichoceridae, Psichodidae, Dixidae, Scatopsidae. Все представители указанных семейств — малочисленные или очень локально распространенные виды в районе исследования, отмечались в ловушке Малеза не чаще чем несколько экземпляров за сезон. Точный видовой статус не установлен.

Семейство слепни (Tabanidae). Численность слепней в районе исследования невелика. Самый многочисленный вид, регулярно отмечаемый в ловушку Малеза — *Chrysops nigripes* L., максимальное обилие — 2 экз/сут — отмечалось в 1977 г. Все остальные виды слепней, известные из поймы р. Хадытаяхи, достаточно редки. Это *Hybomitra aquentineta* Bec., *H. arpadi* Srd., *H. lurida* Fll., *H. conformis* Frey., *H. lundbecki* Lun., *H. montana* Mg., *H. borealis* Lw., *Hematopota pluvialis* L. Динамика численности слепней показана на рис. 50. Массовый лёт



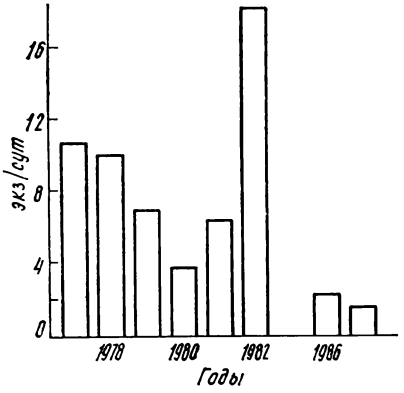


Рис. 47. Динамика численности Sciaridae (ловушкой Малеза)

Рис. 48. Динамика численности Cecidomiidae (ловушкой Малеза)

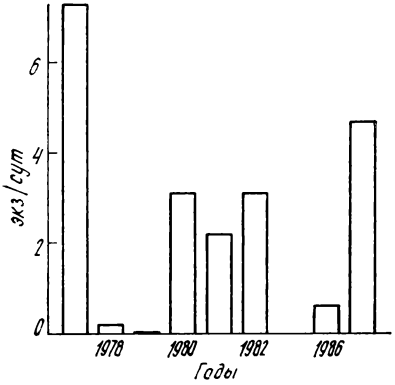


Рис. 49. Динамика численности Fungivoridae (ловушкой Малеза)

Рис. 50. Динамика численности Tabanidae (ловушкой Малеза)

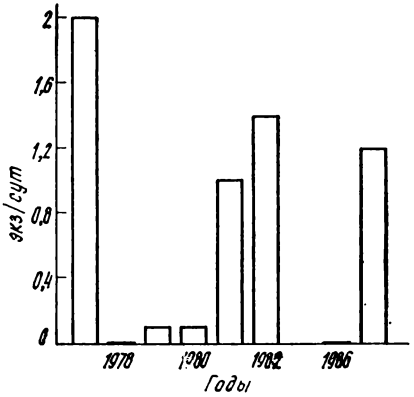


Таблица 19

Население и сезонная динамика лёта галлиц по декадам

Вид	Тип ареала	Июль			Август	
		I	II	III	I	II
Catocha latipes Hal.	ПБ			+		
Anaretella bicincta Mam.	ПБ		+	+	+	
A. borealis Mam. . .	А?			+		
A. corniculata Mam.	?			+	+	
A. spireina Felt. . . .	?		+	+	+	
Campylomyza pumila Winn.	зПБ			+		
* *Cordylomyia hyperborea* Mam.	А?		+	+		
* *C. subarctica* Mam. . .	А?			+		
Peromyia cornuta Edw.	?			+		
P. ramosa Edw. . . .	ПБ			+		
* *P. scutellata* Mam. . .	А?			+		
Aprionus longicollis Mam.	?			+	+	
Arctepidosis jamalensis Mam.	А?			+		
* *Jamalepidosis longipes* Mam.	А?		+			
Neurepidosis gracilis Spun.	?			+		
* *Winnertzia monarthra* Mam.	А?			+		
* *Holoneurus olchwangi* Mam.	А?	+				
Claspettomyia niveitarsis Zett.	А	+	+	+	+	
* *Porricondyla hyalinata* Mam.	А?			+		
P. media Spun. . . .	А	+	+	+	+	
P. photophila Spun.	?	+				
P. pubescens Walk.	?				+	
Pseudepidosis bifida Spun.	А				+	
* *P. zonata* Mam. . . .	А?	+	+	+		+
Schistoneurus irregularis Mam. . . .	зПБ			+		
S. impressus Mam. . .	?			+		
Monepidosis furcata Mam.	?			+		
M. pectinata Mam. . .	?			+		
Всего		5	7	23	8	1

Примечание. По данным Б. М. Мамаева (1990).

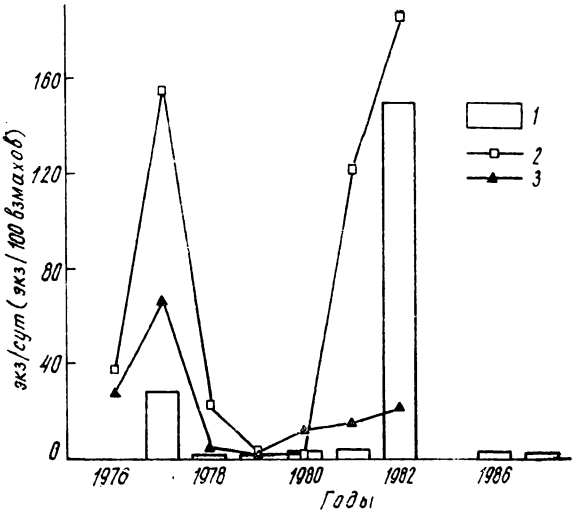


Рис. 51. Динамика численности Empididae:
1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением на иве, июль, *3* — кошением на лугу, июль

слепней отмечался в Приобской лесотундре (стационар Харп, 9—11 июля 1972 г.). Было собрано 431 экз. (самки), из них 331 относились к *H. borealis*. В дальнейшем нигде в местах наших наблюдений слепни в таком количестве не отмечались.

Семейство толкунчики (Empididae). В регионе, по обобщенным данным (Фридолин, 1936; Определитель..., 1960), известно 22 вида эмпидид. Наиболее обычны виды рода *Hilara*, а наиболее заметны крупные виды рода *Rhamphomyia*: *Rh. hambergi* Frey., *Rh. amoena* Lw., *Rh. longestylata* Frey. В 1982 г. выделялись по обилию *Rh. paradoxa* Wahlb., до 24 экз/сут. Динамика численности эмпидид показана на рис. 51. Личинки эмпидид довольно обычны в моховой дернине в тундре, причем обилие их может достигать 10 экз/м^2.

Семейство зеленушки (Dolichopodidae). Ранее в регионе не исследовались. По нашим сборам (определение О. П. Негробова) в пойме р.Хадытаяхи известно 12 видов: *Dolichopus uralensis* Stack., *D. nigricornis* Mg., *D. amginensis* Stack., *D. plumipes* Scop., *D.* sp., *Rhaphium basale* Loew., Rh. *elongatula* Mg., *Scellus spinimanus* Zett., *Hydrophorus magnicornis* Frey., *H. femoratus* Parent., *Chrysotus* sp., *Sciopus lobipes* Mg. Динамика численности долихоподид показана на рис. 52.

Семейство бекасницы (Rhagionidae). Известно два вида. Самый обычный вид — *Chrysopilus arcticus* Frey., реже (не каждый год) отмечался *Rhagio scolopaceus* L. Численность бекасниц никогда не превышала 2—3 экз/сут, в среднем же за сезон — менее 0,1 экз/сут.

Семейство ложные ктыри (Thereviidae). Единственная находка *Thereva lanatae* Zett. (июль 1982 г.)

Семейство сирфиды (Syrphidae). В регионе известно 63 вида сирфид (Зимина, Ольшванг, 1976; Ольшванг, 1980). В пойме р. Хадытаяхи учитывались главным образом массовые виды

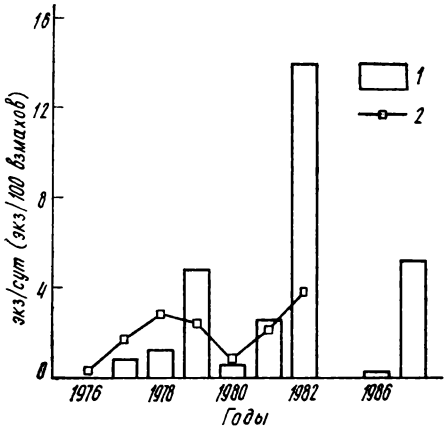


Рис. 52. Динамика численности Dolichopodidae:

1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением на лугу, июль

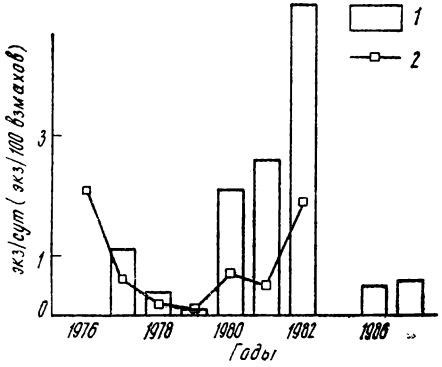


Рис. 53. Динамика численности Syrphidae:

1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением на иве, июль

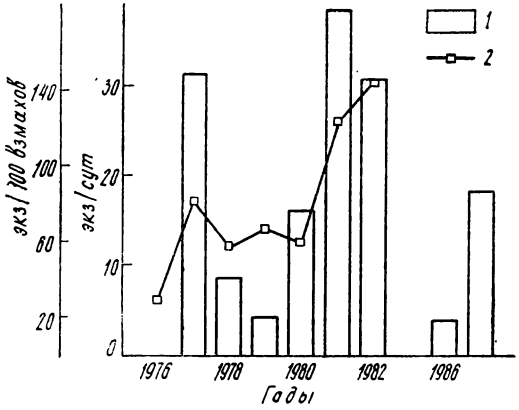


Рис. 54. Динамика численности Muscidae и Anthomyidae:

1 — ловушкой Малеза, *2* — кошением на иве, июль

Таблица 20

Структура населения фоновых видов Syrphidae в Приобской лесотундре

Вид	Тип ареала	Встречаемость, %
Platycheirus immarginatus Ztt.	ПБ	4,7
P. podagratus Ztt. . .	вПБ	6,8
Melanostoma dubium Ztt.	ПА	3,1
Syrphus ribesii L. . .	ПБ	17,8
S. tarsatus L.	ПБ	5,2
Helleniola nigra Zett.	ПА	4,1
H. sp.	?	4,7
Eristalis tundrarum Frey	ПА	14,7
E. sp_1	?	3,7
E. sp_2	?	4,7
Helophilus affinis Whlb.	ПБ	3,7
H. borealis Stgbg. . .	ПА	5,7

Примечание. По данным Л. В. Зиминой и В. Н. Ольшванга (1976).

Таблица 21

Фоновые виды Muscidae и Anthomyidae в пойме р. Хадытаяхи

Вид	Встречаемость, %	Вид	Встречаемость, %
Anthomyidae		Muscidae	
Delia subalpina Ring.	3	*Spilogona contractifrons* Schum.	23
Pegohylemia rubrigena Schnab.	25	*S.* sp_1	20
P. profuga Stein. . . .	15	*S. nitidicauda* Schum.	10
P. fugax Meig.	4	*S.* sp_2	5
Pegomyia analis Schnab.	4	*S.* sp_3	3
Acroptena sp.	4	*Phaonia incana* Wd. . .	5
		Fannia postica Stad. . .	18

(табл. 20). Динамика численности сирфид показана на рис. 53. Встречаемость всех остальных 40 видов была ниже 2 % от общего числа учтенных особей мух. Большинство видов сирфид, обитающих в районе исследования,— широко распространенные, бореальные виды. Среди доминантов четыре вида — геми- и гипоарктические виды, составляющие по численности около 1/3 всех учтенных особей. Разнообразны и многочисленны в районе исследования настоящие мухи — Anthomyidae и Muscidae. Видовой состав этих семейств в высоких широтах почти не изучен.

Семейство Anthomyidae. Собранные экземпляры относятся не менее чем к 40 видам. Из них шесть по численности составляют более 55 % всех учтенных мух (табл. 21). Кроме того, единично отмечены до десяти видов из родов *Delia*, *Pegohylemyia* (*P. flavipalpis* Ztt., *P. deprimata* Ztt., а также *Peregle radicum* L., *Acroptena* (*aff. lucidiventris* Ztt.), *Chiastochaeta* sp.

, **Семейство** Muscidae. Менее обильны и разнообразны, чем предыдущая группа. В настоящее время известно 15 видов, из них семь по численности составляют около 90 % всех мусцид (см. табл. 21). Отмечены также *Graphomyia maculata* L., *Egle tundrica* Schnd. В регионе известны еще 14 видов из данного семейства (Сычевская, 1979; Басихин, Петрова, 1991). Динамика численности Muscidae и Anthomyidae показана на рис. 54.

С помощью ловушки Малеза прослежена динамика численности и представителей других семейств короткоусых двукрылых в пойме р. Хадытаяхи. Замечания по видовому составу Helomvzidae и Scatophagidae указывались ранее (Сычевская, 1979, Ольшванг, 1980), по видовому составу горбаток (Phoridae) пока нет никаких данных. Разногодичная динамика численности этих семейств показана на рис. 55—57. Надо отметить, что горбатки могут специально привлекаться в ловушку уже попавшими туда насекомыми, представители этого семейства известны как некрофаги насекомых. Поэтому численность этого таксона, равно как и численность Culicidae и Simulidae, привлекаемых в ловушку человеком, определенная данным методом учета, бывает завышенной.

Семейство Calliphoridae. Представители этого семейства в большинстве своем синантропы, встречались в больших количествах в районе фактории Хадыта. Это некрофильные *Cynomyia mortuorum* L., *Protophormia terranovae* R.-D. и реже *Lucilia illustris* Mg. Неоднократно отмечался вид *Protocalliphora chrysorhorhea* Mg. — гнездовой паразит мелких воробьиных птиц. Имаго встречались в учетах крайне редко, зато личинки были обычны (как кровососы) в гнездах варакушки, краснозобого и лугового коньков, пеночек. Обилие личинок доходило до 400 экз. на одно гнездо (Ольшванг, 1974). Динамика численности калливорид показан на рис. 58. П. В. Басихин и А. Д. Петрова

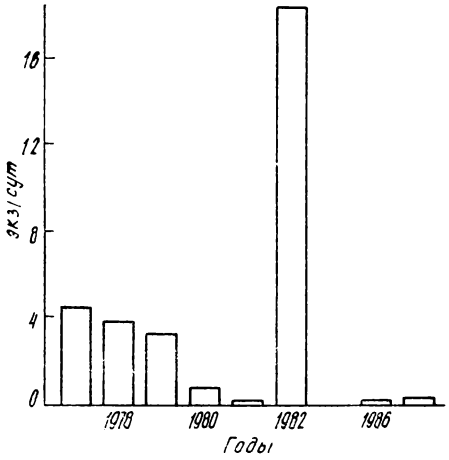
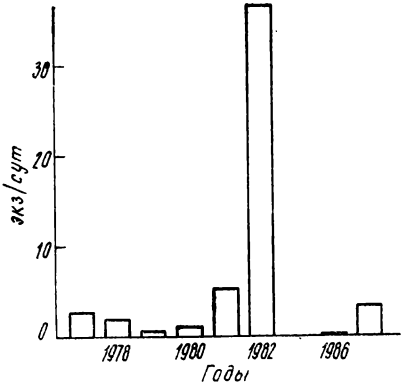


Рис. 55. Динамика численности Helomyzidae (ловушкой Малеза)



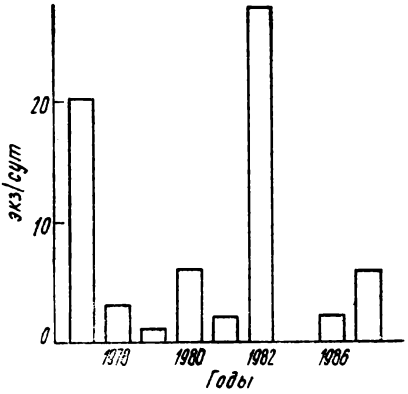


Рис. 56. Динамика численности Scatophagidae (ловушкой Малеза)

Рис. 57. Динамика численности Phoridae (ловушкой Малеза)

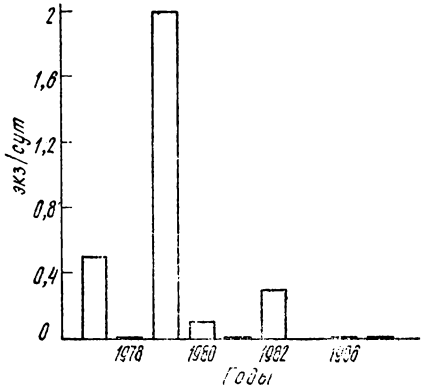


Рис. 58. Динамика численности Calliphoridae (ловушкой Малеза)

Таблица 22

Видовой состав и численность некоторых таксонов Diptera Brachycera (пойма р. Хадытаяхи), экз/сут

Таксон	Максимальное обилие	Год с максимальным обилием
Sepsidae	0,3	1978
Rhagionidae		
Chrysopilus arcticus Frey.	0,1	1977
Pipunculidae		
Chalarus sp., *Pipunculus* sp.	0,2	1977
То же	1,8	1978
»	0,1	1980
Ephydridae	1,2	1978
То же	0,1	1982
Chloropidae	0,1	1978

Таблица 23

Пауки поймы р. Хадытаяхи (учет с помощью биоценометра)

Семейство	Кол-во видов	% по обилию	Доминирующие виды	% по обилию
Araneidae	3	8	*Larinioides patagiatus* (Cl.)	5
Clubionidae	3	4		
Dyctinidae	2	4	*Dyctina* sp.	3
Gnaphosidae	1	<1		
Linyphiidae	29	60	*Leptiphantes angulatus* P.-C.	2
			L. nigriventris (L. K.)	3
			Macrargus multesinus O. P.-C.	3
Lycosidae	5	6	*Pardosa* sp.	2
Salticidae	2	2	*Tmeticus affinis* (Blackm.)	2
Tetragnathidae	2	4	*Tetragnatha extensa* (L.)	2
Thereviidae	1	8	*Robertus lyrifa*	8
Thomisidae	4	4		

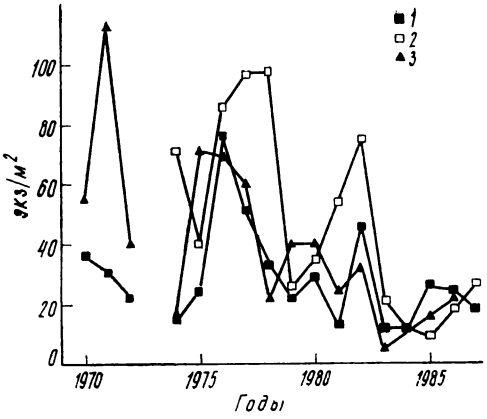


Рис. 59. Динамика численности пауков в мохово-лишайниковом ярусе:

1 — в тундре, *2* — редколесье, *3* — на лугу

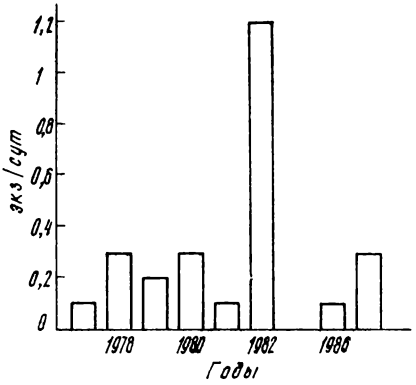


Рис. 60. Динамика численности пауков (ловушкой Малеза)

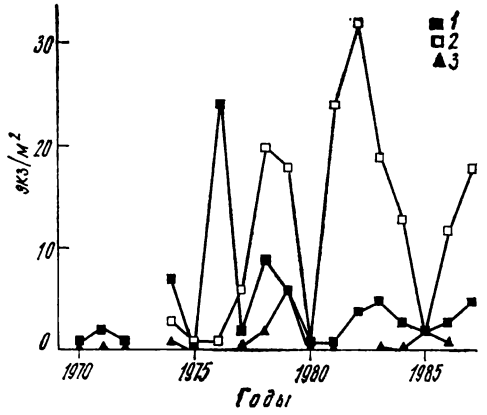


Рис. 61. Динамика численности *Myriapoda* в мохово-лишайниковом ярусе:

1 — в тундре, *2* — редколесье, *3* — на лугу

(1991) отметили на Южном Ямале еще девять видов некрофильных каллофорид, указывая, что по числу видов некрофильных Calliphoridae фауна Южного Ямала богаче районов северной и средней тайги.

Из *Diptera Brachicera* отмечались представители еще ряда семейств, их численность была более низкая, чем у перечисленных таксонов, некоторые виды обнаруживались не каждый сезон (табл. 22). Это мухи из семейств Sphaeroceridae (один вид), Piophilidae (*Piophila vulgaris* Mg., *P.* sp., Tephritidae (один), Lauxaniidae (один), Pallopteridae (*Palloptera* sp.), Lonchaeidae (один), Agromyzidae (два — четыре), Milichidae (*Meoneura* sp.). За время исследований в ловушке Малеза очень редко отмечались мухи-тахины (Tachinidae). Из этого семейства отмечены *Nowickia* sp. и *Wagneria prunaria* Rd., из гусениц медведицы *Arstia olschwangi* выведены мухи *Carcelia dubia* L. R. B. Единично отмечался овод *Cephenemia trompe* Modeer (Oestridae).

Прочие членистоногие

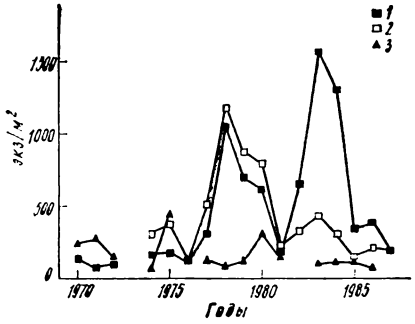
Среди прочих членистоногих мезофауны заметно выделяются пауки и многоножки (табл. 23). Пауки (*Aranei*) достаточно разнообразны, установлено более ста видов. О структуре населения пауков нет никаких данных.

Динамика численности пауков показана на рис. 59, 60. В тундровых и лесных ассоциациях биомасса пауков в моховой дернине менялась от 60 до 320 мг/м^2, а обилие — от нескольких экземпляров до 100 экз/м^2. На луговом участке характер динамики численности несколько иной. Из сенокосцев (Phalangidae) в пойме р. Хадытаяхи известен широко распространенный транспалеаркт *Mitopus morio* L. Но данных по численности и ее изменчивости для этого вида нет.

Из *Myriapoda* часто встречаются в моховой дернине и почве представители *Lithobiomorpha* (*Monotarsbius curtipes*). Обилие этого вида в моховой дернине достигала 30 экз/м^2. Динамика численности *M. curtipes* показана на рис. 61. Кроме костянок, единично отмечались и геофилы (*Geophilomorpha*).

Глава 5
СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЭНТОМОЦЕНОЗА ПОЙМЫ р. ХАДЫТАЯХИ

Резюмируя таксономическую структуру населения насекомых и других членистоногих поймы р. Хадытаяхи (считая данный энтомоценоз представителем сообществ членистоногих западносибирского сектора Южной Субарктики), представим средние значения биомассы и численности основных таксонов. В моховолишайниковом ярусе (табл. 24) структура населения, количественные соотношения групп представляются величинами одного порядка, хотя различия в обилии и биомассе отдельных групп могут существенно отличаться. Среднее квадратичное отклонение часто превышает средние значения, указывая на сильные разногодичные колебания количества членистоногих, особенно в тундре и в редколесье. На лугу эти показатели более стабильны. С 1970 до 1975 г. биомасса и численность исследуемых беспозвоночных была относительно стабильной, на уровне 100—400 экз/м^2, что позволило предположить высокую устойчивость этих показателей вообще в районе исследования (Ольшванг, 1974). Однако с 1976 до 1988 г. отмечались доста-



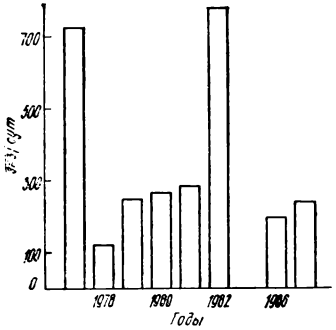


Рис. 62. Общая динамика численности членистоногих в мохово-лишайниковом ярусе:

1 — в тундре, *2* — редколесье, *3* — на лугу

Рис. 63. Общая динамика численности насекомых хорто-аэробионтов (ловушкой Малеза)

Таблица 24

Биомасса и обилие членистоногих в моховой дернине и в почве (средние данные за 1970—1988 гг.)

Таксономические группы	Тип растительности		
	Тундра	Редколесье	Луг
Червецы	601,3±531,4 / 409,1±451,0	635,2±463,9 / 498,4±674,5	134,1±192,5 / 59,4±86,6
Жужелицы	18,9±2,9 / 2,5±2,5	49,3±57,1 / 2,7±1,7	67,1±79,5 / 4,8±3,2
Стафилиниды	15,8±11,7 / 11,5±10,1	26,8±14,7 / 9,9±6,8	38,9±28,7 / 15,7±14,3
Прочие жуки	11,3±2,2 / 1,8±1,3	85,1±121,2 / 4,5±4,2	120,7±164,4 / 8,6±8,9
Личинки двукрылых	32,0±5,0 / 2,7±2,9	89,1±106,7 / 5,2±6,1	209,9±170,4 / 18,1±15,9
Пауки	82,2±6,7 / 28,8±16,5	145,1±25,4 / 51,9±32,7	91,0±46,2 / 38,2±29,0
Многоножки	34,4±43,4 / 4,4±5,6	84,1±17,3 / 12,1±2,7	42,7±46,2 / 38,2±28,0
Прочие насекомые	61,4±72,5 / 15,2±7,1	92,1±95,3 / 42,3±65,0	96,2±124,8 / 21,3±50,2
Всего	866,6±36,7 / 473,4±53,6	1207,4±10,4 / 467,09±22,1	764,6±212,7 / 165,7±109,0

Примечание. В числителе — значения биомассы в живом весе, мг/м², в знаменателе — обилия, экз/м².

точно резкие колебания численности и биомассы членистоногих. В 1981 г. наблюдалась депрессия численности, которая сменилась подъемом к 1982—1983 гг., и новое снижение численности до среднегодовых значений отмечено в 1985—1987 гг. (рис. 62).

Данные количественные характеристики членистоногих мохово-лишайникового яруса совпадают с таковыми, полученными при почвенно-зоологических исследованиях других авторов в данном регионе (Козловская, 1955; Стебаев, 1959, 1962). Отличительная особенность района поймы р. Хадытаяхи — высокое обилие червецов *Arctorthezia cataphracta*.

В хорто- и аэробионтном комплексе насекомых и пауков (среднемноголетние значения динамического обилия приводятся в табл. 25) также отмечаются аналогичный характер разно-

Таблица 25

Динамическое обилие насекомых и пауков поймы р. Хадытаяхи *, экз/сут

Таксон	$M \pm \sigma$	Таксон	$M \pm \sigma$
HOMOPTERA		Culicidae	93,3±66,8
Cicadellidae . . .	1,3±2,4	Simulidae	31,5±41,7
Psyllidae	4,4±4,0	Fungivoridae . . .	2,6±2,4
Aphididae	0,8±0,9	*DIPTERA BRACHYCERA*	72,7±97,1
HEMIPTERA	0,2±0,3	Tabanidae	0,7±0,8
COLEOPTERA	0,7±1,0	Empididae	24,4±51,5
THYSANOPTERA . .	6,2±8,7	Dolichopodidae . .	1,6±1,4
TRICHOPTERA . . .	4,0±9,3	Syrphidae	3,7±4,6
LEPIDOPTERA . . .	3,7±6,6	Muscidae и Anthomyidae	19,0±3,3
HYMENOPTERA . .		Helomyzidae . . .	3,9±6,1
Tenthredinidae . .	5,9±5,4	Scatophagidae . .	6,4±12,3
HYMENOPTERA PARASITICA	30,2±33,4	*ARANEI*	0,3±0,4
DIPTERA NEMATOCERA	32,7±16,0		
Limoniidae . . .	1,1±1,2	Всего	368,1±248,8

* Хорто- и аэробионты; использовали ловушку Малеза (средние данные за 1977—1987 гг.).

годичной динамики численности (рис. 63), подъемы численности в 1977 и 1982 гг.

Особенности структуры населения исследуемого района хорошо заметны при сравнении ее с такими же показателями из более северных или более южных районов в аналогичных по физиономическому облику растительных ассоциациях (луга и заросли ивы и ольхи вблизи водоемов) при одинаковых методах учета в течение одного года.

Оценивая исследуемый энтомоценоз по его фрагменту — хорто-аэробионтам, видно, что по характеру таксономической структуры (обилию на уровне отрядов), размерной структуры и по особенностям сезонной динамики данное сообщество имеет следующие особенности (рис. 64). В энтомоценозе поймы р. Хадытаяхи преобладают длинноусые двукрылые (Chironomidae, Culicidae, Simulidae и др.). В типичных, более северных тундрах, доля короткоусых двукрылых выше, зато энтомоценозы, расположенные южнее, отличаются от тундровых большей долей равнокрылых и прочих насекомых (муравьев, других непаразитических перепончатокрылых, жуков, сеткатокрылых, крупных бабочек и пр.). Энтомоценоз поймы р. Хадытаяхи более всего сходен по таксономической структуре с энтомоценозом поймы р. Соби на Полярном Урале. Можно отметить заметное преобладание насекомых с длиной тела 3—5 мм, тогда как в более южных сообществах доминируют по обилию мелкие виды

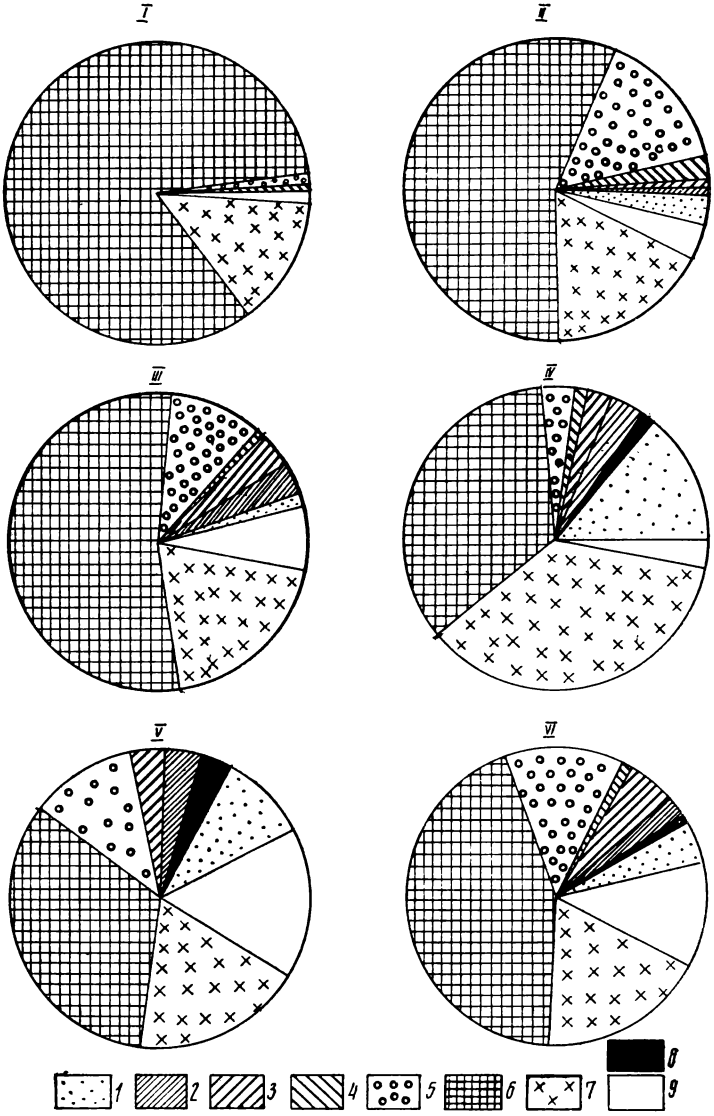


Рис. 64. Таксономическая структура населения членистоногих в различных районах (% от общего числа), насекомых (ловушкой Малеза):

I — Средний Ямал (пойма р. Нурмаяхи), *II* — Южный Ямал (пойма р. Хадыгаяхи), *III* — Полярный Урал (пойма р. Соби), *IV* — Средний Урал (окр. оз. Таватуй), *V* — Закавказье (окр. г. Поти); *1* — *Homoptera*, *2* — *Thysanoptera*, *3* — *Lepidoptera* (*Microlepidoptera*), *4* — *Tenthredinidae* (*imago*), *5* — *Hymenoptera* (наездники), *6* — *Diptera Nematocera*, *7* — *Diptera Brachycera*, *8* — *Aranei*, *9* — *Insecta varia*

Таблица 26

Структура и динамика населения насекомых — хорто- и аэробионтов в различных зонах в 1988 г.

Таксон, размерная группа, время учета	Тундра	Лесотундра	Тайга	Субтропики
	Средний Ямал (р. Нурмаяха)	Южный Ямал (р. Хадытаяха)	Средний Урал (окр. г. Екатеринбурга)	Закавказье (окр. р. Поти
Таксономическая структура, %				
Homoptera	0,3	3,9	15,9	5,3
Coleoptera	0,1	0,5	5,3	2,0
Lepidoptera	0,5	0,4	3,8	5,5
Hymenoptera parasitica	1,4	16,2	16,3	12,1
Diptera Nematocera	83,7	53,2	33,6	16,3
Diptera Brachycera	13,5	21,4	15,2	16,3
Размерная структура, %				
Длина тела, м				
до 2	23	28	44	51
2,1—5	39	56	44	37
5,1—7	20	7	6	6
7,1—10	16	6	5	3
Более 10	2	3	1	3
Сезонная динамика, экз/сут				
Март	0	0	0	+
Апрель	0	0	8,4	16,0
Май	0	0	10,1	16,7
Июнь	0	0,5	26,2	15,7
Июль	34,9	187,4	21,0	11,4
Август	18,5	65,3	18,1	26,1
Сентябрь	0	0,2	18,4	51,0
Октябрь	0	0	7,5	15,0
Ноябрь	0	0	0	+
Всего за сезон, экз.	716	7716	4806	5780

Примечание. (+) — единичные экземпляры.

Diptera Nematocera с длиной тела до 2 мм (табл. 26). Тем не менее по перечисленным структурным категориям резких различий между сравниваемыми энтомоценозами нет, конечно, на данном уровне (до отрядов и семейств) рассмотрения.

Разногодичные изменения численности таксонов характерны и для более южных широт. Это можно видеть из материалов Ч. Кенди (1979) в листопадном лесу Иллинойса (США) (табл. 27).

Таблица 27

Обилие некоторых групп членистоногих (Иллинойс, США), экз/м²

Таксон, группа	Число лет наблюдений	$M \pm \sigma$
Aranei	26	61,9±9,9
Diptera (larva et pupa)	24	76,0±76,0
Myriapoda	24	26,3±20,6
Carabidae	24	8,0±8,0
Staphylinidae	24	59,5±67,7
Tipulidae *(imago)*	38	1,6±1,2
Hemiptera	24	29,5±13,3
Homoptera	24	45,2±17,8
Всего	38	470,0±277,7

Примечание. По данным C. Kendeigh (1979); среднемесячные за сезон.

В рассматриваемом нами энтомоценозе выделяется одна характерная особенность: необычно высокая (по сравнению с другими регионами) численность хорто-аэробионтов, как абсолютно, так и за единицу времени, причем в последнем случае очевидна высокая продуктивность энтомоценозов лесотундры (за два летних месяца на Южном Ямале отмечалось почти в два раза больше насекомых, чем за семь на Среднем Урале, и больше, чем за девять в Закавказье).

Глава 6
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ ЛОКАЛЬНОЙ ФАУНЫ ЮЖНОГО ЯМАЛА

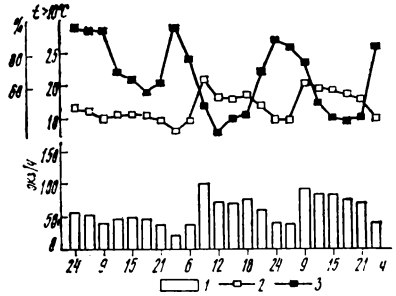
Знание причин, обусловливающих динамику численности насекомых, имеет исключительно важное (как прикладное, так и теоретическое) значение. Этому вопросу посвящен огромный перечень литературных источников. Существует ряд теорий, пытающихся объяснить разногодичную изменчивость численности насекомых и причины их периодических массовых размножений. Все они относятся главным образом к насекомым умеренных широт. Г. А. Викторов (1955), давая обзор теорий динамики численности насекомых, указывает, что существуют сторонники исключительно биотических факторов, определяющих изменения численности (Escherich, 1914; Фридерикс, 1932), другие признают невозможность объяснений флуктуаций численности только биоценотическими отношениями, а третьи (Боденхеймер, 1930) вообще отрицают влияние биотических факторов на насекомых. Большинство же исследователей в той или иной степени признают комплексное влияние — и биотических и абиотических факторов. Эти взгляды выразил Г. А. Викторов (1963) в своей синтетической теории эволюции насекомых. Кроме того, есть точка зрения, что разделение факторов среды на биотические и абиотические экологически некорректно (Andrewatha, Birch, 1960). Обзор взглядов на динамику численности животных, в том числе и насекомых, приводит А. А. Максимов (Максимов, 1984; Максимов, Ердаков, 1985), отмечая решающую роль циклических изменений среды обитания в изменении численности животных. Все попытки объяснить флуктуации численности основывались на исследовании отдельных видов и все противоречия, возникающие между авторами теорий во многом сводились к недостатку фактических данных. Кроме того, не всегда внимание обращалось на важность исторического подхода к изучению динамики численности насекомых конкретных регионов (Рубцов, 1947). К примеру, энтомологи, в отличие от дендрохронологов, не имеют возможности располагать вековыми данными по численности насекомых и пользуются сведениями за относительно небольшой ряд лет. А только анализ многолетних данных может привести к пониманию законо-

мерностей динамики численности насекомых. Только по нескольким видам есть данные о численности за достаточно длительный период времени. Ю. Одум (1975), со ссылками на авторов (Varly, 1949, Boltensviler, 1964), показывает колебания численности пяденицы *Bupalus* в лесах ФРГ с 1880 по 1940 г. (60 лет). и листовертки *Zeiraphera griseana* с 1890 по 1965 г. (75 лет). По динамике численности комплекса насекомых и других беспозвоночных наиболее длинный ряд наблюдений имеется у В. Шелфорда (Shelford, 1951). Продолжая эти наблюдения, Ч. Кенди (Kendeigh, 1979) имел возможность проследить за изменениями численности насекомых, пауков, мириапод и моллюсков в течение 38 сезонов. Было показано, что в большинстве случаев численность беспозвоночных определяется климатом. Однако отмечалось (Shelford, 1951), что сами климатические факторы могут воздействовать на насекомых опосредованно (через кормовую базу, хищников и пр.), но то, что для пойкилотермных организмов климатические воздействия очень существенны, отмечалось давно (Uvarov, 1931), подтверждалось неоднократно на разных энтомологических объектах (например, на основании многолетних исследований трипсов на розах) (Andrewartha, Birch, 1960). Вероятно, эти воздействия должны неодинаково сказываться на разные компоненты энтомоценоза в различных точках ареала вида, климатической зоны и т. д.

В Южной Субарктике, на границе леса и тундры (граница леса также определяется во многом климатическими факторами) (Спурр, Бариес, 1984), для многих (особенно для бореальных лесных видов) влияние климата должно быть более существенным, чем в умеренных широтах. Совпадения границ ареалов с изолиниями климата широко известны для многих беспозвоночных (Зедлаг, 1980).

Можно предполагать, что именно в Субарктике абиотические воздействия на насекомых будут проявляться сильнее, чем биотические. Известно, что хищники и паразитоиды адаптированы к более узкому диапазону условий среды, чем их потенциальные жертвы. Это показано на отношениях наездников и их хозяев (Теленга, 1953). Равно как и устойчивость к суровости климата растений, вероятно, выше, чем у насекомых, фито- и ксилофагов. Это было замечено при рассмотрении распространения деревьев и жуков-ксилофагов (Мухин, Ольшванг, 1980). Как показывает приводимый ниже анализ соотношений динамики климатических факторов и разногодичных изменений численности членистоногих, эта зависимость кажется очевидной и значительной. Исключительно важное значение климата в жизни насекомых отмечено достаточно давно и в известных исследованиях Б. Уварова (Uvarov, 1931).

За время наблюдений рассматривалась суточная, сезонная и разногодичная изменчивость численности членистоногих. Суточная динамика в течение летнего сезона регистрировалась



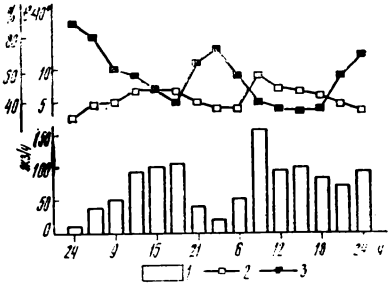


Рис. 65. Суточная динамика численности насекомых-хорто-аэробионтов (ловушкой Малеза):

Здесь и на рис. 66: *1* — кол-во насекомых (за 3 ч), *2* — *t* °С, *3* — относительная влажность

Рис. 66. Суточная динамика численности насекомых-хорто-аэробионтов (ловушкой Малеза)

с помощью ловушки Малеза. Максимальное количество насекомых обычно отмечалось в июле, в середине дня (15—18 ч), когда в ловушку попадало до 200 экз. насекомых (в основном двукрылые) и когда температура воздуха была наиболее высокой — (+)13 °С и выше. На рис. 65 показана суточная динамика численности (активности) насекомых 20—21 июля 1977 г. Чем выше температура воздуха, тем выше активность насекомых и тем выше вероятность их попадания в ловушку, но отмечается и зависимость активности насекомых от относительной влажности воздуха. При относительной влажности воздуха ниже 40 % многие двукрылые (например, Culicidae) не летают. При учете кошением наибольший «улов» отмечали в 19—24 ч при понижении температуры (насекомые большей частью сидят на растениях). При низких температурах воздуха (ниже средней и до 0°) насекомые ловушкой почти не учитывались (рис. 66). В это время динамика относительной влажности воздуха существенно не влияет на активность. Температура, относительная влажность воздуха, ветер и осадки — факторы, ограничивающие активность насекомых. Затрудняется встреча полов, откладка яиц, питание, что сказывается на численности вида в будущем сезоне. При этом различные виды и таксоны, конечно, по-разному реагируют на изменения погоды в каждый момент времени. Арктические и арктогорнобореальные виды, например, шмели *Bombus pyropigus* и *B. lapponicus*, летают при температуре около 0°, что для большинства остальных видов невозможно.

В сезонной динамике также отмечается зависимость активности от суточной температуры и от продолжительности осадков. На рис. 67, 68 показана сезонная динамика насекомых в холодном 1978 г. и в теплом 1982 г. Обычно численность и актив-

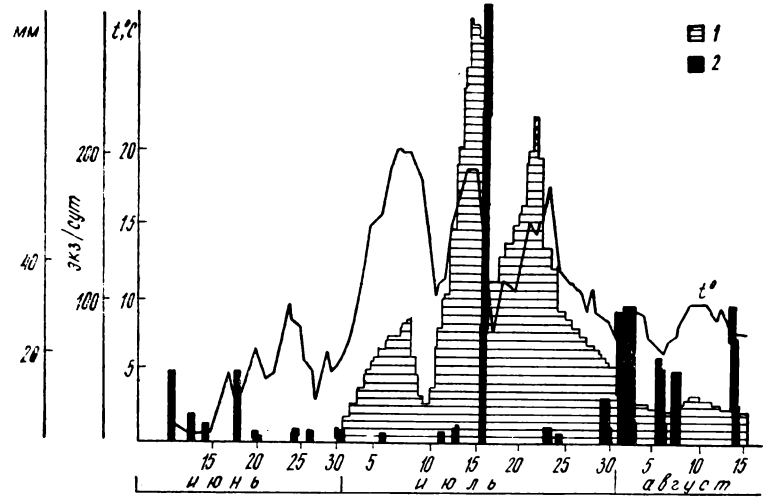


Рис. 67. Сезонная динамика численности насекомых (ловушкой Малеза, 1978 г.):

Здесь и на рис. 68: *1* — численность, *2* — осадки

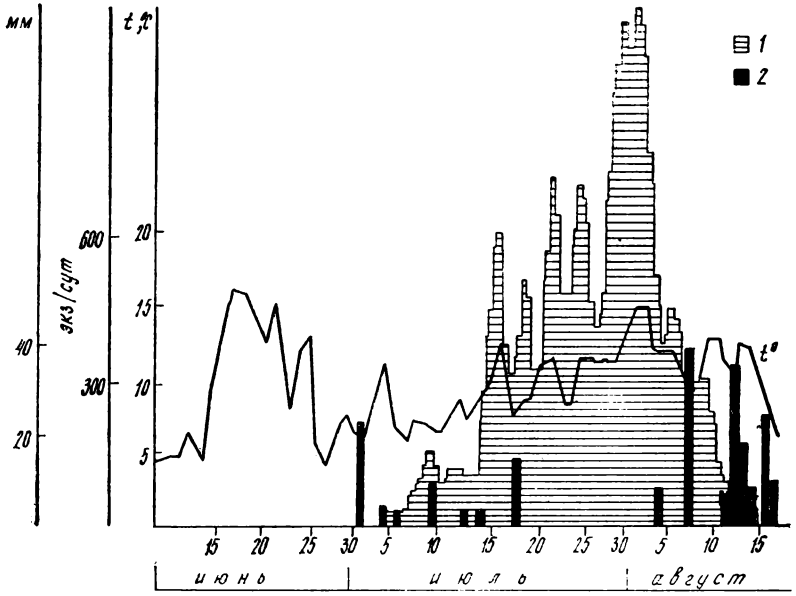


Рис. 68. Сезонная динамика численности насекомых (ловушкой Малеза, 1982 г.)

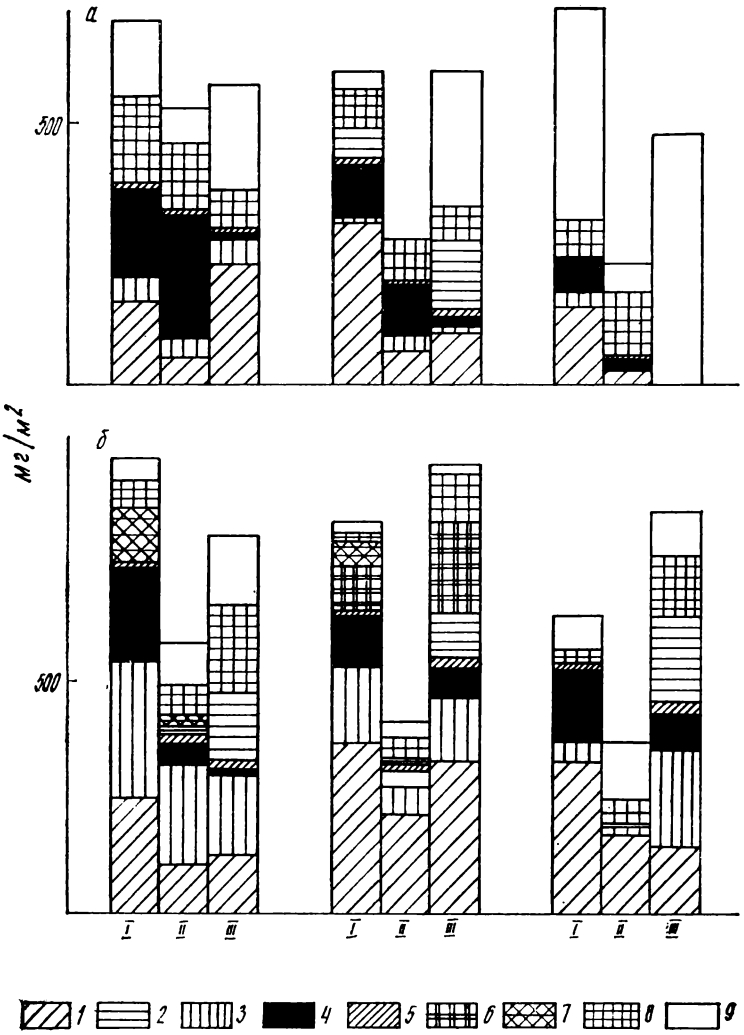


Рис. 69. Сезонная динамика биомассы (живой вес) членистоногих в мохово-лишайниковом ярусе в тундре:

а — мелкокочкарная, мохово-осоково-багульниковая, *б* — крупнобугристая, багульниково-ерниковая тундра; *I* — период с 20 по 30, *II* — с 12 по 25 июля, *III* — с 1 по 5 августа; *1* — личинки типулид, *2* — личинки пилильщиков, *3* — червецы, *4* — жужелицы, *5* — стафилиниды, *6* — гусеницы, *7* — личинки жуков, *8* — пауки, *9* — прочие насекомые

ность возрастают к 15—20 июля; подъем численности, обусловленный вылетом («выходом на жизненную арену») новых видов и особей, прерывается ненастной погодой. В годы с исключительно теплой и благоприятной погодой активный период очень многих видов достаточно короткий, иногда составляет всего несколько дней. Обычно же активный лет насекомых проходит дискретно, прерывается периодами ненастья, отчего общий срок активности насекомых удлиняется. У типулид в теплый 1976 г. активный лет проходил с 7 по 18 июля (11 дней), в 1977 г. лет продолжался около месяца, с 23 июня по 24 июля, так как прерывался периодами низких температур, дождями и сильными ветрами. В 1982 г. погода была очень благоприятна для насекомых, высокая активность всех таксонов отмечалась около двух недель. Затем численность насекомых резко упала, и хотя активные имаго отмечались до сентября, высокого обилия не наблюдалось даже при хорошей погоде. При поздней весне (1972 г.) сроки лета сдвигаются, и период максимальной численности может приходиться на начало августа.

Надо отметить, что общую численность насекомых определяют в большей степени условия прошлого или даже позапрошлого сезонов.

В мохово-лишайниковом ярусе сезонная динамика численности выражалась, как правило, в некотором снижении их количества в середине сезона (рис. 69) за счет вылета имаго, личинки которых обитают в подстилке и почве, а также за счет миграций части насекомых и пауков в верхние растительные ярусы. Сроки этих изменений тоже связаны с погодой. Численность и биомасса большинства обитателей мохово-лишайникового яруса в данном сезоне также была связана с условиями климата, чаще с климатом прошлого года.

Глава 7
ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ ЮЖНОГО ЯМАЛА. ВОЗМОЖНЫЙ ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Прогнозирование динамики численности животных имеет достаточно большой теоретический и практический интерес. Все теории динамики численности ставили своей конечной целью понимание (или просто обнаружение) факторов, ее определяющих, для составления прогнозов флуктуаций популяций насекомых. Как уже упоминалось, все они основывались на исследовании отдельных видовых популяций. А. А. Шаров (1986), обобщая огромный материал по моделированию динамики популяций насекомых, упоминает 45 видов, для которых предложены различные математические модели динамики численности. Из них для 16 видов созданы модели многолетней динамики численности. На уровне сообществ многолетние изменения численности рассматривались американскими исследователями (Kendeigh, 1979). Проанализированы изменения численности 36 отдельных видов пауков, многоножек, наземных моллюсков и насекомых, а также групп и таксонов на уровне родов и семейств в разных растительных ярусах и сообществах (в широколиственных лесах на границе прерий, штат Иллинойс). Разногодичные изменения численности сравнивались с 31 фактором погоды методом пошаговой, или ступенчатой, регрессии (Efroimson, 1960, цит. по: Kendeigh, 1979). Аналогичный метод был использован в настоящей работе. Эта методика позволяет анализировать большое число факторов даже при малом объеме выборки (Джефферс, 1981). В качестве факторов были взяты значения климатических параметров, указанных в гл. 2. Приведены уравнения регрессии (см. табл. 29), построенные в результате анализа многолетних данных по биомассе и обилию группировок членистоногих Южного Ямала. Группы представляли собой отдельные виды, но главным образом в нее входили представители одного семейства или более высокой таксономической категории. Рассмотрены экологические группировки (мезофилы — ксерофилы) и группы видов, сходных по характеру гео-

Таблица 28

Частота встречаемости значимых факторов погоды

ФАКТОР	Символ	№ символа											Всего
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Температура, 0 °С	*T*	6	8	2	2	2	2	5	5	1	1		34
	t	5	4	2	7	3	4	4	1	4	5	1	40
Осадки, мм	*P*	1	2										3
	p	4	1										5
Число дней с определенной t°	*D*	4	2	2									8
	d	4	1	1									6
	(*d*)	2	1										3
Ветер (число дней с ветром)	*W*	4	3										7
	w	1	2										3
Продолжительное солнечное сияние	*S*	3											3
	s	3											3
Относительная влажность воздуха	*M*	2											2
	m	2											2
	(*m*)	1											1
Индекс аридности	*I*	1											1

графического распространения (арктические виды — бореальные лесные виды). Всего оценено 96 отношений группировок членистоногих с факторами погоды. В большинстве случаев наблюдали довольно высокую корреляцию изменения обилия членистоногих с изменением одного или нескольких факторов погоды, значимыми были погодные факторы предыдущего года (65 % всех случаев), а иногда и позапрошлого года. Существенными бывают температурные показатели (60 %): подекадная сумма температур леса (*T1*), минимальная средняя (*T2*) и максимальная средняя (*T4*). В табл. 28 показано, как часто тот или иной фактор погоды оказывался определяющим динамику численности таксона. Осадки в качестве такого фактора выступали только в 6 % случаев, длительность определенного периода в днях (число дней без мороза, число дней с температурой выше 0° и выше 10 °С) — в 14 %, наличие или отсутствие ветра — в 10 %. Проверили возможность влияния количества членистоногих в предыдущем и позапрошлом годах на их численность в данном сезоне, чтобы оценить роль биотических факторов, зависящих от плотности населения. Простой регрессионный анализ показал, что в тундровых участках такая зависимость (от численности в прошлом году) отмечается для червецов (r^2=0,5), в редколесье — для пауков (r^2=0,5), на лугу — для червецов (r^2=0,85), стафилинид (r^2=0,96), личинок двукрылых (r^2=0,56), пауков (r^2=0,5). Для стафилинид и пауков на лугу отметили достоверную зависимость их численности в данном году от их количества в позапрошлом году (соответственно r^2=0,6 и r^2=0,7). Для указанных групп зависимость

изменения их численности от климатических факторов была незначительной (невысокий коэффициент корреляции) или недостоверной. В 15 случаях не обнаружено достоверной связи между изменениями численности или биомассы таксона от исследуемых и биотических (численность прошлого года), и абиотических (климатических) факторов.

Одни и те же группы и таксоны по-разному реагировали на изменчивость климата в различных растительных ассоциациях. Также одинаковые группы могут неоднозначно зависеть от климатических факторов при сравнении данных, собранных разными методами учета. Из 29 групп насекомых, учитываемых с помощью ловушки Малеза, отмечена связь динамики численности с изменением погодных факторов, и только для трех таксонов (Syrphidae, Dolichopodidae, Limoniidae) такая связь оказалась недостоверной. Из 17 видов и групп чешуекрылых и типулид, учитываемых на маршрутах, для двух видов сатирид (*Erebia rossi* и *E. disa*) и в целом для пядениц и совок аналогичные достоверные связи не выявлены. При учете с помощью биоценометра также удалось установить, что из 42 случаев в 18 достоверных корреляций не было. Этому можно дать следующие объяснения.

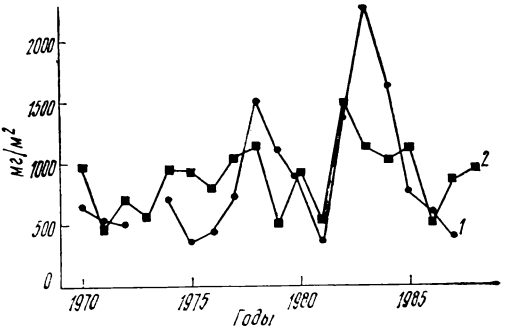
1. Учеты на маршруте и учет с помощью ловушки Малеза выявляют в первую очередь активных летающих особей. Активность насекомых, безусловно, связана с погодой (с изменением температуры, ветренности и т. д.), поэтому связь изменения численности с климатом отмечалась почти всегда. Отсутствие такой связи может быть объяснена либо малочисленностью таксона, либо малой пригодностью метода учета таксона. При отсутствии связей (пример с *Erebia*) можно полагать, что исследуемые климатические параметры малозначимы для видов, хорошо адаптированных к северным условиям.

2. Учет с помощью биоценометра отмечает реальную плотность видов (учитывается обилие на единицу площади) и незначительно зависит от их активности в момент сбора. Более точно учитываются малоподвижные формы. В моховой дернине членистоногие легко могут находить благоприятные микроклиматические условия, и многие параметры климата в определенных биотопах не оказывают на членистоногих влияния. Хорошо приспособленные к данным условиям герпетобионты от динамики погоды могут не зависеть. В таких случаях наблюдалась их связь с фактором плотности (червецы и стафилиниды на лугу).

3. Такие общие выводы можно сделать на основе анализа исследуемых зависимостей. Однако отмечается (Woodmansee, Lauenroth, 1984, по Шарову, 1986), что полиномиальные регрессионные модели динамики численности могут не иметь прямого биологического содержания. Они ограничиваются какими-то важными компонентами системы, хотя достоверно известно, что

Рис. 70. Динамика биомассы (живой вес) членистоногих в мохово-лишайниковом ярусе в тундре:

Здесь и на рис. 71—73: *1* — определенная в природе, *2* — вычисленная



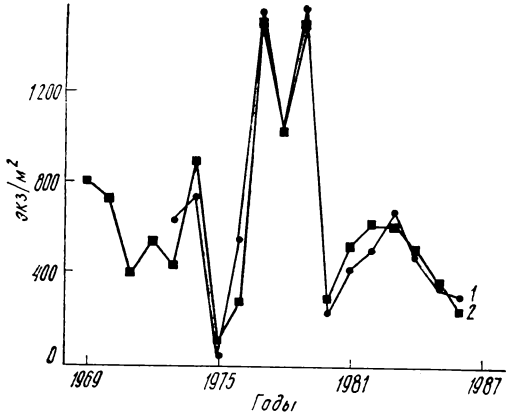
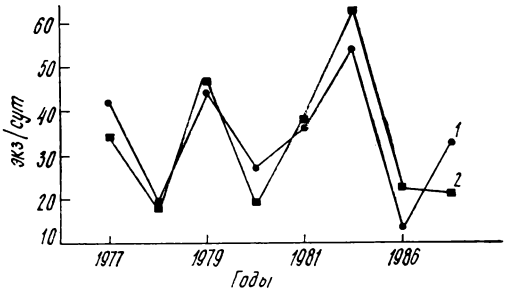


Рис. 71. Динамика биомассы (живой вес) червецов в редколесье

Рис. 72. Динамика численности *Diptera Nematocera* (ловушкой Малеза)



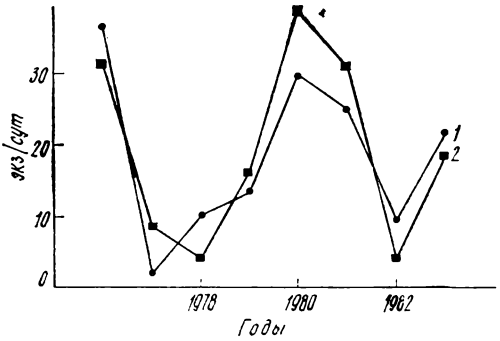


Рис. 73. Динамика численности Muscidae и Anthomyiidae (ловушкой Малеза)

Уравнения множественной регрессии, показывающие зависимость

Группы членистоногих	Метод учета, биотоп	Единица учета
HOMOPTERA	Биоценометр, тундра	экз/м^2
Arctorthezia cataphracta		
То же	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
		мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
Cicadellidae	Ловушка Малеза	экз/сут
Psyllidae	То же	То же
Aphididae	»	»
COLEOPTERA (всего)	»	»
То же	Биоценометр, тундра	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
Carabidae	Биоценометр, тундра	экз/м^2
То же	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
Staphylinidae	Биоценометр, тундра	экз/м^2
То же	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
THYSANOPTERA	Ловушка Малеза	экз/сут
LEPIDOPTERA	То же	То же
То же (кроме Tortricidae)	Маршрутный учет	экз/ч
Tortricidae	То же	То же
Гусеницы	Кошение сачком	экз/м^2
Rhopalocera (арктические виды)	Маршрутный учет	экз/ч
Rhopalocera (бореальные виды)	То же	То же
Syricoris lacunana	»	»
Pieridae		
Colias palaeno	»	»
Satyridae		
Coenonympha tullia	»	»
Oeneis bore	»	»
HYMENOPTERA		
Tenthredinidae	Ловушка Малеза	экз/сут
HYM. PARASITAE	То же	»
Ichneumonoidea	»	»
Chalcidoidea, Proctotrupoidea et al.	»	»
DIPTERA NEMATOCERA (всего)	»	»
Tipulidae (всего)	Маршрутный учет	экз/ч
Арктические виды	То же	То же
Бореальные виды	»	»
Гигрофильные виды	»	»
Мезоксерофильные виды	»	»

Таблица 29

членистоногих от климатических факторов на Южном Ямале

Уравнения	r^2
$Y=-2485{,}4+117{,}8T_3+13{,}5D_1$*	0,33
$Y=-981{,}2+248{,}2T_4$	0,26
$Y=-666{,}1+19{,}3t_1-72{,}3w_2$	0,6
$Y=-3403{,}1+6{,}6D_1-113{,}7T_6+24{,}9d_2-23{,}4d_3$	0,9
$Y=175{,}2-0{,}7P_2$*	0,22
$Y=385{,}0-1{,}5P_1$	0,2
$Y=-7{,}6+0{,}06T_1+0{,}3t_8$	0,88
$Y=32{,}9-6{,}4W_1-0{,}3W_2$	0,81
$Y=-4{,}9+S+0{,}1t_8+0{,}2T_9$	0,86
$Y=-3{,}0+0{,}2T_4+0{,}04p_2-1{,}5I$	0,85
Нет достоверной зависимости	
$Y=125{,}7+3{,}0t_{10}-2{,}0M$	0,33
$Y=-9{,}7-1{,}3T_6-0{,}5w_2$	0,63
Нет достоверной зависимости	
То же	
$Y=-1078{,}1+13{,}1t_1$	0,5
$Y=15{,}1-1{,}2W_1+0{,}01S+0{,}7T_9$	0,56
$Y=-87{,}3+0{,}1S$	0,46
$Y=0{,}2+0{,}3D_3$	0,19
Нет достоверной зависимости	
То же	
»	
$Y=31{,}9-5{,}8W$	0,28
Нет достоверной зависимости	
Нет достоверной зависимости	
$Y=119{,}9-5{,}8W_1$	0,27
$Y=-22{,}2+0{,}3T_1$	0,7
$Y=-19{,}9+0{,}2T_1$	0,87
$Y=-13{,}0+1{,}1T_1$	0,4
$Y=41{,}3-1{,}8T_3+2{,}7t_1$	0,74
$Y=1{,}2-0{,}01d_1+T_1$	0,79
$Y=17{,}8-1{,}1t_7-1{,}1T_9$	0,75
$Y=24{,}7-0{,}06P_1$	0,29
$Y=0{,}78+0{,}02t_1$	0,44
$Y=36{,}4+0{,}06T_1-0{,}54p_1-0{,}35M$	0,93
$Y=8{,}6+T_7$	0,41
$Y=4{,}1-t_5$	0,35
$Y=34{,}3-7{,}2W_1$	0,59
$Y=-243{,}3+9{,}3t_2+11{,}7T_{10}$	0,97
$Y=-149{,}3+6{,}2t_2+6{,}3T_{10}$	0,98
$Y=-60{,}3+3{,}4T_2+2{,}2t_8+3{,}1T_{10}$	0,93
$Y=139{,}8+7{,}2T_6+4{,}7T_5$	0,64
$Y=30{,}0-0{,}03S-3{,}0(T)_8+3{,}3(T)_9$	0,78
$Y=-100{,}0-6{,}7w_1+0{,}05s+1{,}6(M)$	0,79
$Y=40{,}3+0{,}1t_1-0{,}4(D)_2$	0,82
$Y=43{,}7-2{,}4t_9$	0,45
$Y=1{,}6-0{,}2d_1+0{,}4(D)_1$	0,74

Группы членистоногих	Метод учета, биотоп	Единица учета
Sciaridae	Ловушка Малеза	экз/сут
Cecidomyidae	То же	То же
Chironomidae	»	»
Culicidae	»	»
Simulidae	»	»
Fuungivoridae	»	»
DIPTERA BRACHYCERA (всего)	»	»
Tabanidae	»	»
Empididae	»	»
Phoridae	»	»
Helomyzidae	»	»
Личинки двукрылых (всего)	Биоценометр, тундра	экз/м^2
То же	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
Насекомые (хорто- и аэробионты; всего)	Ловушка Малеза	экз/сут
Aranei	То же	»
То же	Биоценометр, тундра	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
Lithobiomorpha	Биоценометр, луг	экз/м^2
То же	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, редколесье	экз/м^2
»	То же	мг/м^2
»	Биоценометр, луг	экз/м^2
»	То же	мг/м^2

Примечание. Строчные буквы — климатические показатели данного года, заглав-
* Наличие достоверной связи с уровнем плотности (численности) прошлого года.

система содержит и множество других компонентов. И тем не менее такие модели могут быть очень полезными, так как позволяют удовлетворительно прогнозировать численность. В нашем случае вычисленные с помощью полученных уравнений регрессии гипотетические значения численности различных групп насекомых достаточно хорошо совпадают с реально наблюдаемыми (рис. 70—73).

Сравнение многолетних наблюдений на Ямале с наблюдениями Ч. Кенди (Kedneigh, 1979) в Америке все же убеждает в том, что наблюдаемая зависимость членистоногих от климата достаточно реальна. Известно (Чернов, 1978), что с продвижением с юга на север возрастает зависимость беспозвоночных от температуры, а в обратном направлении — от влажности; наблюдается высокая связь числа видов со среднеиюльской темпера-

Уравнения	r^2
$Y=16{,}3+1{,}2P_1+0{,}1p_2+7{,}7t_7$	0,91
$Y=-1{,}7+2{,}4T_4-0{,}6W_2$	0,75
$Y=-293{,}8+8{,}7t_2+17{,}2T_9$	0,88
$Y=-443{,}5+32{,}2t_2-3{,}7t_7$	0,93
$Y=-177{,}3+66{,}5t_8$	0,55
$Y=-19{,}3+2{,}1t_2-1{,}6t_4+0{,}04t_7$	0,96
$Y=224{,}8+44{,}8T_4+28{,}5T_7$	0,75
$Y=-7{,}9+0{,}1t_3+0{,}4t_2-0{,}1t_5$	0,96
$Y=-176{,}0+18{,}0T_{10}$	0,52
$Y=9{,}6+2{,}1T_5+2{,}3T_2+2{,}6T_7$	0,94
$Y=-17{,}4+3{,}3T_5$	0,57
Нет достоверной зависимости	
То же	
»	
$Y=686{,}9+0{,}4s-8{,}7D_2+13{,}3W_2$	0,8
Нет достоверной зависимости	
$Y=890{,}0-6{,}2d_2-36{,}7T_2+7{,}4D_1$	0,8
$Y=918{,}9+72{,}8T_{10}+88{,}9T_7$	0,97
$Y=0{,}09+0{,}3T_4-0{,}1T_2$	0,72
Нет достоверной зависимости	
$Y=285{,}6-9{,}9W_2-29{,}9W_1$	0,41
$Y=1087{,}6+5{,}0P_1-3{,}9m-11{,}9M$	0,72
$Y=2274{,}2-26{,}7M-30{,}3t_4$	0,62
Нет достоверной зависимости	
$Y=-164{,}9-16{,}7t_6$	0,83
Нет достоверной зависимости	
$Y=127{,}9+1{,}7t_1$	0,57
Нет достоверной зависимости	
То же	
»	
$Y=417{,}1+5{,}5d_1$	0,46

ные — прошлого, заглавные буквы в скобках — позапрошлого.

турой (Чернов, 1989). В Иллинойсе, на границе прерий, в 28 % случаев наблюдалась связь динамики населения беспозвоночных с динамикой осадков и 28 % — с температурой, тогда как на Южном Ямале связь с температурой наблюдалась в 60 % случаев. Это можно видеть по уравнениям регрессии, описывающим динамику типулид в исследуемых районах (табл. 29).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа представляет собой наброски, как кажется автору, к динамическому «портрету» локального энтомоценоза на Южном Ямале. Всю картину, к сожалению, нет возможности показать из-за огромного числа еще не изученных факторов. С одной стороны, задачей исследования было дать количественную инвентаризацию конкретной локальной энтомофауны Южной Субарктики, с другой — определить изменчивость этой фауны во времени с учетом факторов, ее определяющих.

Многолетние наблюдения показали, что исследуемый энтомоценоз характеризуется следующими особенностями.

1. Слагается из северных, тундровых, главным образом гипоарктических видов, и большого числа бореальных, лесных видов, находящихся на северном пределе распространения в Южной Субарктике.

2. Продуктивность энтомоценоза Южной Субарктики год от года варьирует (может изменяться в несколько раз), соизмерима, а по отдельным группам даже превосходит таковую в более южных широтах.

3. При сходной продуктивности энтомоценоз Южной Субарктики «производит» больше насекомых на единицу времени из-за короткого летнего сезона.

4. По таксономическому составу (на уровне семейств) энтомоценоз Южной Субарктики сходен с энтомоценозами более южных широт, занимающими сходные по растительности местообитания, но отличающимися большей долей длинноусых двукрылых.

5. Многолетняя изменчивость климата (особенно летнего периода) дает возможность в благоприятные сезоны для бореальных лесных видов перемещаться им на север, из-за чего энтомофауна приобретает более южные элементы; в холодное лето увеличивается доля тундровых элементов.

6. Климатические факторы оказывают большое влияние на характер динамики численности насекомых, причем влияние климата сказывается чаще всего в последующем сезоне.

7. Большинство насекомых, пауков и многоножек, рассматриваемых на уровне экологических групп, зоогеографических группировок, семейств или отдельных видов, обнаруживают высокую корреляцию разногодичной динамики численности с

изменением одного, а чаще нескольких погодных факторов, среди которых температурные доминируют.

8. Связь численности членистоногих данного года с таковой прошлого сезона обнаруживается только среди некоторых таксонов, обитателей мохово-лишайникового яруса, и это позволяет предположить, что фактор плотности не имеет решающего значения в динамике сообществ.

9. Динамика видового состава населения членистоногих определяется различной реакцией видов на флуктуации абиотических факторов, пульсацией северной и южной границ ареалов соответственно бореальных и арктических видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Т. Р., Еремин П. К. Эколого-фаунистический обзор жужелиц (*Coleoptera*, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (*Coleoptera*, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск, 1991. С. 3—17.

Баклунд О. О. Экспедиция братьев Кузнецовых на Полярный Урал: Общий обзор деятельности экспедиции // Зап. Имп. АН Сер. 8. Физ-мат. отдел. СПб, 1911. Т. 8, № 1. С. 1—14.

Басихин П. В., Петрова А. Д. Некрофильные двукрылые (*Diptera*) лесотундры Южного Ямала // Зоол. журн. 1991. Вып. 7. № 70. С. 68—72.

Баскина В. П., Фридман Г. М. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы // Тр. НИИ биол. и биол. станции при Перм. ун-те. Т. 1, вып. 2—3. Пермь, 1928. С. 183—295.

Бахвалов В. Ф., Коршунов Ю. П. К фауне пауков Южного Ямала // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск, 1976. С. 38—46.

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах // Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Вып. 88. С. 155—157.

Богачева И. А. Листогрызущие насекомые из Приобской лесотундры и их роль в биогеоценозе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975.

Богачева И. А. О составе некоторых тундровых консорций и возможностях использования первичной продукции // Материалы симп. «Биологич. проблемы Севера». Сер. «Зоология беспозвоночных». Петрозаводск, 1976. С. 27.

Богачева И. А. Пилильщики (*Hymenoptera*, Tenthredinidae)) и их роль в биогеоценозах Приобского севера // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1976. С. 85—103.

Богачева И. А. Локальные различия консорций березы извилистой в низовьях Оби // Информ. мат-лы ИЭРиЖ. Свердловск, 1979. С. 3—5.

Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 45—68.

Богачева И. А. Ущерб, наносимый лиственным породам Приобского Севера насекомыми-дендрофагами // Динамика численности и роль насекомых в биоценозах Урала. Свердловск, 1983. С. 11—13.

Богачева И. А. Воздействие температурных и трофических факторов на пространственное распределение и динамику численности листогрызущих насекомых Субарктики // Тез. докл. IX съезда ВЭО. Ч. 1. Киев, 1984. С. 59—60.

Богачева И. А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности и плотности популяций животных // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 10—25.

Богачева И. А. Пространственные аспекты взаимоотношений растительности и насекомых-филлофагов Субарктики // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск, 1990. С. 3—13.

Богачева И. А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Богачева И. А., Дубешко Л. Н. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida* L. в тайге и лесотундре Сибири // Экология. 1975. № 3. С. 96—96.

Богачева И. А., Николаева Н. В. Факторы динамики численности

насекомых Субарктики // Адаптации организмов к условиям крайнего Севера. Таллинн, 1984. С. 21—24.

Богачева И. А., Ольшванг В. Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара Хадыта // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 72—84.

Богачева И. А., Ольшванг В. Н. О проникновении некоторых южных видов насекомых в лесотундру // Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978. С. 16—18.

Бойков В. Н. Распределение и динамика численности насекомых и пауков в лесотундре Нижнего Приобья // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970. Вып. 2. С. 88—89.

Борхсениус Н. С. Практический определитель кокцид (*Coccoidea*) культурных растений и лесных пород СССР // Определители по фауне СССР. Л., 1963.

Викторов Г. А. К вопросу о причинах массовых размножений насекомых // Зоол. журн. Т. 34, вып. 2. 1955. С. 259—265.

Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // Зоол. журн. Т. 50, вып. 3. 1971. С. 361—372.

Виолович Н. А. Слепни (Tabanidae) // Биологические основы борьбы с гнусом в бассейне Оби. Новосибирск, 1966. С. 171—237.

Головатин М. Г., Ольшванг В. Н., Алексеева Н. С. Трофические связи некоторых воробьиных птиц в лесных экосистемах Субарктики // Экология. 1991. № 2. С. 70—77.

Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179—221. Л., 1984. С. 3—20.

Горчаковский П. Л., Добринский Л. Н. Биогеоценологические исследования на стационарах Харп и Хадыта // Экология. 1972. № 1. С. 107—109.

Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара Харп // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 49—60.

Дажо Д. Основы экологии. М.: Прогресс, 1976.

Данилов Н. Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1976. С. 3—30.

Данилов Н. Н., Ольшванг В. Н. Вторичная продуктивность Субарктики // Ресурсы биосферы. Л., 1976. Вып. 2. С. 221—234.

Данциг Е. М. К фауне кокцид (*Homoptera*, *Coccinea*) Тебердинского гос. заповедника // Энтомол. обозрение. 1985. Т. 64, вып. 1. С. 110—123.

Джефферс Д. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981.

Дубатолов В. В. Новые таксоны высших медведиц (*Lepidoptera*, Arctiinae) Палеарктики. Сообщение 2 // Таксономия насекомых и гельминтов. Новосибирск, 1990. С. 89—100.

Дьяконов К. Н., Ретеюм А. Ю. Материалы по продуктивности тундры и лесотундры в Нижнем Приобье // Биологическая продуктивность и круговорот элементов в растительных сообществах. Л.: 1971. С. 43—46.

Житков Б. М. Полуостров Ямал // Зап. Русск. Геогр. общ-ва. СПб, 1913. № 49. С. 1—359.

Зайцев Ф. А. К фауне водных жесткокрылых Полярного Урала и Карской тундры // Энтомол. обозрение. № 33. 1952. С. 226—232.

Зедлаг У. Животный мир Земли. М.: Мир, 1975.

Зимина Л. В., Ольшванг В. Н. К фауне сирфид (*Diptera*, Syrphidae) Приобского севера // Бюл. МОИП. 1976. № 6. С. 144—148.

Караваев В. Formicidae // Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Сер. 8. Физ.-мат. отдел. Петроград, 1916. № 28. С. 1—4.

Каспарян Д. Р. Новый вид наездников рода *Delomerista* (*Hymenoptera*, Ichneumonidae) // Зоол. журн. Т. 52, № 12. 1973. С. 1877—1879.

Кириченко А. Н. Полужесткокрылые (*Heteroptera*, *Hemiptera*) // На-

учные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Сер. 8. Физ.-мат. отдел. Петроград, 1916. № 28. С. 1—6.

Кириченко А. Н. Настоящие полужесткокрылые *Heteroptera* восточного сектора Арктической Евразии // Энтомол. обозрение. Т. 30, вып. 3. С. 220—231.

Киселева Е. Ф. К фауне комаров Тазовской губы // Русск. гидробиол. журн. Т. 6, вып. 11—12. Саратов, 1927. С. 112—116.

Клапалек Ф. Веснянки // Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Сер. 8. Физ.-мат. отдел. Петроград, 1916. № 28. С. 6—12.

Климат Свердловска / Под ред. В. В. Морокова, С. А. Швер. Л.: Гидрометеоиздат, 1981.

Козловская Л. С. К характеристике почвенной фауны Большеземельской тундры // ДАН СССР. 1955. Т. 104, вып. 9. С. 120—129.

Коробейников Ю. И. Материалы по фауне жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 38—44.

Коробейников Ю. И. О динамике численности *Carabus henningi* F.-W. на северном пределе его распространения // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. IV. Беспозвоночные. Свердловск, 1984. С. 31.

Коробейников Ю. И. Эколого-фаунистическая характеристика жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 33—44.

Коробейников Ю. И. Жужелицы горных тундр Урала // Экологические группировки жужелиц (*Coleoptera*, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск, 1991. С. 51—60.

Коробейников Ю. И., Есюнин С. Н. О биологии и экологии лапландского мертвоеда (*Thanatophilus lapponicus*) // Зоол. журн. Т. 63, вып. 11. 1987. С. 1740—1743.

Коршунов Ю. П., Ельшин С. В., Золотаренко Г. С. Булавоусые чешуекрылые (*Lepidoptera*, *Diurna*) Полярного Урала, Ямала и Таймыра// Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1985. С. 93—105.

Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М., 1938. Т. 5, вып. 1. С. 12—16.

Кухарчук Л. П. Кровососущие комары Culicidae // Биологические основы борьбы с гнусом в тундре. Новосибирск, 1966. С. 9—15.

Лакшевич П. Род *Tipula* (*Diptera*, *Nematocera*) в арктической и бореальной лесной областях Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 4. М., 1936. С. 316—330.

Ланцов В. И., Чернов Ю. И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 1987.

Лухтанов В. А. Обзор сатирид рода *Oeneis* Hb., 1816 (*Lep.*, Satyridae) Полярного Урала // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, вып. 4. С. 763—772.

Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984.

Максимов А. А., Ердаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных. Новосибирск: Наука, 1985.

Мамаев Б. М. Галлицы (*Diptera*, Cecidomyiidae) Субарктики // Новости фаунистики и систематики. Киев, 1990. С. 141—145.

Мартин Ю. Л. О лихенофлоре стационара Харп // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. Вып. 88. С. 28—29.

Мартынов А. В. *Trichoptera* Ямальской экспедиции Имп. Русск. Географ. общ-ва под рук. Б. М. Житкова // Ежегодник зоол. музея Имп. АН. СПб, 1910. Т. 15. С. 334—349.

Мартынов А. В. *Trichoptera* // Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Сер. 8. Физ.-мат. отдел. Петроград, 1916. № 28. С. 12—14.

Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода *Chrysome-*

la (*Coleoptera*, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 4. С. 254—259.

Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 2 // Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении. Отд. 5. Сибирская фауна. СПб, 1868. С. 16—24.

Мирзаева А. Г., Глущенко Н. П. Ландшафтно-экологические группировки кровососущих мокрецов (*Diptera*, Ceratopogonidae) Сибири // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск, 1976. С. 277—290.

Мухин В. А., Ольшванг В. Н. Разложение древесины в лесах Ямала // Экология. Вып. 1. 1982. С. 12—16.

Николаева Н. В. О роении комаров рода *Aedes* (Culicidae) в лесотундре // Паразитология. Т. 10, вып. 4. 1975. С. 310—314.

Николаева Н. В. Сезонные изменения численности кровососущих комаров (*Diptera*, Culicidae) на Южном Ямале // Зоология позвоночных, паразитология, физиология и биохимия. Петрозаводск, 1976. С. 54—56.

Николаева Н. В. Исследование кровососущих комаров (*Diptera*, Culicidae) в лесных и тундровых биоценозах Ямала // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1017—1020.

Николаева Н. В. Некоторые механизмы регуляции численности кровососущих комаров в условиях Севера // Почвоведение, болотоведение и мелиорационное растениеводство и экология животных. Апатиты, 1979. С. 134—135.

Николаева Н. В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала. Свердловск: УрО АН СССР, 1980.

Николаева Н. В. Естественные враги кровососущих комаров в биоценозах Южного Ямала // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. Петрозаводск. 1986а. С. 89—97.

Николаева Н. В. Соотношение факторов динамики численности северных популяций кровососущих комаров // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986б. С. 26—54.

Николаева Н. В. Фауна и биотопическое распределение кровососущих комаров на Южном Ямале // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 108—120.

Николаева Н. В. Сезонная динамика активности самок кровососущих комаров в южной тундре // Пространственно-временная организация энтокомплексов Субарктики. Свердловск, 1990. С. 31—44.

Новоженов Ю. И. Динамика биомассы беспозвоночных на гнездовых участках птиц в условиях тундры Южного Ямала // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971. Вып. 4. С. 48—49.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир. 1975.

Ольшванг В. Н. К вопросу о сезонной динамике биомассы насекомых и пауков в тундре Южного Ямала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1972а. Вып. 3. С. 61.

Ольшванг В. Н. Количественный анализ фауны членистоногих тундры Южного Ямала // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972б. С. 151—152.

Ольшванг В. Н. Ярусное распределение биомассы насекомых и пауков в тундре Южного Ямала // Тез. докл. V Коми республиканской молодежной конференции. Сыктывкар, 1972 в. С. 81—82.

Ольшванг В. Н. Эколого-фаунистический обзор членистоногих мезофауны стационара Харп: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1974.

Ольшванг В. Н. Биомасса и динамика населения членистоногих в лесотундре // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1976. С. 31—71.

Ольшванг В. Н. Заметки о комарах-долгоножках в зональных и горных тундрах Урала и полуострова Ямал // Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978. С. 15.

Ольшванг В. Н. Зоогеографический обзор чешуекрылых Полярного

Урала // Материалы VI Всесоюзной зоогеографической конференции. М., 1979. С. 81—83.

Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980а. С. 3—37.

Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980б. С. 29—36.

Ольшванг В. Н. Водные беспозвоночные в биогеоценозах лесотундры Ямала // Круговорот веществ и энергии в водоемах. Иркутск. 1982. С. 120—121.

Ольшванг В. Н. К исследованию продуктивности северного пластинчатого червеца // Вид и его продуктивность в ареале. Беспозвоночные. Свердловск, 1984. С. 31.

Ольшванг В. Н. К оценке влияния метеорологических факторов на динамику численности и биомассу членистоногих Южного Ямала // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 3—9.

Ольшванг В. Н. Чешуекрылые Южного Ямала // Экология и география насекомых Сибири. Новосибирск, 1987. С. 86—87.

Ольшванг В. Н. Структура и динамика населения типулид Приобского Севера // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск, 1990. С. 55—66.

Ольшванг В. Н., Богачева И. А. Жуки-долгоносики (*Coleoptera*, Curculionidae) Приобского Севера // Энтомол. обозрение. 1990. Т. 69, № 2. С. 332—341.

Ольшванг В. Н., Янкин С. Л. Особенности питания подмаренникового бражника *Celerio gallii* Rott. на Южном Ямале // Биогеоценотическая роль консументов. Свердловск, 1980. С. 8—10.

Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5, ч. 1. Л.: Наука, 1960.

Патрушева В. Д. Мошки Сибири и Дальнего Востока (Аннотированный каталог видов). Новосибирск, 1982.

Патрушева В. Д., Коршунов Ю. П.., Щепеткин В. А. К фауне мошек (*Diptera*, Simulidae) Полярного Урала // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск, 1976. Вып. 18. С. 291—300.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара Хадыта и влияние грызунов на травяной покров полигонов // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1976. С. 134—145.

Плотников В. В. Динамика лесных экосистем Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1984.

Полякова П. Е. К познанию фауны кровососущих комаров Culicidae в низовьях р. Обь // Тр. Биол. ин-та. Новосибирск, 1963. Вып. 10. С. 97.

Пупавкин Д. М., Черненко Ю. И. Стволовые вредители лиственницы сибирской на юго-западе Таймырского полуострова // Вестн. зоол. 1979. Вып. 2. С. 67—69.

Рубцов И. А. Исторические факторы в динамике численности организмов // Журн. общ. биол. 1947. Т. 8, вып. 3. С. 121—129.

Рубцова З. И., Турчанинова В. А. К почвенной фауне Чукотки // Фауна и экология беспозвоночных // Сб. науч. трудов МГПИ им. В. И. Ленина. М., 1979. С. 68—75.

Савченко Е. Н. Комары-долгоножки сем. Tipulidae, подсемейство Tipulinae, род *Tipula*. Ч. 1 // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 11, вып. 3. М.; Л., 1961.

Седых К. Ф. Происхождение и видовой состав дневных чешуекрылых Полярного Урала и прилегающих к нему областей // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1968. С. 232—236.

Седых К. Ф. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар: Кн. изд-во, 1974.

Седых К. Ф. Новые виды, подвиды и дополнения к фауне чашуекрылых Коми АССР // Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1977. С. 97—108.

Сосин В. Ф., Рыжановский В. Н., Новоженов Ю. И. Изучение

трофических связей птиц и беспозвоночных в биогеоценозах тундры // Экология. 1970. Вып. 2. С. 55—65.

Спурр С. Г., Барнес Б. В. Лесная экология. М.: Лесная пром-сть, 1984.

Стебаев И. В. Почвенные беспозвоночные Салехардских тундр и изменения их группировок под влиянием земледелия // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 10. С. 346—352.

Стебаев И. В. Зоологическая характеристика тундровых почв // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 6. С. 201—212.

Сычевская В. И. Суточные ритмы синантропных мух *Diptera* в низовьях Оби // Энтомол. обозрение. 1979. Т. 58, вып. 1. С. 64—68.

Теленга А. Н. О роли энтомофагов в массовых размножениях насекомых // Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 1. С. 34—42.

Терешкин А. М., Шляхтенок А. С. Опыт использования ловушки Малеза для изучения насекомых // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 2. С. 290—292.

Троценко Г. В. Флора мхов и сосудистых растений стационара Харп // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 30—48.

Фирсова В. П., Дедков В. С. Почвы стационара Харп // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 28—29.

Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.; Л. 1932.

Фридолин В. Ю. Фауна Северного Урала как зоогеографическая единица и как биоценотическое целое // Тр. ледниковых экспедиций. М.; Л., 1935. Вып. 1. С. 245—270.

Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин (биоценотическое исследование 1930—1935 гг.) // Тр. Кольской базы им. С. М. Кирова. М.; Л., 1936.

Харитонов А. Ю. Условия обитания личиночных фаз стрекоз в Заполярье // Экология. 1975. Вып. 3. С. 96—99.

Харитонов А. Ю. Фауна стрекоз (*Insecta*, *Odonata*) Урала и восточного Приуралья // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск, 1976. С. 157—161.

Хрулева О. А. Беспозвоночные животные // Флора и фауна СССР. Фауна заповедника Остров Врангеля. М., 1987. С. 6—36.

Чернов Ю. И. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР // Зональные особенности населения наземных животных. М., 1966. С. 45—60.

Чернов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных в тундре // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972. С. 96—112.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 1975.

Чернов Ю. И. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. 1989. № 2. С. 49—57.

Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978.

Четвериков С. С. Чешуекрылые полуострова Ямал, добытые экспедицией Б. М. Житкова в 1908 г. // Ежегодник Зоол. музея Имп. АН. Петроград, 1917. Т. 17. С. 29—36.

Шаров А. А. Моделирование динамики численности популяций насекомых // Итоги науки и техники. Энтомология. М., 1986. Т. 6. С. 3—115.

Шварц С. С. Отношения, основанные на доверии // Знание — сила. 1976. № 8. С. 8—12.

Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 648—656.

Шиятов С. Г. Климат стационара Харп // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 9—12.

Andrewartha H. G., Birch L. C. Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insects // Annual Rev. of Entomol. 1960. V. 5. P. 219—242.

Baltensweiler W. Zeiraphera griseana Hubner (*Lepidoptera,* Tortricidae) in the Euoropean Alps. A contribution to the problem of cycles // Canad. Entomol. V. 96. P. 792—800.

Becker T., Dziedzicki H., Schabl J., Villeneuve J. Diptera. Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Петроград, 1915. Т. 28, вып. 6. Отд. оттиск. С. 1—19 (нем.).

Bodenheimer F. S. Über die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insecten kalamiotaten // Zschr. ang. Entomol. 1930. Bd 16. Hft 3.

Carolsfeld-Krause A. G. On the fluctuation of insect populations // Entomol. Rec. and J. Variation, 1959. V. 71, N. 1. P. 1—5.

DeBach P. The role of weather end entomophagous species in the natural control of insect populations // J. Econom. Entomol. 1958. V. 51, N. 4. P. 474—484.

Downes J. A. Adaptation of insect in the Arctic // Ann. rev. of Entomology. Califfornia, 1965. V. 10. P. 257—274.

Enslin E. Tenthredinidae. Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Петроград, 1919. Т. 28, вып. 8. С. 1—10 (нем.).

Esben-Petersen P. Ephemeridae. Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Петроград, 1916. Т. 28. Вып. 12. С. 1—10 (нем.).

Frey R. Diptera Brachycera aus den arktischen Küstengegenden Sibiriens. Научные результаты русской полярной экспедиции в 1900—1903 гг. под нач. барона Э. В. Толля // Зап. Российской АН. Сер. 8. Физ.-мат. отдел. 1915. Т. 29, вып. 10. С. 1—8 (нем.).

Friese H. Über die Bienen (Apidae) der Russischen Polar-Expedition 1900—1903 und einiger anteren arktischen Ausbenten. Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Сер. 8. Петроград, 1918. Т. 28, вып. 6. Отд. оттиск. С. 1—5 (нем.).

Friese H., Kiaer H., Kieffer I., Romer A. Apidae, Tenthredinidae, Serphidae, Ichneumonidae // Report. Sc. res. North Exp. Now. Semlya. 1921.

Kaufmann T. Hibernation in the arctic beetle, *Pterostichus brevicornis* in Alaska // J. of the Kansas Entomol. Soc. 1971. N. 48. P. 123—127.

Kendeigh S. Ch. Invertebrate population of the Deciduous Forest: Fluctuation and Relation to Weather // Illinois biol. Monogr. 50. Univ. of Illinois press. 1979. P. 3—100.

Kuznezov N. J. Some new Eastern and American elements in the faune Lepidoptera of Polar Europa // ДАН СССР. 1925. С. 119—122.

Malaise R. A new insect trap // Entomol. Tidskr. V. 58. P. 148—160.

McClure E. Aspection in the biotic communities of the Churchill area, Manitoba // Ecol. Monogr. 1943. V. 13. P. 2—35.

McLean S. F. Ecological adaptation of tundra invertebrates // Physiol. adaptation to the Environment. N. Y., 1975. P. 24—28.

Mohrig W., Mamaev B., Krivosheina N. Bertrage zur Kenntnis der Trauermucken der Sovjetunion (*Diptera,* Sciaridae). Teil IV. Neue Sciariden aus der Tundra von Süd-Jamal und Taimyr // Zool. Jb. Syst. 1983. B. 110. P. 11—16.

Navas L. Neuroptera. Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. СПб., 1914. Т. 28, вып. 5. С. 1—3 (нем.).

Pagenstecher A. Die arktische Lepidopterofauna // Fauna Arctica. Jena, 1901. V. 2, N 3, P. 201—400.

Poppius B. Die Coleopteren des arktischen Gebietes // Fauna Arctica. 1910. V. 2. P. 1—291.

Richter W. Die Thysanopteren des arctischen Gebietes // Fauna Arctica. Jena, 1928. V. 2. P. 837—849.

Riedel M. Nematocera polineura. Научные результаты экспедиции

братьев Кузнецовых на Полярный Урал // Зап. Имп. АН. Петроград, 1919. Т. 28, вып. 5. С. 1—3 (нем.).

Shelford V. E. Fluctuation of non-forest animal populations in the upper Misissipi Basin // Ecol. Monogr. N. Y., 1951. V. 21. P. 149—181.

Steyskal G. A bibliography of the Malaise trap // Proc. Entomol. Soc. Washington, 1982. V. 83, N. 2. P. 225—229.

Stitz H. Die Neuropteren des arktischen Gebietes // Fauna Arctica. Jena, 1932. Bd. 5. P. 855—856.

Stitz H., Ramme W. Nachtrag zu dem Neuropteren und dem Ortopteren-Abschitt // Fauna Arctica. Jena, 1928. Bd. 5. P. 634—646.

Townes H. A light-weight Malaise trap // Entomol. News. 1972. V. 93. P. 239—247.

Ulmer C. Die *Trichoptera, Ephemeroptera* und *Plecoptera* des arktischen Gebietes // Fauna Arctica. Jena, 1932. Bd. 6. P. 209—226.

Uvarov B. P. Insects and Climat // Trans. Entomol. Soc. L., 1931. V. 79.

Varley G. C. Population changes in German forest pests // J. Animal Ecol. V. 18. P. 117—122.

Woodmansee R. G., Lauenroth W. K. Modelling reality fact, fancy and fiction // Ann. Ecol. Syst. State Art Ecol. Modell. Amsterdam et al., 1984. P. 39—42.

Zetterstedt J. W. *Insecta Lapponica.* Descripta Lipsiae. 1840.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ 6

Местонахождение 6
Климат 7
Почвы 9
Растительность 11

ГЛАВА 2. МЕТОДИКА УЧЕТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ . . 18

ГЛАВА 3. НАСЕКОМЫЕ СЕВЕРНОГО ПРИОБЬЯ . . . 21

ГЛАВА 4. НАСЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ КОНКРЕТНОЙ ФАУНЫ ЮЖНОГО ЯМАЛА 25

Поденки 25
Стрекозы 25
Веснянки 26
Прямокрылые 26
Равнокрылые 26
Полужесткокрылые 31
Трипсы 31
Жесткокрылые 33
Сетчатокрылые 40
Вислокрылые 41
Ручейники 41
Чешуекрылые 41
Перепончатокрылые 51
Двукрылые 55
Прочие членистоногие 73

ГЛАВА 5. СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЭНТОМОЦЕНОЗА ПОЙМЫ Р. ХАДЫТАЯХИ 74

ГЛАВА 6. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ ЛОКАЛЬНОЙ ФАУНЫ ЮЖНОГО ЯМАЛА 80

ГЛАВА 7. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ ЮЖНОГО ЯМАЛА. ВОЗМОЖНЫЙ ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ . . 86

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 94

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ . . . . . .