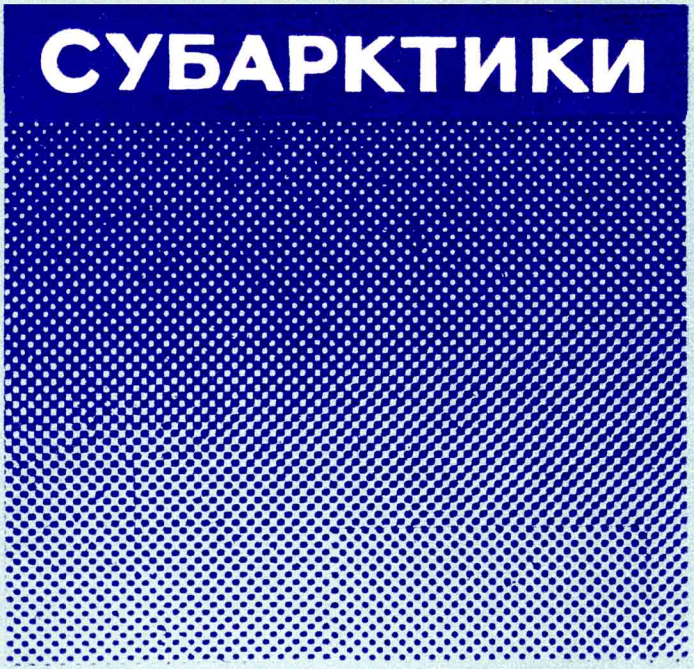
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ



СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1990

УДК 591.5+591.9(211)

Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Рассматриваются процессы временной (погодовой, сезонной) и пространственной динамики отдельных групп насекомых — обитателей тундры и лесотундры, интересных с практической и биоценотической точек зрения. Выявлена ведущая роль абиотических факторов, прежде всего температуры вегетационного сезона, в фенологии развития, динамике численности, пространственной изменчивости состава сообществ насекомых разных экологических групп. Выделены факторы, специфичные для кровососущих комаров, листогрызущих и почвообитающих видов, показаны их адаптации к условиям Севера.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, преподавателей и студентов учебных заведений биологического профиля.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **И. А. Богачева**

Рецензент
кандидат биологических наук **Ю. А. Малоземов**

П $\frac{21008-1554-135(87)}{055(02)}$ 15

© УрО АН СССР, 1990

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ · 1990

И. А. БОГАЧЕВА

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ СУБАРКТИКИ

Менее трех десятилетий назад сложились представления о химической защите растений [20], около десяти лет прошло со времени создания концепции их индуцированной защиты [25, 28]. С тех пор взаимоотношения растений и животных-фитофагов все чаще рассматриваются в ракурсе химического фактора. Интенсивное развитие экологической химии пока не дало каких-либо крупных обобщений, но позволило, тем не менее, сформировать точку зрения на растение как на ресурс, гетерогенный во времени и в пространстве [39]. Некоторые аспекты пространственной изменчивости, например географическая и биотопическая изменчивость, изучаются и в лабораторных экспериментах [36, 41] с использованием таких показателей, как избирательная повреждаемость, «уязвимость» (*susceptibility*) растений, «приемлемость» (*palatability*) и др. В природе, однако, взаимоотношения растений и насекомых-филлофагов в первую очередь определяются уровнем освоения последними листьев кормового растения. Этот уровень зависит не только от благоприятности кормовых свойств растения, что можно оценить в лаборатории, но и от пригодности данного местообитания для насекомых. Показать относительную роль названных факторов в формировании взаимоотношений растения и насекомого — задача интересная и достаточно сложная. Попытаемся решить ее на примере насекомых-филлофагов, связанных с древесными растениями в высоких широтах, рассматривая пространственную изменчивость этих взаимоотношений и обсуждая факторы, их определяющие.

Говоря о взаимоотношениях растений и насекомых-филлофагов, будем пользоваться следующими показателями: 1) составом консорций отдельных видов растений; 2) поврежденностью листьев — доля поврежденных филлофагами листьев от их общего числа; 3) изъятием — доля фотосинтезирующей поверхности, отчуждаемой совместно листогрызущими и минирующими насекомыми. При этом надо иметь в виду, что непосредственное влияние на взаимоотношения растений и филлофагов оказывает

лишь третий показатель. Поврежденность листьев, хорошо коррелирующая с изъятием, но определяемая гораздо легче, может быть использована как показатель в практических целях. Состав консорций прямого значения не имеет, так как на основе другого видового состава могут сложиться консорции с теми же основными звеньями и теми же связями с кормовым растением. Поэтому в данном аспекте нас могут интересовать лишь крупные перестройки консорций (например, выпадение того или другого важного звена), соответственно отражающиеся на показателях поврежденности и изъятия.

Анализируя пространственную изменчивость во взаимоотношениях растений и их филлофагов, мы будем обсуждать следующие ее виды: 1) географическую, т. е. различия перечисленных выше показателей в географически отдаленных районах; 2) локальную — различия в пунктах, расположенных на сравнительно небольших расстояниях друг от друга (от нескольких километров до нескольких десятков километров); 3) биотопическую — различия в точках, находящихся рядом (в пределах одного километра), но явно различающихся особенностями рельефа и в связи с этим микроклиматическими условиями; 4) индивидуальную — различия от растения к растению в пределах одного биотопа. Из указанных видов пространственной изменчивости индивидуальная представляет собой прежде всего физиологически и генетически обусловленные различия устойчивости растений к фитофагам, а биотопическая — в основном различия, обусловленные абиотическими факторами. Соотношение этих видов изменчивости должно дать главную информацию об относительной роли абиотических и биоценотических (в данном случае — кормового) факторов во взаимоотношениях растение — филлофаг. Конечно, оба эти вида изменчивости включают случайную составляющую, тем более включают ее локальная и географическая изменчивость. В литературе обсуждаются и другие виды пространственной изменчивости, например, различия в поврежденности растений в зависимости от размеров их куртин, но они обусловлены другими факторами и нами не рассматриваются. Гетерогенность кормового ресурса и условий существования в пределах одного растения (т. е. тоже пространственная изменчивость, только меньшего масштаба) частично рассматривалась ранее [6, 7].

Материал и методика

Взаимоотношения насекомых-филлофагов и их кормовых растений на Приобском Севере начали изучать в 1970 г. на стационаре Харп. С 1977 г. были расширены круг изучаемых растений и число обследуемых мест. Кроме трех видов ивы (филиколистной *Salix phylicifolia,* мохнатой *S. lanata* и шерстистопобегой *S. dasyclados*), взяли еще два вида березы (извилистую *Betula*

tortuosa и карликовую *B. nana*) и ольху кустарниковую *Alnus fruticosa*; время от времени обследовали также смородину шершавую *Ribes hispidulum* и синюю жимолость *Lonicera coerulea*.

Работы выполняли на четырех постоянных площадках. Пл. 1 — территория стационара ИЭРиЖ в г. Лабытнанги, представляющая собой участок березового редколесья. Исследования проводили на березе извилистой. Пл. 2 располагалась в окрестностях г. Лабытнанги. Березы обоих видов обследовали в березовом редколесье, на южном склоне долины небольшого ручья, ивы мохнатую и филиколистную — в зарослях кустарников вдоль русла ручья. Пл. 3 была выбрана в 50 км от г. Лабытнанги, на Полярном Урале (станция Красный Камень), в долине р. Собь. Растительные ассоциации здесь довольно разнообразны, но ивы изучали в основном в прибрежных кустарниковых зарослях, а березы — в лесных сообществах. Пл. 4 условно называли верхнюю границу произрастания той или иной породы в горах. Для березы извилистой это был южный склон ближайшей горы на высоте 200—250 м, где кончалась лесная и начиналась кустарниковая растительность. Рельеф и растительность всех площадок подробно описаны ранее [4]. С 1977 г. эти стационарные площадки обследовали ежегодно. С той или иной специальной целью проводили разовые обследования в других точках, они будут описаны далее.

Для изучения видового состава консорций применяли два метода. Первый — энтомологическое кошение. Общий объем сборов составлял каждый раз 100 взмахов стандартным сачком. Второй метод — анализ повреждений, оставленных насекомыми на листьях. Он более информативен, так как дает представление о сумме всех воздействий, производимых насекомыми в течение сезона, хотя само обследование проводится однократно в конце сезона. Этот метод применяли только к березе, где довольно тщательно определили принадлежность большинства повреждений (они подробно описаны ранее [6], в данной статье указана только систематическая принадлежность повреждений).

Поврежденность филлофагами подсчитывали, находя процент листьев с погрызами и минами от общего числа листьев, галлы учитывали особо, повреждения сосущими насекомыми не регистрировали. Изъятие — процент общей площади листьев, отчужденный листогрызущими насекомыми и минерами; его определяли методом балльной оценки с последующим переводом в относительные величины площади [3]. Для характеристики поврежденности и изъятия на отдельных растениях с каждого из них в конце сезона брали пробу, содержащую 400—600 листьев; проба, дающая среднюю оценку поврежденности растения для данного биотопа, содержала в среднем 1500 листьев. Ветки брали равномерно по окружности кроны, у березы извилистой — только из нижней ее части, не выше 2 м.

Результаты

Для изучения индивидуальной и биотопической изменчивости поврежденности была выбрана ива филиколистная.

Индивидуальная изменчивость. В 1984 г. в двух биотопах в окрестностях г. Лабытнанги и в четырех биотопах на Красном Камне, в долине Соби, заложили учетные площадки (описание биотопов приведено ниже). На каждой из площадок определили поврежденность и изъятие у четырех растений. В 1985 г. обследование повторили, взяв теперь по пять растений в биотопе и пометив их (табл. 1). В 1986 г. с помеченных растений снова взяли пробы, заменив растения с утраченными метками (в табл. 1 эти повторности отмечены звездочкой) другими.

Величины освоения и изъятия варьируют от растения к растению очень мало. Только при самых низких уровнях изъятия различия могут быть четырехкратными, обычно же не превышают и двукратных; поврежденность варьирует еще меньше. Такая стабильность не зависит от генетической однородности, так как кусты ивы выбирали на расстояниях друг от друга, позволяющих устранить возможность попадания растений одного клона. Специальное обследование растений с учетом признаков, указанных в [45], проведенное в 1987 г., дало однозначный ответ: выбранные в каждом биотопе растения не принадлежат к одному клону.

Мы еще вернемся к причинам стабильности. Укажем лишь, что картина распределения повреждений листогрызущих насекомых создается каждый год заново в зависимости от того, где поместят свое потомство высокоподвижные пилильщики и чешуекрылые, а также листоеды; перемещения личинок с растения на растение, как правило, не происходит. В 1986 г. довольно высокой была поврежденность галлообразующим клещиком *Eriophyes tetanothrix* [9]. Он зимует непосредственно на растении и, попав однажды на куст, образует там обособленное поселение. Поэтому уровень поврежденности клещиком растений в биотопе, в противоположность листогрызущим насекомым, очень варьирует (табл. 1). То же отмечено и для других малоподвижных вредителей, например для щитовок [19].

Биотопическая изменчивость. Пользуясь при оценке поврежденности ивы на Красном Камне одним и тем же маршрутом в течение ряда лет [4], мы со временем стали замечать, что в одних местах ива постоянно повреждена сильно, в других — слабо. Из табл. 1 видно, что средняя поврежденность растений в таких биотопах может различаться в 10—15 раз, хотя находятся они на расстоянии лишь сотен метров друг от друга. Различия эти не одинаковы в разные годы. Выделив такие биотопы, мы смогли разобраться в причинах разной поврежденности, свойственной им. Биотопы 1 и 2 (см. табл. 1) являются высокими, хорошо дренированными участками; кусты ивы защищены здесь от силь-

Таблица 1

Освоение ивы филиколистной насекомыми-филлофагами и клещиком, %

Место	№ биотопа	№ растения	1984 г.	1985 г.	1986 г.	Поврежденность клещиком, 1986 г.
Красный Камень, долина р. Соби	1	1	92,0/29,4	58,4/6,9	80,5/15,9	12,8
		2	86,4/18,8	66,0/12,0	78,5/17,5	2,8
		3	86,1/19,7	68,5/6,9	73,1/13,1	9,0
		4	90,8/24,1	60,0/8,2	73,6/14,0	21,9
		5	Нет. свед.	62,0/9,5	83,5/23,3	24,5
		Средн.	88,8/23,0	63,0/8,7	77,8/16,8	
	2	1	83,3/15,4	70,8/12,2	74,0/17,7	0,0
		2	80,1/17,5	76,0/14,1	78,3/17,4	0,0
		3	85,1/17,5	59,9/9,5	83,0/16,8	1,8
		4	72,1/11,9	62,5/12,4	74,0/14,2	0,5
		5	Нет. свед.	81,6/17,3	72,5/15,5	42,6
		Средн.	80,2/15,6	70,2/13,1	76,4/16,1	
	3	1	29,6/0,8	35,0/4,7	25,7/2,2	0,0
		2	34,0/2,4	19,8/1,8	18,8/1,9	1,2
		3	19,1/2,1	20,4/1,2	9,0/0,7	0,0
		4	15,8/0,6	20,6/1,9	8,7/1,1	2,4
		5*	Нет свед.	26,5/3,9	27,0/2,7	0,0
		Средн.	24,6/1,5	24,5/2,7	17,8/1,7	
	4	1	53,1/4,1	42,2/3,2	36,1/4,2	0,0
		2	61,9/6,2	38,7/2,8	58,4/5,3	0,0
		3	62,3/4,6	38,8/2,8	23,7/2,0	2,0
		4	65,9/3,1	33,1/2,2	38,2/3,0	0,0
		5*	Нет свед.	21,4/2,7	42,3/4,8	10,1
		Средн.	60,8/4,5	34,8/2,7	39,7/3,9	
Окрестности г. Лабытнанги	5	1*	28,6/3,5	31,1/2,8	25,9/2,8	0,0
		2*	41,5/4,7	32,7/3,3	36,4/7,0	0,2
		3*	Нет свед.	26,8/3,0	35,7/4,7	2,8
		4	»	17,1/2,2	29,6/4,1	0,0
		5	»	21,1/2,1	19,3/2,1	0,0
		Средн.	35,0/4,1	25,8/2,7	29,4/4,1	

Место	№ биотопа	№ растения	1984 г.	1985 г.	1986 г.	Поврежденность клещиком, 1986 г.
Окрестности г. Лабытнанги	6	1*	68,4/12,0	55,7/13,3	53,7/12,4	0,4
		2*	78,7/16,1	51,3/9,4	58,0/11,4	0,0
		3*	79,0/16,5	54,8/11,6	59,1/7,9	0,0
		4*	71,2/15,9	53,0/11,6	60,2/12,0	0,8
		5*	Нет свед.	50,3/9,5	65,7/19,5	0,0
		Средн.	74,3/15,1	53,0/11,1	59,3/12,6	

Примечание. В числителе — поврежденность, в знаменателе — изъятие.

ных ветров более высокой окружающей растительностью. Биотопы 3 и 4 — участки приречных кустарниковых зарослей, весной надолго заливаемые талыми водами. В окрестностях г. Лабытнанги тоже удалось выделить участки с заметно разнящейся повреждаемостью ивы, один из которых (см. биотоп 5 в табл. 1) расположен в более низком месте — кусты в нем заливает водой при весеннем половодье и сильных летних дождях. Интересно, что биотопы 5 и 6 расположены рядом и перепад высот очень незначителен, не превышает 1 м.

Биотопическую изменчивость поврежденности растений и состав консорций насекомых в 80-е годы мы изучали довольно интенсивно, и представить в этой статье все накопленные материалы невозможно. Приведем лишь наиболее показательные. В 1986 г. для сравнения со стационарной пл. 2 в окрестностях г. Лабытнанги взяли участок березового редколесья, расположенный совсем рядом с ней, но не на южном, а на северном склоне долины ручья, очень пологом. Кроме того, примерно в 1,5 км от пл. 2 выбрали еще одну площадку на восточном склоне небольшого холма, на окраине поселка (в табл. 2 — соответственно пл. K_1 и K_2). Несколько раз в сезон на этих площадках провели энтомологическое кошение на березе извилистой (результаты учетов, выполненных 3—4 августа, представлены в табл. 2). Численность всех групп Homoptera на пл. K_1 в 4—10 раз ниже, чем на пл. 2; сеноеды и слоники здесь, на северном склоне, отсутствуют совсем. На пл. K_2 численность сосущих насекомых также значительно ниже, чем на пл. 2, но слоники уже появляются, хотя их и немного.

Биотопические различия можно показать также, сравнивая между собой пл. 1 и 2, расположенные на расстоянии 1,5 км друг от друга. На пл. 1 по сравнению с пл. 2 очень мало медяниц, зато больше цикадок (табл. 2); здесь же постоянно в бо́льшем количестве присутствуют филлофаги сравнительно редких групп: многие минеры, трубковерты, пилильщики-ткачи и групповые виды пилильщиков сем. Tenthredinidae (табл. 3).

Таблица 2

Наличие насекомых-филлофагов на березе извилистой в Приобской лесотундре и на Полярном Урале, экз/100 взмахов сачка

Систематическая принадлежность филлофагов	Номера площадок						
	1	2	3	4	K_1	K_2	C_1
Homoptera							
Aphidoidea . . .	74	40	150—200	58	4	17	22
Cicadoidea . . .	414	236	100—150	4	44	84	303
Psylloidea . . .	6	206	3	2	55	12	125
Hemiptera	0	0	0	0	0	2	0
Psocoptera	0	5	0	0	0	0	8
Coleoptera							
Curculionidae . .	24	18	0	0	0	3	60
Chrysomelidae . .	0	0	1	0	0	0	0
Lepidoptera	0	1	0	0	1	0	0
Hymenoptera							
Tenthredinidae .	12	8	6	18	4	6	17
Pamphiliidae . .	8	0	0	0	1	0	0
Cimbicidae . . .	0	0	0	0	0	3	0
Всего	538	514	>250	82	109	127	535
Общее число видов .	8	10	9	5	8	10	9

Таблица 3

Поврежденность листьев березы извилистой грызущими и минирующими насекомыми на Приобском Севере в 1983 г. (числитель) и 1984 г. (знаменатель), %

№ типа повреждения	Принадлежность повреждений	Номера площадок				
		1	2	3	4 (1983)	C_1 (1984)
1	Пяденица *Cidaria hastata*	0,16/0,32	0,32/0,00	0,00/0,00	0,00	0,09
2	Пяденица *Oporinia autumnata* и одиночные Tenthredinidae	12,19/15,90	15,15/14,29	12,17/24,83	12,89	17,20
3	Групповые Fenthredinidae	0,08/0,16	0,00/0,00	0,00/0,00	0,00	0,00
4	Пилильщик, скелетирующий листья	1,36/5,56	0,64/7,01	4,59/8,20	14,58	0,44
5	*Pamphilius* sp.	0,64/0,16	0,18/0,00	0,00/0,45	0,00	0,27
6	Curculionidae	43,70/58,66	37,48/55,91	0,00/0,00	0,00	52,75
7	*Deporaus betulae*	0,32/0,16	0,00/0,00	0,00/0,00	0,00	0,00
8	Chrysomelidae	0,48/0,96	0,09/1,00	5,56/0,22	9,11	1,15
9	*Epiocrania*	0,08/0,00	0,00/0,00	0,00/0,00	0,13	0,00
10	*Parornix*	0,24/1,75	0,36/0,51	0,08/0,34	0,13	1,15
11	*Lyonetia*	0,16/0,16	0,09/0,10	0,35/0,00	0,39	0,18
12	*Leucoptera*	0,24/0,64	0,00/0,00	0,53/1,80	46,61	0,09
13	*Scolioneura*	0,24/0,16	0,27/0,62	0,00/0,67	0,13	4,61
14	*Fenusa, Messa*	0,00/0,00	0,00/0,00	0,00/0,22	0,00	0,27
	Суммарное изъятие	3,9/2,7	3,1/3,1	1,2/2,8	3,1	8,0

Таблица 4

Поврежденность листьев березы извилистой листогрызущими и минирующими насекомыми в березовом редколесье окрестностей г. Лабытнанги (10.08.83 г.), %

№ типа повреждения *	Номера точек				
	1	2	3	4	5
2	26,86	23,03	20,90	30,18	21,29
4	0,00	0,24	0,51	0,10	0,18
5	0,00	0,00	0,81	0,00	0,00
6	32,85	0,08	0,10	0,00	24,53
8	1,34	14,67	1,73	5,93	22,46
9	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00
10	0,52	0,16	0,20	0,10	0,09
11	0,31	0,00	0,00	0,00	0,27
12	0,00	0,08	0,10	0,00	0,00
13	0,52	0,08	0,31	0,20	0,00
Суммарное изъятие . .	4,7	2,2	2,1	2,0	2,7

* Те же, что в табл. 3.

Специально для рассмотрения биотопических различий в 1983 г. в березовом редколесье, протянувшемся на север от г. Лабытнанги вдоль Оби, были взяты пробы березовых веток. Первая проба взята недалеко от окраины г. Лабытнанги, на крутом южном склоне небольшого оврага. Каждую следующую пробу брали на маршруте в 1 км от предыдущей. Вторая проба пришлась на западный склон холма в нижней его части — место избыточно увлажненное. Третью пробу взяли на восточном склоне холма, тоже в месте с избыточным увлажнением; кустарниковый ярус в точках 2 и 3 хорошо выражен и представлен в основном карликовой березкой. Пробы 4 и 5 — из сухих участков березового редколесья, где кустарниковый ярус почти отсутствовал. Точка 4 располагалась на ровном участке вершины холма, точка 5 — на сухой гряде, протянувшейся между двумя заболоченными участками тундры.

Оказалось, что консорции березы в местах, расположенных сравнительно недалеко друг от друга, слагаются разными видами фитофагов (табл. 4). Целые систематические группы могут доминировать в одних местах и практически отсутствовать в других. К таким сильно варьирующим группам относятся слоники и листоеды (см. табл. 3 и 4); видимо, они занимают в пределах территории лишь самые благоприятные биотопы, но в них достигают высоких плотностей. Это было ранее показано на слонике *Polydrusus ruficornis*, который предпочитает только хорошо прогреваемые участки березовых редколесий с нарушенным растительным покровом. Напротив, пилильщики Tent-

hredinidae распределены по территории довольно равномерно (см. табл. 2—4).

Во время работы на стационаре Харп мы установили, что в тундровых сообществах ивы имеют более простые консорции (22 вида против 39) и гораздо меньше повреждаются, чем те же виды ив в азональных кустарниковых сообществах [2] (уровень изъятия 1,5 % против 7—10 %). Различия обусловливаются, видимо, в первую очередь микроклиматическими факторами, которые влияют на состав сообществ и численность слагающих их видов, а через них — на поврежденность кормовых растений; микроклиматические условия на открытых тундровых участках более суровы. Они закономерно изменяются также по мере подъема в горы. Вместе с этим меняется состав сообществ насекомых. На табл. 2 и 3 это можно видеть, сравнивая пл. 3 и 4. При подъеме в горы уменьшается обилие сосущих насекомых — тлей и цикадок, что отмечено и другими исследователями [23]. Это, однако, неоднозначный процесс; некоторые виды насекомых в горах, напротив, более многочисленны, например, некоторые виды пилильщиков (см. табл. 2, 3), листоеды, часть минеров (см. табл. 3). Массовое размножение минеров вообще отмечалось только в горах (см. табл. 3), на что указывают и другие авторы [32]. За счет таких видов уровень изъятия у берез на верхнем пределе их распространения в горах может быть даже выше, чем в соседних долинных сообществах (см. табл. 3). Те же древесные растения, для которых верхним пределом распространения в горах является кустарниковая тундра (ива мохнатая, карликовая березка), повреждаются там заметно меньше, чем в долинных кустарниковых ассоциациях [5].

Локальная изменчивость. Для ее характеристики можно сравнить пл. 1 и 2 с пл. 3, удаленной от них на 50 км, или с площадкой в окрестностях г. Салехарда, отстоящей от них примерно на 20 км (на табл. 2 и 3 — пл. C_1), по рельефу и растительности очень сходной с пл. 2.

Группировки березовых филлофагов в окрестностях г. Салехарда также очень напоминают таковые на пл. 2; во всяком случае, они гораздо более сходны, чем население пл. 2 и K_1, находящихся всего на расстоянии 200 м друг от друга. При кошении на пл. 2 и C_1 были зарегистрированы насекомые одних и тех же групп и примерно одинаковой численности (см. табл. 2). Но более высокая численность одиночных пилильщиков, слоников и некоторых минеров приводит к бóльшему уровню изъятия листовой массы берез в окрестностях г. Салехарда (см. табл. 3). Из этого следует, что сходство видового состава консорций — еще не гарантия того, что и биоценотические взаимоотношения между растительностью и фитофагами окажутся одинаковыми в обоих сообществах.

Не всегда можно объяснить причину наблюдаемых локальных различий в составе консорций, но иногда это удается. На

Полярном Урале (см. табл. 2, 3, пл. 3), например, нет слоников *P. ruficornis*, столь многочисленных в окрестностях г. Лабытнанги. Этот вид проникает в приобскую лесотундру лишь по долине Оби. Но заметно меньшее количество медяниц на пл. 3 по сравнению с пл. 2 и другие различия (см. табл. 2, 3) объяснить трудно; по-видимому, в локальной изменчивости консорций сравнительно велика доля ее случайной составляющей.

Вопрос о локальной изменчивости консорций и поврежденности растений был изучен — тоже на березе извилистой — финскими исследователями [27, 34]. На протяжении 110 км с севера на юг они заложили 11 учетных площадок, где проводили обследование в 1972—1973 гг. Некоторые из этих площадок весьма сходны как по составу консорций, так и по уровню поврежденности березы, другие заметно различались, вплоть до почти полного выпадения ряда важнейших групп филлофагов.

Географическая изменчивость. Мы проводили исследования в одном географическом районе, поэтому рассмотреть географическую изменчивость только на собственном материале невозможно. Обсудим ее, сравнивая наши материалы с данными финских исследователей. Консорции березы извилистой подробно изучены на субарктическом стационаре Кево [26]; в основных чертах они очень напоминают те, что сложились в окрестностях г. Лабытнанги. Основными потребителями листьев березы и здесь и там являются чешуекрылые, пилильщики и слоники; листоеды распространены меньше. Многие обычные и массовые виды общие для этих двух мест: пяденица *Oporinia autumnata*, слоник *Polydrusus ruficornis*, листоед *Phyllodecta polaris*, тля *Euceraphis punctipennis* и др. Наиболее заметные отличия — преобладание среди минеров на Приобском Севере пилильщиков, а на севере Фенноскандии — чешуекрылых (в первую очередь *Eriocrania*) и широкое распространение там галлообразующих *Diptera* (*Massalongia*), почти полностью отсутствующих в нашем районе. В двух этих местах, таких удаленных друг от друга, очень сходными оказываются обычно и уровни потребления листьев березы.

Однако следует заметить, что сходство консорций не обеспечивает автоматически сходства взаимоотношений между растением и его фитофагами. Во всей северной Фенноскандии с периодичностью в 10 лет происходят вспышки массового размножения пяденицы *Oporinia autumnata*, уже приведшие к усыханию березовых лесов на громадных территориях. На Приобском Севере эта пяденица — нормальный член биоценозов березовых редколесий, но возможность массовых размножений предотвращается здесь заметно более низкими зимними температурами [8].

Широкое географическое изучение березовых консорций было предпринято финнами [30, 31] в Фенноскандии, Исландии, Гренландии, Северной Америке. Выявлены большие раз-

личия в видовом составе березовых консорций; например, в Гренландии отсутствуют листоеды, слоники, пилильщики, минирующие чешуекрылые и галлицы. Наиболее значимым фитофагом там являются грызущие чешуекрылые, в основном пяденица *Operophthera bruceana*. Тем не менее Гренландия — это единственное место, кроме Фенноскандии, где наблюдалась гибель части березовых кустов из-за деятельности филлофагов. Консорции карликовой березки на западе (Аляска) и востоке (Лабрадор) Северной Америки, напротив, были очень сходными и по составу, и по численности многих видов филлофагов [33].

Обсуждение

Рассматривая взаимоотношения между древесными растениями и их филлофагами в Субарктике в пространственном аспекте, мы замечаем в первую очередь высокую биотопическую изменчивость. Размах ее может быть очень большим. Фактор пространственного удаления как таковой не играет здесь никакой роли; биотопическая изменчивость создается микроклиматическими условиями, т. е. абиотическими факторами — температурой, условиями аэрации почвы и т. д., которые, в свою очередь, обеспечиваются особенностями рельефа. В качестве ведущего фактора выступают температурные условия, значение которых в высоких широтах подчеркивали многие исследователи и которые особенно важны для насекомых как холоднокровных организмов [18, 35]. Поэтому наиболее легко объяснимы такие биотопические различия, как неодинаковость северного и южного склонов, кустарниковых биотопов и открытых тундровых площадок, горных и долинных ассоциаций. Любопытно, однако, что часто не меньшие по величине различия в составе консорций и поврежденности растений создаются при очень незначительных изменениях рельефа, и площадка, выбранная вначале как однородная, при детальном обследовании может оказаться весьма гетерогенной. Необходимо также указать, что степень этой гетерогенности в отношении различных видов может быть совершенно разной; при этом типичные северные виды распределены по территории более равномерно.

Анализ литературы дает возможность выявить, чем именно определяется биотопическая изменчивость. В наиболее холодных зонах (Арктика и Субарктика) это температурные условия [29, 35, 43]. Этот фактор сохраняет свою ведущую роль и в суровых условиях северотаежной зоны, где на склонах южной экспозиции повреждаемость деревьев и кустарников выше [14], вплоть до формирования здесь очагов массовых повреждений [10, 24]. В более южных зонах, где лимитирующим фактором становится влага, роль ведущих переходит к условиям увлажненности и освещенности [12, 15, 1, 13, 44, 22, 40]. Наконец,

в тропических лесах, где условия температуры и увлажненности однородны на больших пространствах, биотопическая изменчивость не выражена [17].

При рассмотрении различий между точками, удаленными друг от друга на 20—30 км, пространственный фактор сам по себе может играть значительную роль; однако, поскольку при выборе учетных площадок трудно подобрать полностью сходные биотопы, выявляемые различия опять-таки сводятся к биотопическим. При исследовании консорций березы извилистой в северной Фенноскандии в качестве основных причин локального различия консорций авторы [27, 34] называют высоту местности над уровнем моря и экспозицию склона. В Аляске наиболее бедными оказываются консорции карликовой березки в арктических и альпийских местообитаниях [33]. Следовательно, и в формировании локальных различий абиотические факторы играют решающую роль. Если подобрать максимально сходные биотопы, то локальные различия оказываются очень небольшими.

В формировании географических различий, несомненно, преобладает пространственный фактор. Но для обсуждения географических различий необходимо собирать материал таким образом, чтобы устранить биотопическую и межгодовую изменчивость, т. е. в большом числе биотопов (или в сходных биотопах) в течение ряда лет. Это, однако, делается далеко не всегда.

Возвращаясь к индивидуальной изменчивости, следует вспомнить, что наши исследования на фоне сильной биотопической выявили слабую индивидуальную изменчивость поврежденности растений. Ранее такие работы в Субарктике почти не проводились; встречаются лишь указания [37, 16] на меньшую поврежденность молодых растений. В то же время в лесных сообществах эта форма изменчивости, видимо, велика. Так, сообщается о сильной вариабельности поврежденности отдельных деревьев лиственницы лиственничной листоверткой *Zeiraphera improbana* в северной тайге [38]. Установлено, что в подмосковном лесу у березы уровень изъятия листогрызущими насекомыми колеблется от дерева к дереву от 3 до 12 %, т. е. четырехкратно [11]. Различия в заселенности почек осины гусеницами листоверток в горных лесах США оказались шестикратными [45]. Сообщается о значительной индивидуальной вариации поврежденности комплексом насекомых листвы дубов в Румынии [21] и эвкалиптов в Австралии [43]. Найдено высокое разнообразие пораженности субантарктического бука *Nothofagus moorei* в австралийских горных лесах листоедом *Novocastria nothofagi* [40]. Значительная изменчивость поврежденности растений *Cecropia* и *Trichilia* обнаружена в тропическом лесу на Барро Колорадо [17]. В качестве причин индивидуальной изменчивости выдвигаются физиологическое состояние растений [21, 42, 38], генетически обусловленная устойчивость [45] либо просто случай-

ные явления [17, 40]. В целом создается впечатление, что в южных лесных экосистемах соотношение индивидуальной и биотопической изменчивости обратное тому, которое наблюдается в высоких широтах. Это еще один довод в пользу того, что при формировании отношений насекомое — растение на Севере наибольшее значение имеют абиотические факторы, а в лесах умеренной и тропической зон — биоценотические.

Находясь под ограничивающим влиянием абиотических факторов, листогрызущие насекомые на Приобском Севере не могут достигнуть того уровня численности, когда определяющим в динамике их численности становится влияние корма. Это характерно для южных зон. В Субарктике такое происходит редко, причем в биотопах с наиболее благоприятными температурными условиями, где влияние температуры сказывается в наименьшей степени. О массовых размножениях пяденицы *Oporinia autumnata* в северной Фенноскандии мы уже упоминали. Но и на Приобском Севере некоторые виды могут достигать такой численности, что потребляют значительную часть фотосинтезирующей поверхности своих кормовых растений. У ив изъятие листовой массы на отдельных растениях может достигать 30 % (см. табл. 1). Такие повреждения не проходят бесследно для растений; во всяком случае, поврежденность последних в таких биотопах на следующий год резко снижается, затем возрастает снова (см. табл. 1). По-видимому, здесь как раз осуществляется биоценотическая регуляция путем ухудшения качества кормовых ресурсов. Но микроклиматические условия в таких биотопах остаются наиболее благоприятными, что по-прежнему привлекает сюда имаго, откладывающих яйца. Поэтому и в годы снижения численности филлофагов растения на подобных участках все-таки оказываются более поврежденными, чем в неблагоприятных биотопах. Таким образом, и здесь абиотические факторы превалируют, хотя биоценотический контроль также имеет место.

Выводы

1. Среди всех видов пространственной изменчивости консорций и поврежденности растений в Субарктике наиболее велика биотопическая. Она создается изменением абиотических (микроклиматических) факторов, в первую очередь температуры.

2. Насекомые-филлофаги активно избирают участки, обеспечивающие им оптимальные условия существования в активный период и возможность благополучной зимовки: склоны южной экспозиции и другие места, хорошо прогреваемые и дренированные, защищенные от сильных ветров. В таких местах поврежденность растений наиболее велика. Высокая изменчивость рельефа создает пеструю картину состава сообществ насекомых, связанных с тем или иным видом растения, и поврежденности последнего.

3. Степень неоднородности территории различна для разных видов насекомых. Виды и группы, лучше приспособленные к условиям Субарктики, равномернее осваивают территорию.

4. С увеличением высоты местности над уровнем моря численность большинства видов филлофагов закономерно снижается. Есть, однако, виды, достигающие наивысшей плотности не в долинных биогеоценозах, а на границе лесной зоны в горах. Какими факторами это обеспечивается, пока неясно.

5. В наиболее благоприятных биотопах численность насекомых-филлофагов может в отдельные годы повышаться до такой степени, что ухудшение качества корма резко снижает их численность на следующий год. Однако привлекательность таких биотопов для насекомых сохраняется, в связи с чем поврежденность растений остается в них относительно высокой.

6. По мере продвижения к югу температура как фактор формирования биотопической неоднородности постепенно сменяется влажностью, а сама биотопическая изменчивость уменьшается; на первый план выходит индивидуальная изменчивость консорций и поврежденности растений.

7. На Севере индивидуальная изменчивость поврежденности растений внутри биотопа невелика; это показывает, что поврежденность определяется не генетически обусловленной устойчивостью самих растений, а абиотическими факторами, общими для всего биотопа, и случайными причинами.

8. Локальная изменчивость состава консорций и поврежденности растений, если изучать ее в сходных биотопах, также очень невелика.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Апостолов Л. Г., Барсов В. А. Насекомые-вредители крон лесов Присамарья и меры борьбы с ними // Труды комплексной экспедиции Днепропетровского университета. 1977. Вып. 8. С. 108—115.

2. Богачева И. А. Итоги изучения насекомых ивовой консорции на стационаре «Харп» (Приобская лесотундра) // Информационные материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Ч. 1. С. 5—7.

3. Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979. С. 37—45.

4. 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.

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

6. Богачева И. А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности // Экология. 1984. № 3. С. 60—66.

7. Богачева И. А. Сезонная динамика использования фитомассы лиственных пород Субарктики // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М., 1986. С. 51—54.

8. Богачева И. А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности растительноядных насекомых Субарктики // Регуляция

численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 10—25.

9. Гусев В. Н., Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР. М.: Гослесбумиздат, 1951. 580 с.

10. Кондаков Ю. П. Хвое- и листогрызущие насекомые — вредители лесов бассейна оз. Байкал // Фауна лесов бассейна оз. Байкал. Новосибирск, 1979. С. 5—43.

11. Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И. Опыт учета потребления листвы березы фитофагами // Лесоведение. 1972. № 1. С. 67—70.

12. Наумов Р. В. Влияние климатических факторов на протекание массовых вспышек листогрызущих вредителей леса в Ульяновской области // Уч. зап. Ульянов. гос. пед. ин-та. 1958. Т. 11, № 2. С. 108—123.

13. Носова Л. М., Фомичева Л. И. Консортивные связи лещины с Hemiptera в лесах Подмосковья // Фауна и экология беспозвоночных. М., 1979. С. 117—123.

14. Строганова В. К. Ландшафтно-биотопическое распределение пилильщиков в горных лесах Западной Сибири // Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири. Новосибирск, 1980. С. 228—243. (Труды БИ СО АН СССР: Вып. 43).

15. Щербакова Л. Н. Роль хермесов в ослаблении подроста ели при постепенных рубках в Ленинградской области // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 178—180.

16. Chapin F. S., Bryant J. P., Fox J. F. Lack of induced chemical defence in juvenile Alaskan woody plants in response to simulated browsing // Oecologia (Berl.). 1985. V. 67, N 4. P. 457—459.

17. Coley P. D. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species // Ecology. 1983. V. 64, N 3. P. 426—433.

18. Downes J. A. Adaptations of insects in the Arctic // Ann. Rev. Entomol. 1965. V. 10. P. 257—274.

19. Edmunds G. F., Alstad D. N. Coevolution in insect herbivores and conifers // Science. 1978. V. 199, N 4332. P. 941—945.

20. Fraenkel G. S. The nutritional value of green plants for insectes // Proc. 9th Intern. Congr. Entomol. 1953. V. 2. P. 90—100.

21. Fratian A. Consecinte ale defolierilor provocate de insecte asurpa arboretelor de cvercinee // Probl. Ecol. Terestra, Bucuresti. 1978. N 2. P. 175—183.

22. Futuyma D. J., Saks H. The effect of variation in host plant on the growth of an oligophagous insect, *Malacosoma americanum,* and its polyphagous relative, *Malacosoma disstria* // Entomol. Exp. Appl. 1981. V. 30, N 2. P. 163—168.

23. Hågvar S. Altitudinal zonation of the invertebrate fauna on branches of birch (*Betula pubescens* Ehrl.) // Norw. J. Entomol. 1976. V. 23, N 1. P. 61—73.

24. Håkansson M. Untersökning av dvärgbarrvecklarens, *Grapholitha (Steganoptycha, Epinotia) nananas* biologi med beskrivning av angreppet i ankarvattnet och Stora Blasjön, norra Jamtland // Rapp. Och. Uppsats, Inst. Skogzool. Skogshögsk. 1975. N 19. S. 36.

25. Haukioja E., Hakala T. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1975. V. 12. P. 1—9.

26. Haukioja E., Koponen S. Birch herbivores and herbivory at Kevo // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 181—188.

27. Haukioja E., Koponen S., Ojala H. Local differences in birch leaf consumption by invertebrates in northern Norway and Finland// Turun Yliopiston Julk. Sar. A. 1973. V. 11, N 53. P. 29—33.

28. Haukioja E., Niemelä P. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves // Oecologia (Berl.) 1979. V. 39, N 2. P. 151—160.

29. Kallio P., Lehtonen J. On the ecocatastrophe of birch forests caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 174—180.

30. Koponen S. Notes on herbivorous insects on the birch in southern Greenland // Rep. Kevo Subarctic Rec. Stat. 1978. V. 14. P. 13—17.

31. Koponen S. Insect herbivores of birch foliage in the Quebec — Labrador peninsula, southern Greenland and Fennoscandia // McGill Sub.— Arct. — Res. Rep. 1980. N 30. P. 40—46.

32. Koponen S. Outbreaks of *Dineura viridiдorsata* and *Eriocrania* (Lepidoptera) on mountain birch in northernmost Norway // Notulae entomol. 1981. V. 61, N 1. P. 41—44.

33. Koponen S. Abundance of herbivorous insects on dwarf birch near the tree line in Alaska // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1984. V. 19. P. 19—24.

34. Koponen S., Iso-Iivari L., Herbivorous insects on the mountain birch *(Betula pubescens ssp. tortuosa)* in eastern Finnmark (Norway) and northern Lapland (Finland) // Norw. J. Entomol. 1978. V. 25, N 2. P. 157—163.

35. MacLean S. F. Ecological adaptations of tundra invertebrates // Physiological adaptations to the environment / Ed. J. Vernberg. N. Y., 1975. P. 269—300.

36. MacLean S. F., Jensen T. S. Food plant selection by insect herbivores in Alaskan arctic tundra: the role of plant life form // Oikos. 1985. V. 44, N 1. P. 211—221.

37. Niemelä P. Dependence of *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreaks on summer temperature // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1980. V. 16. P. 27—30.

38. Niemelä P., Tuomi J., Haukioja E. Age — specific resistance in trees: defoliation of tamaracks (*Larix laricina*) by larch bud moth (*Zeiraphera improbana*) (Lep., Tortricidae) // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1980. V. 16. P. 49—57.

39. Schowalter T. D., Hargrove W. W., Crossley D. A. Herbivory in forested ecosystems // Ann. Rev. Entomol. 1986. V. 31. P. 177—196.

40. Selman B. J., Lowman M. D. The biology and herbivory rates of *Novocastria nothofagi* Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on *Nothofagi moorei* in Australian temperate rainforests // Aust. J. Zool. 1983. V. 31, N 2. P. 179—191.

41. Southwood T. R. E., Brown V. K., Reader P. M. Leaf palatability, life expectancy and herbivore damage // Oecologia (Berl.). 1986. V. 70, N 4. P. 544—548.

42. Springett B. P. On the ecological role of insects in Australian eucalypt forests // Austral. J. Ecol. 1978. V. 3, N 2. P. 129—133.

43. Tenow O. Topographical dependence of an outbreak of *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep., Geometridae) in a mountain birch forest in northern Sweden // Zoon. 1975. V. 3, N 2. P. 85—100.

44. Tischler W. Kontinuität des Biosystems Erle *(Alnus)* — Erlenblattkäfer *(Agelastica alni)* // Z. Angew. Zool. 1977. V. 64, N 1. S. 69—92.

45. Witter J. A. The effect of differential flushing times among trembling aspen clones on lepidopteran caterpillar populations: a review // The role of insect-plant relationship in the population dynamics of forest pests / Ed. A. S. Isaev. Krasnoyarck, 1983. P. 150—161.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ · 1990

А. Г. КУПРИЯШКИН, Н. В. НИКОЛАЕВА

ФЕНОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЛЕТА КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В ЛЕСОТУНДРЕ ТАЙМЫРА

Во всех исследованиях по экологии кровососущих комаров в той или иной степени освещаются вопросы их фенологии: сроки личиночного развития, вылета имаго, роения, нападения самок. Такие сведения о комарах, населяющих северные районы нашей страны, в литературе многочисленны [10, 11, 2, 14]. Как правило, приводятся данные о сроках встречаемости преимагинальных стадий в водоемах на территории неопределенной величины, о масштабах изменения температуры в отдельных водоемах, о пределах варьирования плотности личиночного населения в некоторых произвольно выбранных группировках. Анализ фенологии личинок и имаго практически осуществляется раздельно. Фрагментарность данных, отсутствие единого методического подхода к определению количественных характеристик, а также сведений о динамике этих параметров на протяжении нескольких поколений насекомых затрудняют использование этих материалов для изучения сравнительной экологии популяций.

Между тем сегодня онтогенетический подход к выявлению популяционной специфичности комаров заслуживает пристального внимания. Использование показателей роста и развития для характеристики популяций предполагает, в первую очередь, выяснение механизмов адаптивной стабилизации популяционного развития в условиях вполне конкретной флуктуации во времени факторов внешней среды. Изучение фенологии как одного из аспектов экологической структурированности популяции неотделимо от изучения пространственной структуры последней [15].

В условиях Севера высокая гетерогенность мест обитания насекомых определяется прежде всего неодинаковым температурным режимом. Анализ многочисленных работ указывает на ярко выраженную неоднородность северных биотопов по температурному режиму, а также на крайне неравномерное распределение в них личинок комаров [8]. Эти данные, а также многолетние наблюдения за динамикой популяционных характери-

стик комаров в одном из районов Южного Ямала [5, 6, 8, 9] свидетельствуют в пользу концепции о том, что сама по себе гетерогенность среды оказывается важным фактором поддержания этолого-генетической гетерогенности популяции [15].

В настоящей статье материалы по фенологии популяций массовых видов комаров рода *Aedes* на юго-западе Таймыра обсуждаются в тесной связи с результатами определения их численности и пространственного распределения. Хотя эти данные носят предварительный характер, они, на наш взгляд, способствуют пониманию специфики популяционных процессов у комаров указанного региона.

Материал и методика

Работу проводили с 5 июня по 10 августа 1986 г. в припойменной зоне оз. Туручедо на юго-западе Таймыра (68°51′ с. ш., 87° в. д.). Местом наблюдений был выбран участок площадью 24 га. По характеру растительности он подразделен на три биотопа: 13,2 га представлены тундровой растительностью (плоскобугристые болота); 7,8 га — лиственничным редколесьем, закустаренным ольховником; 3 га — часть елово-березового леса надпойменной террасы оз. Туручедо. Все водоемы участка закартированы: 47 — на тундровом участке, 24 — в лиственничнике, один — в елово-березовом лесу. Озера и водоемы с проточным режимом из расчетов исключали. Для определения численности комаров находили площадь водоемов, заселенных личинками, и плотность населения. Последнюю учитывали с помощью биоценометра. Проведено 390 учетов, сделана 121 выборка личинок и куколок из 24 тундровых и 19 лесных водоемов. Определена видовая принадлежность 2710 личинок IV стадии, а также возрастной состав 5909 личинок. Регулярно измеряли температуру придонного слоя воды в нескольких типичных водоемах, проводили круглосуточную регистрацию температуры воздуха с помощью термографа. Скорость ветра определяли анемометром на стационаре, расположенном на открытом месте.

Нападавших самок учитывали стандартным энтомологическим сачком, делая 30 плавных взмахов вокруг наблюдателя в течение 1 мин. Учеты проводили в нескольких постоянных точках елово-березового леса и тундры в определенной последовательности, как правило, в 15—16 ч, а также на стационаре в течение суток. Раз в 10 дней делали круглосуточный учет нападающих комаров с интервалом в 3 ч. За период работы проведено 350 учетов. Собранных насекомых умерщвляли и подсчитывали. Определено до вида 790 экз.

Результаты и обсуждение

Район исследований расположен на правом берегу Енисея в подзоне лесотундры. Характерный ландшафт создают редколесные группировки, а также обширные сильно заболоченные

плоскобугристые лишайниково-кустарничковые тундры. По мере удаления от озера они занимают все бо́льшую территорию. По берегам озер, на возвышенностях, часто встречаются лиственничные редколесья с подлеском из ольхи и карликовой березки. В поймах и на надпойменных террасах крупных озер обычны елово-березовые леса с довольно сомкнутым древостоем. Растительность плоскобугристых тундровых болот представлена в основном багульнико-лишайниковыми сообществами. В пониженных местах обычны пушицево-осоковые болота, на долю которых приходится 90 % заселенных личинками водоемов тундры; остальные 10 % пригодных для выплода водоемов представляют собой термокарстовые мочажины. Все типичные элементы ландшафта вошли в состав экспериментального участка.

Средние размеры тундровых (31±5,6 м^2) и лесных водоемов (35±10,3 м^2) практически не различались. Однако распределение личинок комаров было неодинаковым. При общей площади водоемов на тундровом участке 1340 м^2 заселено личинками 780 м^2 (58 %); на лесном участке общая площадь водоемов почти вдвое меньше (637 м^2), а заселено личинками 599 м^2 (94 %).

В расчете на единицу площади угодий размеры населенной водной поверхности были одинаковы: 59 м^2 на 1 га тундры и 55,4 м^2 на 1 га леса. Использование личиночными популяциями пространства в тундровом биотопе оказалось сходным с тем, что наблюдалось на Южном Ямале: там личинки населяли в среднем 39—74 м^2 водоемов на 1 га территории, что составляло 36—49 % от общей площади водоемов. Использование личинками водного пространства в пределах лесного биотопа отличалось от такового на Ямале: там комары населяли от 92 до 222 м^2 воды на каждый гектар биотопа (14—30 % от общей площади воды) [9].

Плотность личинок в тундровых водоемах составляла в среднем 149±22 экз/м^2. В лесу все водоемы подразделяли по плотности на три группы: с низкой плотностью (106±22 экз/м^2) — 57 % заселенной площади, с умеренной (438±66 экз/м^2) — 15 % и с высокой (2590±482 экз/м^2) — 28 %.

Произведенные на основании этих данных расчеты показали, что абсолютная численность личинок IV стадии составляла в водоемах тундрового участка 116220±16380 экз. (8800±±1240 экз/га), в водоемах лесного участка в целом 500400±±79450 экз. (46330±7356 экз/га). В лиственничном редколесье численность была выше (56600 экз/га), чем в елово-березовом лесу (33200 экз/га), хотя средняя плотность личиночного населения там заметно ниже: соответственно 685±158 и 1848±±798 экз/м^2. Плотность и численность личинок в обоих биотопах в окрестностях оз. Туручедо оказались сходными с таковыми на Южном Ямале [9].

В водоемах тундрового участка встречались личинки пяти видов комаров рода *Aedes*, а в водоемах лесного участка — семи видов, %:

Вид	Тундровые водоемы	Лесные водоемы
A. communis Deg. . .	20,4	62,1
A. excrucians Walk. . .	4,4	7,1
A. hexodontus Dyar . .	39,7	12,9
A. impiger Walk. . . .	17,6	8,1
A. pionips Dyar . . .	0	0,5
A. pullatus Coq. . . .	0	3,2
A. punctor Krb.	17,9	6,1

На основании данных о численности личинок в водоемах и процентном соотношении разных видов рассчитывали численность каждого вида в обоих биотопах, экз/га:

Вид	Тундра	Лес
A. communis . .	1795±257	28772±3955
A. excrucians . .	386±54	3287±452
A. hexodontus . .	3494±417	5977±821
A. impiger . . .	1549±212	3750±516
A. pionips . . .	0	231±31
A. pullatus . . .	0	1481±204
A. punctor	1576±220	2824±388

При сходстве общей численности личинок *Aedes* в биотопах оз. Туручедо и в соответствующих биотопах Южного Ямала можно отметить различия по этому показателю у отдельных видов. Так, на тундровом участке оказалась высокой численность *A. impiger* и *A. punctor*. В самые благоприятные годы в тундре Южного Ямала численность личинок *A. impiger* не превышала 337—601 экз/га, временами сокращаясь до 36—60 экз/га. Обилие *A. punctor* один раз за восемь сезонов достигло там 1582 экз/га, обычно оно составляло 179—676 экз/га. Численность доминирующего вида *A. hexodontus* в тундре Ямала варьировала по годам от 1963 до 6153 экз/га, а обилие *A. communis* на границе с лесом держалось на уровне 1578—6065 экз/га.

Численность личинок *A. communis*, отмеченная для лесного участка оз. Туручедо, в пойменном лесу на Ямале представляла собой минимальную для популяции в неблагоприятные годы, в остальные сезоны она возрастала до 40123—77158 экз/га. Численность *A. pullatus* в лесном биотопе на Ямале также значительно выше — 2403—18023 экз/га (при минимуме 1253 экз/га). Однако следует подчеркнуть большее обилие в лесном биотопе оз. Туручедо личинок *A. hexodontus, A. impiger* и *A. punctor*. На Южном Ямале численность *A. hexodontus* в лесу лишь один раз за восемь лет достигла 3585 экз/га, в остальные годы не превышая 281—1665 экз/га; обилие *A. impiger* варьировало по годам от 70 до 610 экз/га; численность *A. punctor* достигала максимума — 775 экз/га — синхронно с *A. hexodontus*, обычно же она находилась в пределах 46—193 экз/га [9].

Встречаемость разных преимагинальных стадий и нападавших самок комаров на обследованной территории приводится на рис. 1. Начиная с 6 июня, весь период наблюдений поделен на 5-дневные интервалы, для которых рассчитывали средние значения изученных показателей, получаемых ежедневно.

Личинки I стадии были обнаружены на тундровом участке 3 июня; 4 июня личинки I и II стадий найдены в одном освободившемся от снега лесном водоеме. В это время почти все тундровые водоемы были населены комарами, тогда как половина лесных находилась под снегом.

Переход среднесуточной температуры воздуха через 0 °С произошел 14 июня. Однако временное повышение температуры днем до положительных значений отмечалось с 18 по 28 мая. Известны случаи вылупления личинок *Aedes* из яиц еще под снегом [11]. В начале июня температура придонных слоев воды составляла в среднем 9,2 °С для тундровых водоемов и 11 °С для лесных (рис. 2, VI). В лабораторных условиях время развития личинок *A. communis* от I до III стадии 9—15 сут [13]. Судя по срокам появления личинок III стадии (4 июня), отрождение первых экземпляров в тундре началось 25 мая.

Развитие личинок комаров на Таймыре протекает в разные сезоны неодинаково. При благоприятных погодных условиях личинки I и II стадий в окрестностях г. Норильска отмечены 6 июня, а 19 июня зафиксирован вылет первых самцов [2]. В условиях холодной весны развитие там же началось во второй половине июня, а массовое появление личинок I стадии отмечалось 23 июня [10]. Межгодовые различия в сроках появления первых личинок *Aedes* в других районах Севера также составляют 14—18 дней [8, 14].

Исследования, проведенные на Ямале, показали, что растянутость сроков отрождения личинок из яиц не только обусловлена физиологической разнородностью особей в популяции, но в значительной мере связана с неодновременным протаиванием водоемов, т. е. с пространственным размещением яиц [8]. Картина динамики встречаемости преимагинальных стадий (см. рис. 1 и 2) также обусловлена специфическим сочетанием двух этих факторов. Большая часть лесных водоемов не затенена, однако снег там держится дольше, чем в тундре. Два из них, расположенные в депрессиях рельефа и сильно затененные, во многом определяли характер развития личиночных популяций. Хотя они занимали только 25 % заселенной водной площади, но продуцировали около 97 % всех личинок в лесном биотопе. Развитие личинок в них проходило позднее и медленнее, чем в остальных водоемах. Личинки I стадии появились в проталине водоема в елово-березовом лесу 14 июня, по мере таяния снега отрождение из яиц продолжалось до конца июня, так что 3 июля еще встречались личинки II стадии при преобладании IV стадии; к 9 июля в водоеме находились одни куколки.

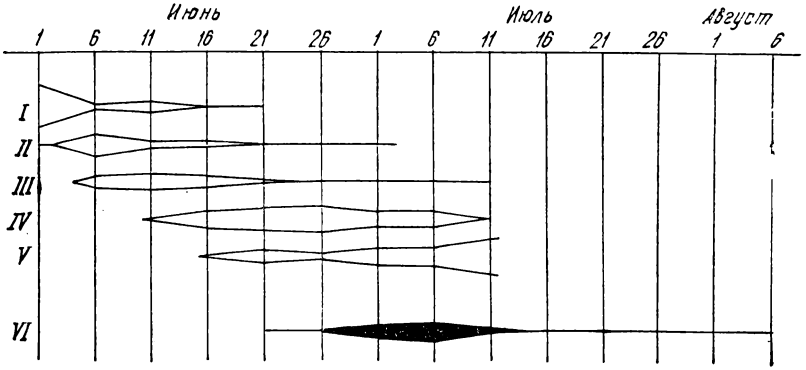


Рис. 1. Фенология преимагинального развития и лёта комаров на всей территории: для преимагинальных стадий указана доля в выборках, для самок — доля от числа нападающих в течение сезона, %.

I — IV — стадии личинок; V — куколки; VI — имаго (доля в %).

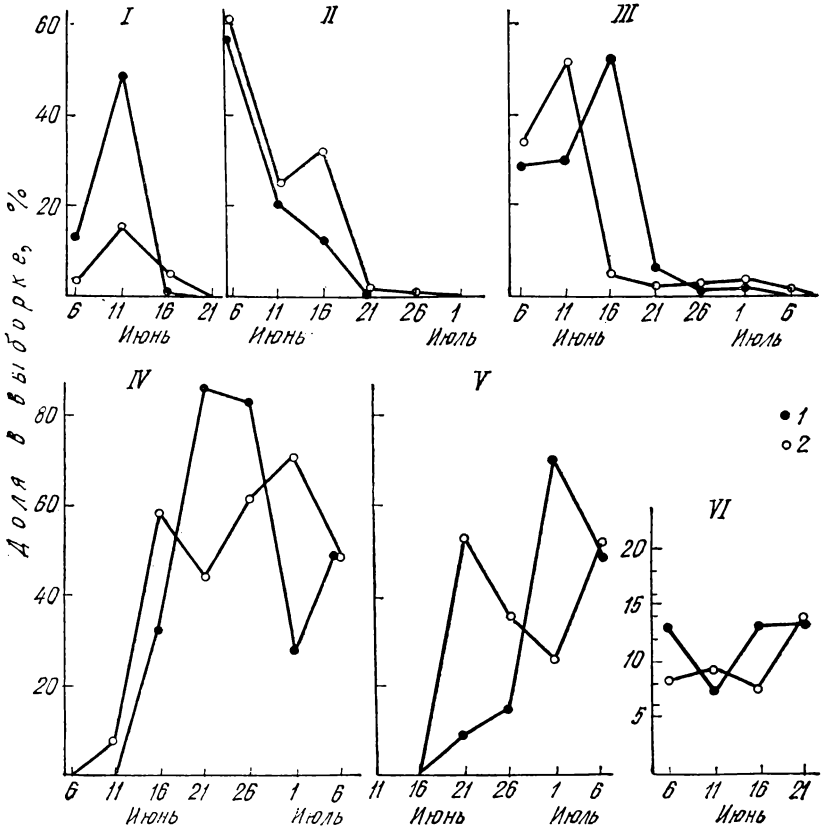


Рис. 2. Динамика преимагинальных стадий комаров в тундровых (*1*) и лесных (*2*) водоемах.

I — IV — личиночные стадии, V — куколка, VI — температура воды, °С.

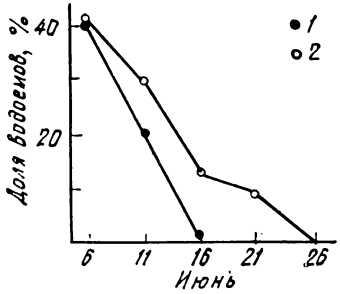


Рис. 3. Изменение числа водоемов с личинками I стадии на тундровом (*1*) и лесном (*2*) участках.

В период с 6 по 10 июня в водоемах преобладали личинки II стадии. По мере появления лесных водоемов, а также отрождения новых экземпляров в уже заселенных водоемах наблюдалось увеличение доли личинок I стадии в сборах вплоть до 11—15 июня (см. рис. 1). В ряде тундровых водоемов за счет дополнительного отрождения численность личинок удвоилась. Одновременно по всему участку шло последовательное снижение доли водоемов с личинками I стадии (рис. 3).

Дифференциация по скорости развития между группами личинок в лесных водоемах за счет их экологической неоднородности и специфики температурного режима сохраняется до конца развития. В тундровых водоемах их большая однородность и иной температурный режим сглаживают (нейтрализуют) начальные различия в скорости развития. Так, заметное снижение температуры в тундровых водоемах (вплоть до замерзания) 11—15 июня в дальнейшем, с началом потепления, быстро компенсировалось (см. рис. 2, VI), тогда как в лесных водоемах температура сохранялась низкой и в последующие пять дней. Это свидетельствует об определяющем влиянии температурного режима водоемов на все развитие личинок. Личинки водных животных способны изменять скорость роста и развития в пределах индивидуальной нормы реакции [12]. За счет пластичности онтогенеза и неодинаковой реакции личинок раннего и позднего отрождения на изменения температуры различия в темпах прохождения стадий могут сглаживаться. Видимо, в тундре так и происходит, и особи позднего появления могут осуществлять метаморфоз одновременно с ранними.

Первые куколки появились в тундре 20 июня, на лесном участке — 21 июня (см. рис. 2, V). Монотонное понижение

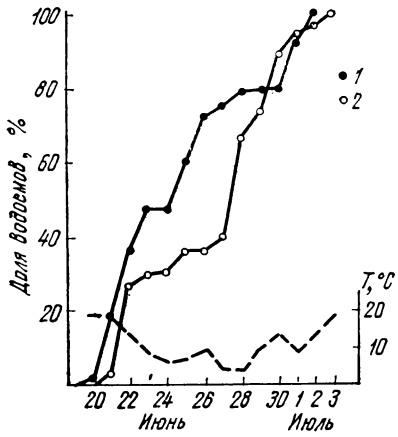


Рис. 4. Изменение числа водоемов с куколками на тундровом (*1*) и лесном (*2*) участках

Штриховая линия — температура.

среднесуточной температуры воздуха 21—28 июня с 18 до 4 °С сопровождалось одновременным замедлением темпов окукливания на всем участке наблюдений (рис. 4). При повышении температуры до 9 °С 24—26 июня окукливание в тундровых водоемах возобновилось. В результате 50 %-й уровень окукливания популяции в тундре был достигнут на три дня раньше, чем в лесу (см. рис. 2, V). Температурные условия в водоемах обоих биотопов выровнялись к началу вылета имаго. В это время скорости окукливания и вылета имаго в лесу и тундре были сходны. В период 1—5 июля произошло увеличение доли личинок IV стадии за счет метаморфоза части куколок (см. рис. 2, V). Начался массовый вылет, который проходил при благоприятном температурном режиме.

Таким образом, развитие всех комаров на исследованном участке продолжалось с 25 мая по 15 июля (52 дня). Личинки I стадии встречались с 25 мая по 28 июня (35 дней), их отрождение из яиц длилось 28—30 дней, а основная масса особей появилась в период с 1 по 14 июня (14 дней). Личинки II стадии отмечены с 31 мая по 3 июля (на протяжении 34 дней): основная масса личинок *Aedes* группы *«communis»* проходила эту стадию в период с 1 по 21 июня (21 день). Личинки III стадии встречались с 4 июня по 10 июля (37 дней), а основная масса особей находилась на этой стадии с 5 по 17 июня (13 дней). Личинок IV стадии наблюдали с 10 июня по 10 июля (31 день), комары группы *«communis»* находились на этой стадии до 6 июля (26 дней). Стадия куколки встречалась с 15 июня по 15 июля (31 день), основная масса комаров прошла ее в период с 21 июня по 6 июля (16 дней). При длительности развития куколки три-четыре дня сроки вылета комаров группы *«communis»* составляли 26 дней (с 20 июня по 15 июля), а массовый вылет длился 10 дней (с 1 по 10 июля). Сроки индивидуального развития особей варьировали от 15 до 25 дней. По наблюдениям Н. П. Мезенева [2], развитие комаров также продолжалось три-четыре недели.

Сроки встречаемости преимагинальных стадий комаров в районе оз. Туручедо более растянуты, чем на южном Ямале: там они встречались на лесном участке 34—45 дней, на тундровом — 27—41 день. Для других районов Севера обычно указывают период в 34—47 дней [8], однако для Таймыра отмечены случаи, когда развитие личинок затягивалось с начала июня до первой — второй декады августа [3, 10].

Сроки вылета имаго на Ямале составляли в тундре в разные годы 9—14 дней, в лесу — 13—28 дней. Там вылет происходил в диапазоне температур воздуха (средних) от 8,9 до 15,9 °С; сочетание низкой температуры и растянутого отрождения личинок из яиц приводило к увеличению длительности вылета имаго до 23—28 дней. В настоящем исследовании вылет проходил при средней суточной температуре воздуха 11,7 °С. Про-

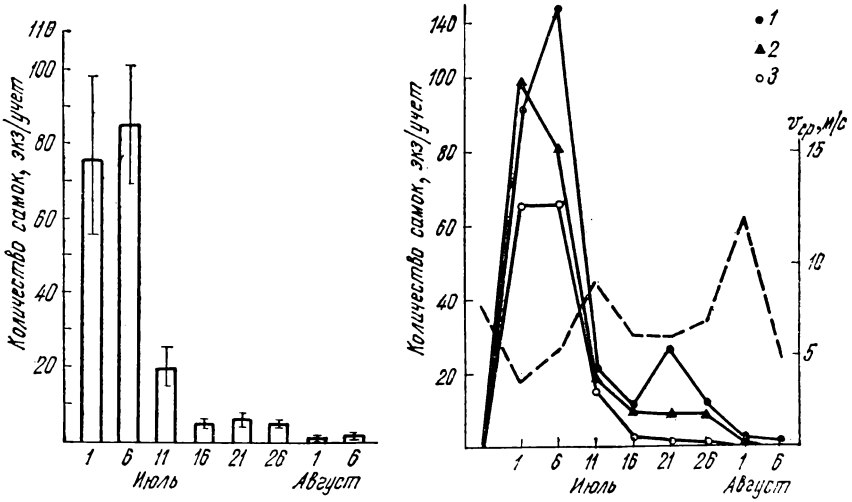


Рис. 5. Сезонные изменения средней численности нападающих самок на всей территории.

Показаны ошибки средних значений.

Рис. 6. Сезонные изменения средней численности нападающих самок на разных участках:

1 — в тундре; *2* — в лесу; *3* — на стационаре. Штриховая линия — скорость ветра, м/с.

должительность вылета имаго совпадала с длительностью отрождения личинок из яиц, что свидетельствует об отсутствии каких-либо существенных модификаций сроков развития группировок комаров в отдельных водоемах (по крайней мере, лесных, которые и определяют длительность популяционного развития в целом).

Хотя некоторая часть самок *Aedes* приступила к нападению сразу после вылета в конце июня, из-за сильного ветра оно было эпизодическим. Массовое нападение началось 3 июля, 8 июля численность нападавших достигла максимального значения, а после 13 июля она снизилась (рис. 5, 6). Период массового нападения ограничивался 10 днями и совпадал с массовым вылетом из куколок. Наибольшая численность самок в учетах отмечена на стационаре 7 июля (330 экз), а на лесном участке — 8 июля (435 экз). По данным П. Е. Поляковой [10], в теплое лето массовое нападение самок *Aedes* происходило в окрестностях г. Норильска во второй декаде июля, в третьей декаде оно резко снизилось, но вновь возросло в первой декаде августа. Там же отмечали среднюю численность нападающих в течение сезона — 46 экз/учет, при максимальном значении 456—715 экз/учет [1].

В период с 1 по 12 июля погодные условия были сравнительно

благоприятными для лёта комаров: ослабление ветра, среднесуточные температуры в пределах 12—17 °С, периодическое выпадение дождей. В последующие дни вновь наблюдалось усиление ветра, часто до 10—15 м/с, повышение температуры воздуха до 20—24 °С при малом количестве осадков. Видимо, неблагоприятные абиотические условия и привели к сокращению числа нападавших особей от 76—85 экз/учет до 4,5—19,6 экз/учет (см. рис. 5). После 1 августа нападали единичные особи. Хотя имаго встречались 46 дней, нападение продолжалось 30 дней при средней численности 32,7 экз/учет.

Уровень нападения различался в трех точках учета (см. рис. 6): численность нападавших комаров в тундре в начале июля в 1,5—2 раза превышала их обилие в лесу и на стационаре. При снижении скорости ветра и температуры в период с 20 по 26 июля активность нападения комаров в тундре вновь незначительно возросла. Характер рельефа допускает локальные перемещения из других биотопов в тундру части особей *A. hexodontus, A. punctor* и *A. excrucians*. Можно также предположить, что подъем числа нападавших к 21 июля произошел за счет изменения активности тундровых комаров, обилие которых с момента их массового вылета сократилось на 82 %. Сравнение динамики вылета из куколок с динамикой числа нападающих самок показывает, что продолжительность индивидуальной жизни последних не превышала 25—27 дней.

Соотношение видов среди нападавших самок отличалось от ранее описанного для личинок. К семи видам следует добавить *A. nigripes* и *A. cinereus cinereus* Mg. В целом для всей территории соотношение видов среди самок было следующим, %: *A. communis* — 10,2; *A. excrucians* — 12,1; *A. hexodontus* — 60,3; *A. impiger* — 2,5; *A. nigripes* — 1,25; *A. pionips* — 2,1; *A. pullatus* — 0,05; *A. punctor* — 11,5. На долю *A. hexodontus* от общего числа нападавших комаров в лесу приходилось 54 %, в тундре —62,5, на долю *A. communis* — соответственно 15 и 8,5 %, *A. excrucians* — 12,3 и 27 %. Н. П. Мезенев отмечает еще более выраженное доминирование *A. hexodontus* среди нападавших самок — 80,8—90,3 %; доля *A. communis* ограничивалась 2—3,8 % [1]. Было высказано предположение, что самки *A. communis* являются на Таймыре факультативными кровососами.

Специальное изучение явления автогенного развития яичников у комаров на Южном Ямале показало, что там это свойство в равной мере присуще *A. communis* и *A. hexodontus* [6]. Тем не менее, отложив первую порцию яиц без кровососания, автогенные особи обоих видов в дальнейшем приступали к активному нападению; в результате этого кривая динамики нападающих в течение сезона особей имела двувершинный характер [4, 7]. В пойменном лесу на Ямале второй пик числа нападавших был выражен особенно заметно за счет активной миграции туда самок *A. hexodontus* из тундры; в результате этого

соотношение видов среди нападавших самок в биотопе также изменялось в пользу *A. hexodontus* [4].

Таким образом, не исключено, что встречаемость (пенетрантность) признака автогении в популяциях *A. hexodontus* и *A. communis* в окрестностях оз. Туручедо одинакова. Однако эти виды могут различаться по степени выраженности (экспрессивности) автогении у отдельных особей, прежде всего это относится к поведению. Более сильное генетическое закрепление признака в поведении *A. communis* может полностью исключать таких самок из числа нападающих. Возможны также качественные различия по экспрессивности автогении между популяциями *A. communis* на Ямале и Таймыре, о чем свидетельствует сравнение данных о числе нападавших особей в первом и втором районах (рис. 7). Среднее количество нападавших самок двух видов в учетах за весь сезон следующее, экз/учет:

Биотоп	*A. hexodontus*	*A. communis*
Участок в целом (со стационаром)	13,8±3,3	2,0±0,5
Лес	10,2±3,4	2,0±0,7
Тундра	10,5±2,7	3,0±1,5

При сходстве численности личинок количество нападавших в течение сезона самок *A. communis* составляло на Ямале в лесном биотопе 16—58, в тундровом — 21—46 экз/учет; количество нападавших *A. hexodontus* в среднем за сезон составляло в лесу 17—44, в тундре 62—81 экз/учет [4, 7].

Таким образом, обзор предварительных данных о ходе личиночного развития и лёта кровососущих комаров в районе оз. Туручедо выявил особенности этих процессов в лесном и тундровом биотопах. Отмечена тесная связь отрождения личинок из яиц с экологическими особенностями и температурным режимом водоемов. Для лесных водоемов характерна неравномерность в распределении личинок (концентрация более 90 % особей в двух водоемах). Растянутое отрождение личинок из яиц, связанное с неодновременным протаиванием водоемов, приводит в дальнейшем к дифференциации особей по срокам окукливания и вылета. Однако такая дифференциация не сказывается на сроках нападения особей, которые именно в лесном биотопе оказались в изу-

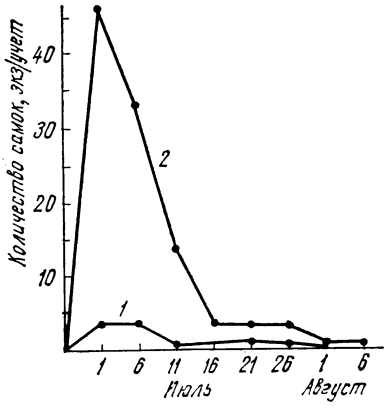


Рис. 7. Сезонные изменения численности нападающих самок двух видов комаров на всей территории.
1 — *A. communis*; 2 — *A. hexodontus*.

ченном сезоне особенно сжатыми. Поскольку подавляющая часть личинок развивается в двух главных лесных водоемах, их морфофизиологические характеристики более однородны, чем было бы в случае распределения особей в пространстве многочисленными группами (микропопуляциями).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мезенев Н. П. Кровососущие комары (Culicinae) юго-западной части Таймыра // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 5. С. 422—430.

2. Мезенев Н. П. Кровососущие двукрылые (преимущественно комары) Таймыра и защита от них северных оленей репеллентами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970.

3. Мезенев Н. П. Фауна и экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Эвенкии // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 6. С. 536—543.

4. Николаева Н. В. Факторы, определяющие активность нападения кровососущих комаров на севере Западной Сибири // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 15—26.

5. Николаева Н. В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала: Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1980. 67 с.

6. Николаева Н. В. Автогенность в популяциях кровососущих комаров на Южном Ямале // Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 4. С. 300—305.

7. Николаева Н. В. Соотношение самок разных физиологических групп в популяциях кровососущих комаров на Южном Ямале // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 853—858.

8. Николаева Н. В. Особенности личиночного развития кровососущих комаров в условиях Севера // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 109—130.

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

10. Полякова П. Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) окрестностей Норильска // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1966. Т. 4, вып. 1. С. 151—153.

11. Полякова П. Е. Кровососущие комары севера Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1970.

12. Северцев А. Н., Сурова Г. Г. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптации популяции // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 2. С. 181—192.

13. Сорокина В. В. О периодичности в развитии личинок кровососущих комаров // Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск: Карелия, 1980. 96 с.

14. Шарков А. А. Кровососущие комары Мурманской области. Петрозаводск: Карелия, 1980. 96 с.

15. Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ · 1990

Н. В. НИКОЛАЕВА

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ САМОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В ЮЖНОЙ ТУНДРЕ

Ранее отмечалась необходимость многолетних исследований динамики численности для выявления особенностей функционирования популяций разных видов комаров в конкретных биоценозах [5]. Показано, что наиболее плодотворный подход к решению этой проблемы заключается в сопоставлении количественных данных, характеризующих численность, рост и развитие личинок, с одной стороны, и активность нападения, спаривание и особенности размножения — с другой [6, 7]. В настоящей работе обобщаются материалы многолетнего изучения сезонной динамики численности нападающих самок комаров рода *Aedes* в одном из районов Южного Ямала.

Материал и методика

Исследования проводили в 1972—1983 гг. (за исключением 1975, 1976 и 1978 гг.) в среднем течении р. Хадытаяхи (67°20′ с. ш.) на стационаре Хадыта. Как и в других районах подзоны южных тундр, типичная лесная растительность приурочена там к пойме и представляет собой полосу шириной от 0,2 до 2 км. Регулярные учеты численности нападающих комаров проводили на участке пойменного елово-березового леса площадью 5 га и смежном участке тундры площадью 25 га. Кроме того, отлавливали комаров в разных точках поймы на протяжении 100 км по течению реки. Учеты нападающих на человека комаров производили энтомологическим сачком ежедневно в пяти — семи точках лесного участка и двух-трех точках — тундрового, совершая в течение 1 мин 30 взмахов вокруг себя. Учеты были приурочены к часам, благоприятным для лёта комаров. Наряду с этим вели ежечасные записи о наличии или отсутствии нападения в течение каждых суток. Проводили также учеты численности комаров методом кошения по растительности [5]. Комаров умерщвляли в полиэтиленовых мешочках с ватным тампоном, смоченным хлороформом. Для определения видового состава комаров отлавливали пробиркой. Получив соотношение

видов, рассчитывали среднюю численность нападающих самок каждого из семи видов комаров: *Aedes communis* Deg., *A. excrucians* Walk., *A. hexodontus* Dyar., *A. impiger* Walk., *A. nigripes* Zett., *A. pullatus* Coq., *A. punctor* Krb.

Весь период нападения подразделяли на 5-дневные интервалы, для которых рассчитывали среднее арифметическое по всем данным об общей численности и численности отдельных видов, полученным ежедневными учетами. Этот интервал мал, чтобы уловить сезонные изменения активности комаров, и в то же время достаточно велик для преодоления излишнего «экологического шума», связанного с высокой изменчивостью внешних условий. Данные о численности и видовом составе личинок опубликованы [7]. В дальнейшем по величинам, характеризующим нападение каждого вида за 5-дневный интервал, рассчитывали его среднюю численность для каждого сезона. При этом в расчет принимали только те периоды, когда данный вид встречался в выборках нападающих самок. Всего проведено 980 учетов нападающих и 425 учетов кошением, собрано 152760 комаров, из них определено 43560.

В 1979—1983 гг. в исследованиях принимали участие студентки Удмуртского государственного университета В. М. Одинцова и И. В. Селезнева, которым автор приносит благодарность.

Результаты и обсуждение

Анализ сезонных изменений обилия нападающих самок в долине р. Хадытаяхи в 1972—1974 гг. показал, что оно не только обусловлено исходной численностью личиночных популяций, но в значительной степени зависит от погодных условий сезона [5]. Изученные сезоны отличались своеобразным сочетанием основных абиотических факторов (табл. 1). Наиболее благоприятные условия для лёта и нападения комаров складывались в 1974, 1979, 1982 и 1983 гг. Хотя длительность лёта достигала сходных величин (от 42 до 59 дней), фактически период нападения самок в большей или меньшей степени сужался под влиянием резких ухудшений погоды. В случае ранней весны возрастал риск гибели комаров наиболее раннего вылета. Так, в 1979 г. вылет из куколок начался 25 июня. Однако из-за возврата холодов (с выпадением ливневых дождей и снега) нормальная активность самок стала возможной только с 3 июля; более того, значительная часть вылетевших в этот период имаго, особенно самцов, погибла. Наблюдения за выплодом комаров в садках показали, что в течение пяти дней смертность новорожденных имаго в незащищенных от ветра водоемах составила 62—95 %. Однако в дальнейшем устойчиво благоприятная погода способствовала поддержанию высокой численности нападающих комаров в течение всего сезона. Пик сезонной активности наблюдался в обычные для данной мест-

Таблица 1

Некоторые характеристики сезонов наблюдений

Фенологические и метеорологические данные	1972	1973	1974	1977	1979
Вылет из куколок, дни	18/9	23/11	16/11	—	18/10
Период лёта, дни	45	59	52	50	42
Период нападения, дни	35/31	54/49	45/43	32/—	35/34
Средняя температура июля, °С	12,1	12,3	16,4	14,7	13,5
Количество осадков в июле, мм	82,4	90,7	32,2	41,8	67,3
Средняя скорость ветра в июле, м/с	5,0	6,0	3,8	3,4	5,2
Средняя численность нападающих, экз/учет	110/159	36/113	201/178	114/—	208/471

Фенологические и метеорологические данные	1980	1981	1982	1983
Вылет из куколок, дни	24/13	28/11	13/10	18/14
Период лёта, дни	47	59	50	52
Период нападения, дни	35/34	50/47	44/45	38/35
Средняя температура июля, °С	11,2	12,6	16,0	14,6
Количество осадков в июле, мм	26,6	25,4	77,8	112,7
Средняя скорость ветра в июле, м/с	3,3	2,9	3,1	3,6
Средняя численность нападающих, экз/учет	71/146	74/142	102/112	247/403

Примечание. В числителе — лес, в знаменателе — тундра.

ности сроки — с 15 по 24 июля, когда численность самок достигла 287—387 экз/учет в лесу и 524—539 — в тундре (рис. 1, 2).

Весна 1980 г. была ранней и затяжной, а также сухой; в период вылета из куколок (с 18 июня по 11 июля) была отмечена гибель части новорожденных комаров из-за пересыхания водоемов в начале вылета и в конце. Этот сезон оказался также неблагоприятным для нападения комаров из-за резкого похолодания в период с 11 по 15 июля. На фоне избыточного увлажнения (относительная влажность составляла 92—100 %) температура воздуха регулярно опускалась по ночам до 0 °С, а днем не превышала 6,5—8 °С. Это привело к массовой гибели и резкому снижению численности *A. communis, A. pullatus* и *A. excrucians; A. hexodontus* заметно не пострадал и с наступлением тепла оказался почти единственным среди нападавших видов комаров. Таким образом, хотя численность личинок в 1980 г. была высокой [7], среднее обилие нападавших самок выглядело сравнительно низким: 71 в лесу и 146 экз/учет в тундре (см. табл. 1).

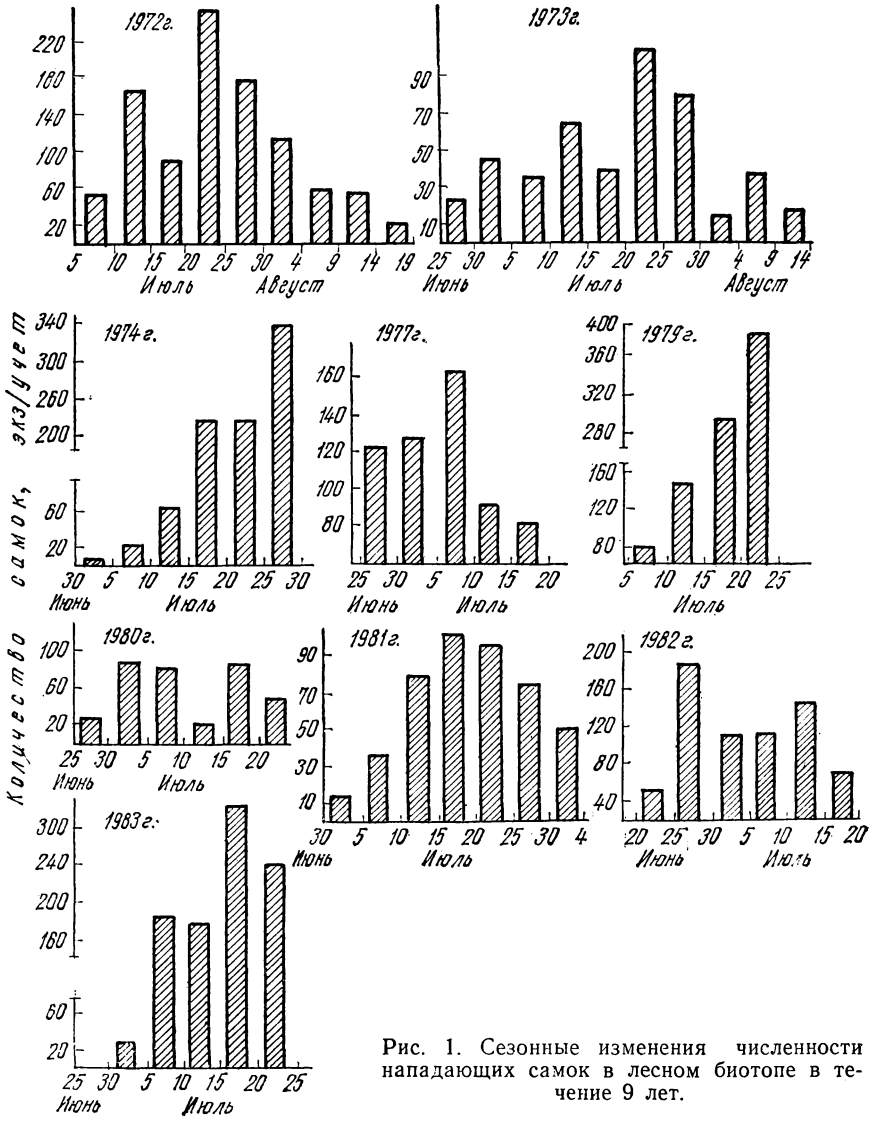


Рис. 1. Сезонные изменения численности нападающих самок в лесном биотопе в течение 9 лет.

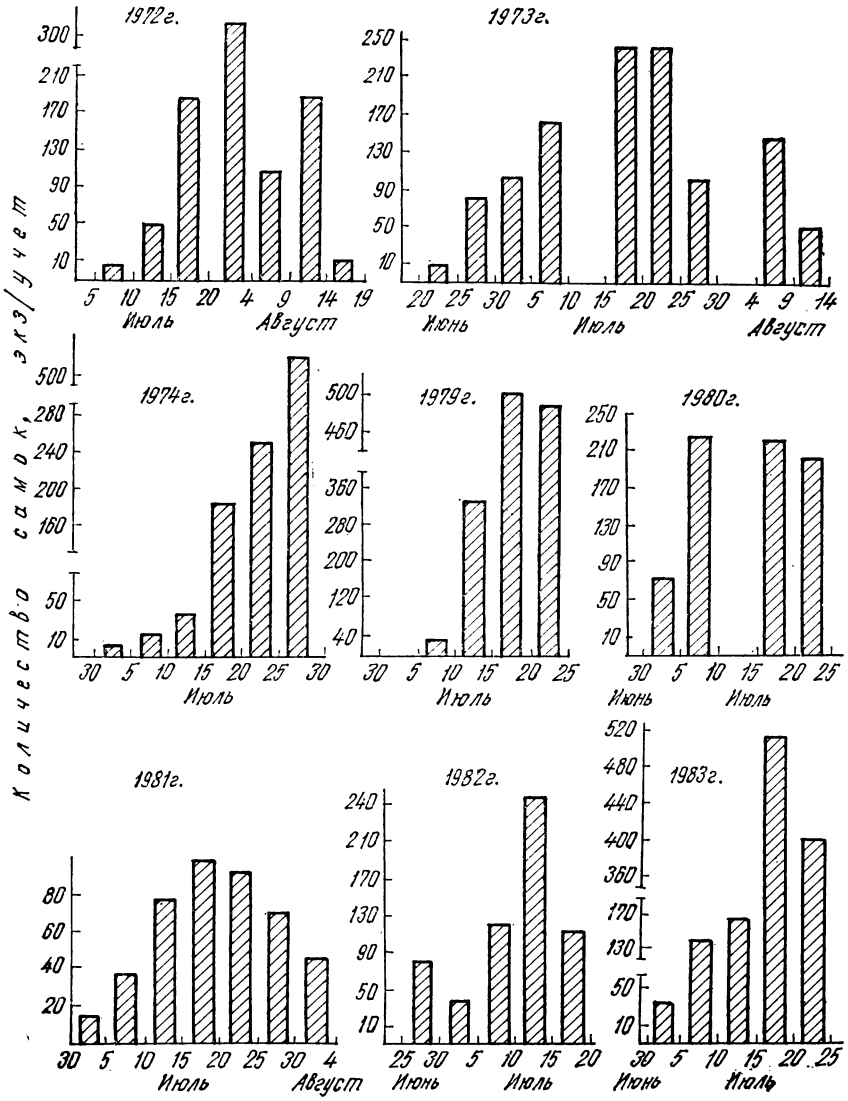


Рис. 2. Сезонные изменения численности нападающих самок в тундровом биотопе в течение 8 лет.

Сезон 1981 г. характеризовался поздней затяжной весной, растянутым развитием личинок и вылетом имаго в условиях повышенной температуры воздуха в конце июня. В связи с этим отмечена гибель части куколок от высыхания водоемов. Сравнительно низкая активность нападения самок в этот сезон (см. рис. 1, 2) обусловлена сочетанием следующих факторов: малой исходной численности популяций комаров при вылете [7] и низкой влажности воздуха в последующий период (см. табл. 1). По данным гигрографа, влажность воздуха на протяжении большей части суток даже в пойменном лесу не превышала 53—60 % и только в ночные часы повышалась до 100 %. Засушливая погода сильно ограничивала возможности самок к разлету от мест выплода. Хотя средняя скорость ветра в июле была невысокой (см. табл. 1), преобладание его в вечерние часы также ограничивало летную активность. Для этого сезона характерны концентрация самок вблизи водоемов и полное отсутствие нападения на открытых местах.

В 1982 г. отмечено (как и в 1977 г.) самое раннее по срокам наступление весны. Исходная численность личиночных популяций была невысокой [7].В начале июня произошло резкое похолодание, с выпадением мокрого снега, который сохранялся в течение шести дней. Это привело к гибели части куколок и первых вылетевших имаго. Из-за пересыхания ряда водоемов отмечалась также гибель куколок с наиболее поздними сроками развития. В результате нормальный вылет из лесных водоемов ограничивался сроком в 13 дней, а из тундровых — 10 дней. В дальнейшем погодные условия были исключительно благоприятными для лёта комаров, особенно в пойме реки (см. рис. 1, 2).

В 1983 г. личиночное развитие и вылет комаров проходили в нормальные сроки и не сопровождались заметной гибелью особей. Исходная численность популяций в лесу была высокой [7], погодные условия благоприятствовали нападению, поэтому и численность нападавших самок была выше, чем в прежние сезоны (см. рис. 1, 2). Не отмечено отклонений и в сезонной динамике числа нападавших, достигавшего максимальных значений на лесном участке (240—324 экз/учет) в период с 16 по 25 июля. На тундровом участке численность популяций к моменту вылета из водоемов в 1982 и 1983 гг. была низкой, но обилие нападавших самок достигало высоких значений, особенно в 1983 г.

Уже этот краткий обзор показывает, насколько велико влияние внешних факторов на численность нападавших комаров. Круглосуточные учеты выявили, что количество комаров, нападающих в одних и тех же точках пойменного леса, сильно варьирует по часам: максимальная численность может превышать минимальную в 7—27 раз. Даже при постоянно благоприятных условиях лёта (например, в 1979 и 1982 гг.) численность напа-

давших особей менялась день ото дня. Это связано с необходимостью пополнения самками энергетических запасов за счет углеводного питания, с роением, с суточными и сезонными биологическими ритмами. Так, у комара *A. taeniorhynchus* установлен индивидуальный ритм активности продолжительностью в 3—5 дней [20]. Сходные 5-дневные флуктуации активности нападения описаны для лабораторных колоний *A. aegypti*; возможно, это эндогенный ритм, отличный от гонотрофического цикла [13]. Потребность в питании нектаром цветов сохраняется у самок многих видов *Aedes* на протяжении всей жизни, на всех фазах гонотрофического цикла. Для *A. communis* из северной тайги экспериментально уточнены сроки возникновения пищевой (углеводной и белковой) мотивации; показано, что углеводную пищу комары начинают употреблять на 2-й день после вылета, а нападать на человека — на 4-й день, наибольшее число нападений отмечено на 9—12-й дни после выплода [3]. В силу действия всех этих факторов численность нападающих самок даже в пределах одного биотопа сильно варьирует на протяжении сезона (см. рис. 1).

Был проведен анализ взаимосвязи многолетних характеристик численности личиночных популяций, сроков вылета, температуры и численности нападавших в тот или иной сезон комаров. Не установлено достоверной связи между численностью личинок в лесу и тундре и средней численностью нападающих самок на этих участках: соответственно $r=+0{,}285\pm0{,}325$ и $r=+0{,}310\pm0{,}320$. Ранее отмечалось, что плотность личинок в водоемах не оказывает воздействия на численность нападающих комаров [7].

Синхронность нападения во многом определяется тем, насколько дружно происходит вылет имаго. В лесном биотопе с высокой гетерогенностью водоемов длительность вылета разных внутрипопуляционных группировок комаров доминирующих видов варьировала по годам от 13 до 28 дней, в среднем составляя 19,7 дня [6]. Здесь намечается обратная зависимость среднего числа нападающих в тот или иной сезон от общей длительности вылета ($r=-0{,}469\pm0{,}276$). Из более однородных водоемов тундры вылет комаров проходил в более стабильные сроки — от 9 до 14 дней. Незначительные межгодовые различия в темпах вылета не влияли на синхронность нападения самок в тундре ($r=+0{,}162\pm0{,}344$).

Проанализирована связь между средней численностью нападающих самок и фактической длительностью периода нападения (см. табл. 1). Обнаружены также различия между лесным и тундровым биотопами. На лесном участке проявилась тенденция к увеличению числа нападающих самок в сезоны с более коротким периодом нападения ($r=-0{,}412\pm0{,}293$). В тундре длительность периода нападения не связана с численностью комаров ($r=-0{,}120\pm0{,}349$). Различия в активности их нападения в лес-

ном и тундровом биотопах не зависели от того, что средняя многолетняя продолжительность нападения была одинаковой (42 и 40 дней). Для лесного биотопа проявлялась слабая положительная связь между длительностью вылета комаров из куколок и периодом лёта самок ($r=+0{,}430\pm0{,}288$): чем продолжительнее вылет, тем более растянут период нападения. В тундре связь между этими параметрами отсутствовала ($r=+0{,}247\pm0{,}322$).

Для лесного биотопа отмечена высокая корреляция численности нападающих комаров с температурой воздуха в июле ($r=+0{,}505\pm0{,}263$). Положительное влияние повышенных температур на активность нападения в пойме проявляется на фоне достаточно высокой влажности воздуха, а также благодаря наличию более эффективной защиты от ветра. В тундре температура воздуха в июле не влияла на активность нападения в тот или иной сезон ($r=+0{,}122\pm0{,}327$). Ветер со скоростью более 5 м/с препятствовал полету комаров на открытых местах. Из-за холодной ветренной погоды нападение самок в лесу прерывалось в разные годы на 5—14 дней. В тундре лёт комаров полностью прекращался на 8—18 дней, а в течение многих жарких и ветренных дней нападение ограничивалось 4—5 часами. Особенно часто неблагоприятные погодные условия складывались в тундре летом 1977, 1981 и 1983 гг. На фоне ограничения активности комаров в тундре за счет низкой влажности и ветра влияние температуры не проявлялось.

К факторам, влиявшим на численность нападавших комаров, следует добавить их миграции как в пределах пойменного леса, так и между лесным и тундровым биотопами [5]. В значительной степени по этой причине не проявлялась зависимость средней численности нападавших комаров в лесу или тундре от численности личинок. Анализ данных о плотности распределения имаго по растительности в пойменном лесу, учтенной методом кошения, показал, что активный разлет самок от мест выплода начинался с первых же дней. Их численность, несмотря на естественную смертность, постоянно увеличивалась и достигла максимума спустя 10—15 дней после массового вылета из куколок. Так, в 1979 г. обилие комаров на растительности за указанное время увеличилось (за счет самок) от 9,2 до 51,9 экз/м^2. Типичная картина сезонной динамики комаров на растительности нарушалась только в 1981 г., когда погодные условия препятствовали миграциям: плотность комаров на растительности сократилась за 10 дней с 10,4 до 4,9 экз/м^2.

Концентрация самок вокруг человека в лесу и тундре происходит с разной скоростью и, по-видимому, с неодинаковой площади. Получены доказательства того, что условия видимости заметно влияют на темпы концентрации голодных самок *Aedes* вокруг добычи [9]. Авторы обнаружили, что на открытом месте с расстояния в 350—500 м к наблюдателю прилетало в 10—35 раз большее количество самок, чем на пересеченной мест-

ности, экранированной растительностью. Этим достаточно хорошо объясняется тот факт, что среднее количество нападавших на тундровом участке было соизмеримым или бо́льшим, чем в то же время в лесу (см. рис. 1, 2). Хотя численность личинок в расчете на 1 га лесного биотопа в 5—17 раз превышала их обилие в водоемах тундрового биотопа, отсутствие преград для разлета комаров в тундре при нападении нивелировало эти различия (см. табл. 1). Средняя (для 8 лет) численность нападающих самок в лесу составила 131±21, в тундре 215±84 экз/учет (различия между этими величинами недостоверны). Численность личинок в лесном биотопе различалась по годам максимально в 4, в тундровом — в 3,3 раза [7]. Средняя численность нападающих самок различалась по годам в лесном биотопе максимально в 6,9, в тундровом — в 4,2 раза (см. табл. 1).

Есть основания считать, что комары в исследованном районе отличаются не только крупными размерами популяций, но и способностью к интенсивным миграциям. Для сравнения укажем, что многие виды *Aedes* и *Culex* в зоне южных лиственных или тропических лесов не удаляются от мест выплода более, чем на 20—30 м, в результате чего отдельные группировки могут долго находиться в изолированном состоянии [15, 17, 18]. Как показало массовое мечение комаров *Aedes* в северных и умеренных широтах, разлет происходит в течение всей жизни самок и обычно достигает 4,5 км и более [2, 4, 12]. В северной тайге (Якутия) максимальная дальность разлета обнаружена у *A. hexodontus* (17 км); самки *A. communis* и *A. punctor* преодолевали расстояние в 7—8 км, *A. excrucians* — в 10 км [8]. Распространение комаров происходит главным образом в сторону понижения речных долин, затем они перемещаются вниз по долине, независимо от направления господствующих ветров [1, 8]. На Ямале сложная обширная система речных долин, несомненно, способствует разлету комаров, как и у многих других видов сем. Culicidae [16]. Массовый перелет комаров рода *Aedes* происходит по градиенту возрастающей влажности воздуха, поэтому вечером комары летят из леса на открытые участки территории, тогда как утром увеличивается поток мигрантов с открытых мест в более влажные лесные биотопы [14]. Быстрее и дальше комары обычно разлетаются в теплый сезон, медленнее и недалеко — в холодный [11].

В 1972 г. в конце июля наблюдали результаты интенсивной миграции комаров из верховьев вниз по пойме реки: 27—28 июля численность нападающих самок на стационаре в среднем течении реки составила 81 экз/учет, тогда как на 30 км ниже по течению она увеличилась к этому времени до 225 экз/учет (численность личинок в низовьях реки ежегодно была в 15—20 раз ниже, чем в среднем течении). В 1973 г., очевидно, не было столь значительных перемещений комаров вдоль поймы, так как на протяжении всего сезона наблюдали изменения численности

нападающих самок в разных точках облесенной поймы с увеличением ее до 207—248 экз/учет во второй декаде июля и падением до 20—28 экз/учет в начале августа. Наоборот, в 1974 г. интенсивное перемещение комаров вдоль поймы, а также из тундры в лес способствовало поддержанию одинаково высокой численности нападавших самок на различных участках леса: на стационаре обилие комаров 18—19 июля составляло 233 экз/учет, в 30 км выше по течению — 225, в 30 км ниже — 230. В засушливом 1977 г. уцелевшие от заморозков и пересыхания водоемов комары мигрировали в пойму из тундры сразу после вылета (12—20 июня), и в дальнейшем наблюдался поток мигрантов из верховьев реки вниз по течению. В начале июля численность нападавших самок на стационаре составляла в среднем 163 экз/учет, тогда как в 30—50 км выше по течению — только 95, а в 30—40 км ниже — 198. В 1979 г., когда условия благоприятствовали миграции, численность нападавших на стационаре в середине июля поддерживалась на уровне 102 экз/учет (от 98 до 334), но уже в 10—20 км ниже по течению она увеличивалась в это время до 403 экз/учет (от 285 до 534).

Величина миграций массовых видов из одного биотопа в другой показана на рис. 3, 4. Были рассчитаны средние величины числа нападавших самок для каждого сезона в каждом биотопе и сопоставлены с численностью личинок на соответствующих участках [7]. Для *A. communis* не проявлялось достоверной связи между численностью личиночной популяции на лесном участке и средним обилием нападавших в разные сезоны самок ($r=+0{,}329\pm0{,}315$). В то же время обнаружена сильная положительная корреляция между численностью личинок *A. communis* в лесу с обилием нападавших самок этого вида в тундре ($r=+0{,}513\pm0{,}260$). Это свидетельствует об интенсивной миграции самок *A. communis* на тундровый участок. Хотя в последние годы наблюдалось повышение численности личинок *A. communis* в отдельных тундровых водоемах, но в силу некоторых физиологических особенностей комары из этих локальных группировок не обладали способностью к разлету и не влияли на обилие нападавших в тундре самок *A. communis* ($r=-0{,}145\pm0{,}346$).

Для *A. hexodontus* установлена высокая положительная связь между численностью личинок в тундре и численностью нападавших комаров на этом же участке ($r=+0{,}674\pm0{,}193$). Поскольку площадь тундрового биотопа значительно больше, чем островного пойменного леса, естественно, поток мигрантов из тундры многократно превышал число комаров, мигрировавших в обратном направлении. Поэтому численность личиночных популяций *A. hexodontus* в тундре определяла обилие нападавших самок этого вида не только в самой тундре, но также и в пойменном лесу ($r=+0{,}500\pm0{,}265$). В то же время численность личиночных популяций *A. hexodontus* на исследованном участке леса была настолько невелика, что не оказывала никакого влияния на

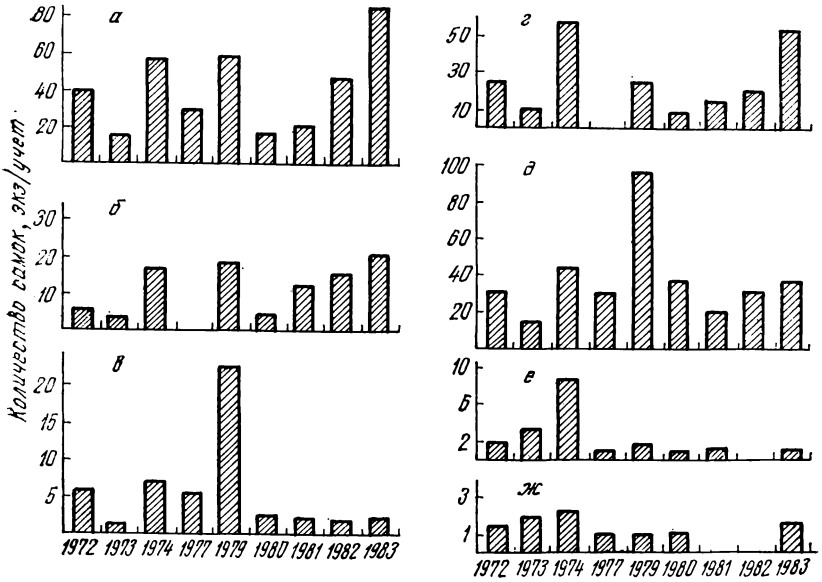


Рис. 3. Средняя численность нападающих самок семи видов комаров в лесу в разные годы.

а — A. communis, б — A. excrucians, в — A — punctor, г — A. pullatus, д — A. hexodontus, е — A. nigripes, ж — A. impiger.

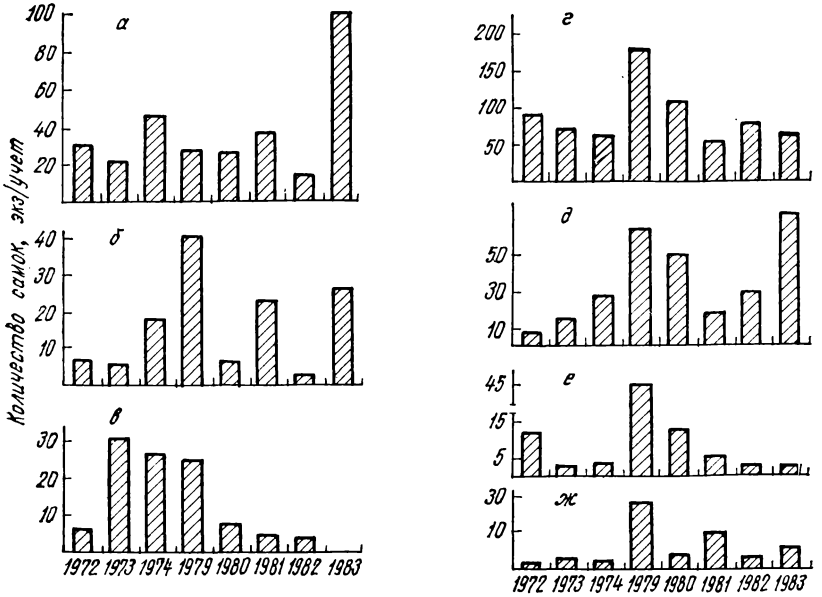


Рис. 4. Средняя численность нападающих самок семи видов комаров в тундре в разные годы.

а — A. communis, б — A. pullatus, в — A. nigripes, г — A. hexodontus, д — A. excrucians, е — A. punctor, ж — A. impiger.

Таблица 2

Средняя за 8 лет численность нападающих самок массовых видов в лесном (*а*) и тундровом (*б*) биотопах

Вид	Биотоп	Средняя численность, экз/учет	*n*, экз.
A. communis	*а*	37,7±4,6	55
	б	36,9±1,5	41
A. hexodontus	*а*	34,6±4,7	57
	б	81,7±10,4	47
A. pullatus	*а*	24,0±3,4	47
	б	15,9±2,2	36
A. excrucians	*а*	16,0±2,4	36
	б	29,3±5,7	28

число нападавших особей этого вида в лесу в тот или иной сезон ($r = -0{,}136 \pm 0{,}347$).

У другого массового вида — *A. pullatus* — не установлено связи между численностью личинок на лесном участке и обилием нападающих самок в том же биотопе ($r = -0{,}205 \pm 0{,}339$). Не обнаружено также влияния численности личинок *A. pullatus* в лесу на обилие нападающих самок этого вида в тундре ($r = +0{,}375 \pm 0{,}307$). Можно предполагать, что самкам этого вида в большей мере свойственны перемещения в пределах пойменного леса, а их разлет в тундру носит периодический и обратимый характер. Интенсивный разлет за пределы исследованного участка леса характерен и для *A. excrucians*, у которого также не выявлено определенной связи между численностью личинок в лесу и обилием нападавших здесь же самок ($r = -0{,}390 \pm 300$).

На основании данных о нападении самок массовых видов в 5-дневные периоды получены средние показатели их численности для каждого сезона и всех в целом (см. рис. 3, 4, табл. 2). Численность нападающих самок *A. communis* и *A. hexodontus* достигала наиболее высоких значений и сравнительно мало колебалась по годам. Наиболее высокие ее значения отмечены в пойменном лесу в 1974, 1979, 1983 гг., а наиболее низкие — в 1973 и 1980 гг. Эти величины различаются не более, чем в 5 раз. На тундровом участке численность нападающих самок *A. communis* до 1982 г. варьировала незначительно; в 1982 г. была минимальной, а в 1983 г. достигла максимума, увеличившись в 7 раз.

Численность нападающих самок *A. hexodontus* в тундре на протяжении ряда сезонов была стабильной, увеличившись в 1979—1980 гг. Максимальные межгодовые различия не превышали 3 раз. В пойменном лесу она также характеризуется стабильными величинами с резким падением только в 1973 г. и подъемом в 1979 г. Разница между двумя этими параметрами шестикратная. На примере самок, хотя и в менее яркой форме, можно проследить тенденцию к меньшим межгодовым колебаниям чис-

ленности в пределах предпочитаемого биотопа, как это уже отмечалось для *A. communis* и *A. hexodontus* в период личиночного развития [7]. По сравнению с *A. communis*, численность самок *A. pullatus* достигла в среднем более низких значений и сильнее менялась по годам (см. рис. 3). На лесном участке низкая активность этого вида отмечена в 1973, 1977 и 1980 гг., а наиболее высокая — в 1974 и 1983 гг., когда среднее обилие в 7 раз превысило минимальное значение. В тундре средняя численность нападающих особей *A. pullatus* различалась по годам максимально в 14 раз, при этом низкая численность отмечена в 1972, 1973 и 1982 гг., а высокая — в 1979 и 1983 гг. (см. рис. 4). Сильно также варьировала по годам (в 8 раз) численность нападающих *A. nigripes* и *A. excrucians* (см. рис. 3, 4). Сходные изменения численности по годам отмечены у других видов комаров. Так, в пойме Енисея обилие самок массового вида *A. vexans* за 7 лет варьировало в 4 раза, *A. sticticus* — в 5—6 раз [10]. Популяции *Culex pipiens* в Индии испытывают сезонные колебания численности в 4,4 раза [19].

Численность нападавших особей *A. pullatus* меньше, чем обилие *A. communis,* и период высокой активности второго вида всегда короче. В сезоны с неблагоприятными для лёта комаров условиями нападения самок *A. pullatus* продолжалось на 5—12 дней меньше, чем *A. communis*. Сходное явление отмечено при сравнении активности *A. hexodontus* и *A. nigripes* в тундре. В то время, как численность нападающих *A. hexodontus* сохранялась относительно высокой на протяжении 25—30 дней, обилие *A. nigripes* наблюдалось не более 5—10 дней, после чего резко уменьшалось. Наиболее продолжительное (25 дней) нападение *A. nigripes* отмечено в 1973 г., в 1979 г. произошел подъем численности этого вида, однако повышенная активность самок не сопровождалась успешным размножением, так как в последующие годы численность личинок и имаго оставалась низкой.

Приведенные в статье данные по динамике сезонной активности самок разных видов комаров представляют материал для сравнения с аналогичными показателями в других районах северных и умеренных широт. Это сравнение позволит оценить степень влияния абиотических факторов на численность нападающих, а также проанализировать роль популяционных особенностей в поведении и обеспечении размножения на уровне, достаточном для поддержания численности популяций во времени и пространстве.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Виноградская О. Н., Данилов В. Н., Митрофанов А. М., Рязанцев В. Л. Разлет комаров р. *Aedes* в условиях северной тайги // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1970. Т. 39, № 1. С. 6—13.

2. Ермакова Р. М. Видовой состав, фенология комаров и биологическое обоснование борьбы с ними в нефтегазоносных районах Тюменской области // Проблемы борьбы с гнусом. М., 1970. С. 42—48.

3. Купрессова В. Б., Коростелева Н. В., Красикова Е. С. Некоторые особенности биологии *Aedes communis* Deg. // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1983. Т. 61, № 1. С. 19—22.

4. Лурье А. А., Маркович Н. Я., Проскурякова А. М. Опыт массового мечения комаров *Aedes vexans vexans* с помощью радиоактивного фосфора для изучения дальности их разлета с мест выплода // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 5. С. 401—407.

5. Николаева Н. В. Факторы, определяющие активность нападения кровососущих комаров на севере Западной Сибири // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 15—26.

6. Николаева Н. В. Особенности личиночного развития кровососущих комаров в условиях Севера // Энергетическая регуляция роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 109—130.

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

8. Петручук О. Е. Рассеивание комаров рода *Aedes* в условиях тайги северо-западной Якутии (окрестности г. Мирного). Сообщение I. Дальность разлета разных видов комаров *Aedes* // Мед. паразитология и паразитарн. болезни. 1972. Т. 41, № 1. С. 26—31.

9. Плеханов Г. Ф., Пестрякова Т. С., Коростелева Н. В. К изучению поведения комаров при отыскании объектов питания // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 164.

10. Проскурякова А. М. Фауна и экология Culicidae Улуг-Хемской котловины (Тувинская АССР) в районе верховьев будущего Саянского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 25 с.

11. Ясуно М., Раджагопалан П., Рассел С., Лабрек Дж. Влияние сезонных изменений метеорологических условий на разлет выпускаемых комаров *Culex pipiens fatigans*. Исследование, проведенное в деревнях на Союзной территории Дели, Индия // Бюл. ВОЗ. 1974. Т. 48, № 3. С. 340—344.

12. Chaht G. D., Baldwin W. E. Dispersal and longevity of mosquitoes tagged with 32 P.// Can. Entomol. 1972. V. 104, N 6. P. 941—944.

13. Clements A. N. The physiology of mosquitoes. Oxford: Pergamon Press, 1963. V. 17. 399 p.

14. Dabrowska E. Aktywnose dobowa komarow i czynniki ja regulajace // Ekol. polska. 1959. A. 7, N 8. S. 221—254.

15. Haramis L. D., Foster W. A. Survival and population density of *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) in a woodlot in Central Ohio, USA // J. Med. Entomol. 1983. V. 20, N 4. P. 391—398.

16. Hudson J. E., Edman J. D. Dispersal of blood — fed Culiseta alaskaensis at Edmonton, Alberta // Mosq. News. 1978. V. 38, N 1. P. 87—89.

17. Jueco N. L., Cabrera B. D. Ecology and biology of Aedes aegypti, A. albopictus and Culex fatigans: breeding distance and oviposition preference // Kalikasan. 1976. V. 5, N 3. P. 301—308.

18. McDonald P. T. Population characteristics of domestic *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in villages on the Kenya coast. 2. Dispersal within and between villages // J. Med. Entomol. 1977. V. 14, N 1. P. 49—53.

19. Nagasawa S. Анализ сезонных изменений в популяции Culex pipiens fatigans Wildemann // Kontyu Jap. J. Entomol. 1976. V. 44, N 1. P. 102—107.

20. Nielsen E. T., Nielsen A. T. Field observations on the habits of Aedes taeniorhynchus // Ecology (USA). 1953. V. 34. P. 141—156.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ · 1990

Ю. И. КОРОБЕЙНИКОВ

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ ЖУЖЕЛИЦ В БИОЦЕНОЗАХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Активность имаго жужелиц на поверхности почвы зависит от периода размножения, выхода молодых жуков и расселения. Время активности и ее сезонный ход во многом определяются совокупностью абиотических факторов, свойственных широте местности (климатическому поясу), и имеют адаптивный характер. Для Субарктики это низкие летние температуры и краткий сезон вегетации.

К настоящему времени накоплены данные по сезонной динамике активности жужелиц в таежной [13, 11, 4, 5], лесостепной [7, 3], степной [8, 1], полупустынной [10] зонах и сделано обобщение [12]. Материалы по сезонной динамике активности жужелиц тундровой зоны в литературе практически отсутствуют. Наши сведения относятся к ее южной части, подзоне кустарниковой тундры. Работа выполнена на Южном Ямале в среднем течении р. Хадытаяха (стационар Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР) в 1978—1982 гг. Природные условия района исследования (структурно-функциональная организация биоценозов хадытинского комплекса) описаны в [9].

Материал собран с помощью стандартных почвенных ловушек (стеклянные банки емкостью 0,5 л) в пойме реки и тундре. Ловушки проверяли преимущественно через 1—3 сут. Для характеристики активности использовали среднюю уловистость жужелиц на 10 ловушко-суток. К доминантным относили виды, составляющие при оценке численного обилия 10 % и более, субдоминантным — 3—10, дополнительным — 1—3, редким — до 1 % от общего числа жужелиц в биотопе. Всего отловлено около 10 тыс. жужелиц, относящихся к 64 видам (виды трех первых групп приведены в таблице).

Сезонная динамика активности жужелиц в пойменных биоценозах

Пойма р. Хадытаяха в районе стационара представляет собой реликтовый лесной массив, имеющий островной характер в пределах тундрового ландшафта. Лесной массив неоднороден по

Состав и биотопическое распределение массовых видов жужелиц

Вид	Пойма				Тундра	
	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Песчаные косы реки	ерниковая	мохово-кустарниковая
C. henningi F.-W.	6,6	2,0	42,4	+*	0	5,5
C. odoratus Motsch.	0	0	0	0	0	6,2
C. truncaticollis Esch.	0	0	0	0	3,8	18,6
P. borealis Pk.	0	8,7	0	0	64,0	5,6
D. polita Gyll.	34,2	4,3	0	0	0	7,5
E. lapponicus Gyll.	0	0	0	0	0	7,7
P. septentriornis Dej.	10,1	25,6	0	0	10,0	13,1
P. lepidus Leske.	0	0	0	+	0	0
P. montanus Motsch.	20,4	30,8	0	0	4,6	6,0
P. dilutipes Motsch.	0	0	38,5	0	0	0
P. vermiculosus Men.	0	0	0	0	0	10,7
P. brevicornis Kyrby	6,5	7,0	0	0	2,4	3,4
P. haematopus Dej.	0	0	0	0	5,6	0
P. pinguindineus Esch.	0	0	0	0	0	5,4
C. melanocephalus L.	0	0	3,3	0	0	0
A. brunnea Gyll.	12,1	8,4	7,7	0	3,1	0
C. alpinus F.	0	0	4,2	0	4,7	0
Общее число видов	14	27	26	29	23	22
Обилие массовых видов, %	89,9	86,8	96,1	—	98,2	89,7
Уловистость, экз/на 10 л-с	2,0	2,0	8,0	—	6,0	2,0

* Единичная встреча.

составу биоценозов. В пределах долины (общая длина реки 120 км) наибольшая площадь приходится на кустарниковые сообщества, распространенные узкими полосами вдоль русла реки и стариц. Площадь лугов значительно меньше, но они являются важным элементом пойменного ландшафта. Экологическая обстановка речной долины отличается сравнительно меньшей, чем в тундре, экстремальностью условий существования в почве [9]. Поэтому сюда проникает довольно значительное число видов (около 40 %) представителей более южных широт (лесные, лесостепные, степные, горные виды). В целом они совместно с тундровыми в различных биоценозах поймы и тундры составляли 87—98 % от общего числа жужелиц в биотопе. Их уловистость существенно изменялась по годам и в среднем за период наблюдений была выше на пойменных лугах и в ерниковой тундре (8,0 и 6,0 экз/10 л-с соответственно). Началу активности всегда предшествовали положительные температуры, хотя бы на немного, но превышающие 10 °С. Характер активности жужелиц соответствовал погодным условиям сезона и был специфичен для каждого года. О сезонном ходе изменений температур воздуха в различные годы дает представление рис. 1. Кроме того, сезонный ход

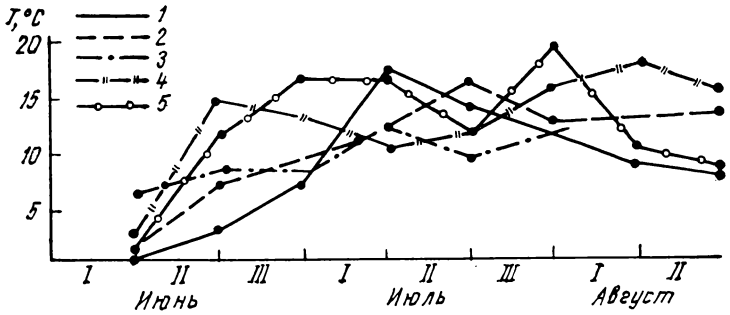


Рис. 1. Сезонная динамика среднедекадных (I—III) температур воздуха, по данным метеостанции г. Салехарда.
1—5 — 1978—1982 гг. соответственно.

активности определялся особенностями жизненного цикла доминирующих видов.

Кустарниковые заросли. *Pterostichus montanus* Motsch.— арктоальпийский вид, распространенный в горах Полярного Урала и Южной Сибири [13]. В тундровой зоне доходит до северо-восточной части Евразии [2]. По типу размножения относится к весенним видам с активным периодом перезимовавших жуков в июне и молодых — в июле-августе [13]. Обитает повсеместно, но доминирует в пойменном лесу и кустарниковых зарослях, в тундре отмечен как субдоминант (см. таблицу). Активен с начала III декады июня до конца июля (рис. 2). Максимума численности достигает в I декаде июля, за счет перезимовавших жуков. Выход молодых жуков и период яйцекладки растянуты. Половозрелые самки встречаются с конца июня (28.06.1979) до начала августа (6.08.1981). *Patrobus septentrionis* Dej.— бореомонтанный вид [6]. Встречается повсеместно, доминирует в кустарниковых зарослях, лесах, моховых и кустарниковых тундрах, гигрофилен (см. таблицу). Активен с конца III декады июня до конца июля (см. рис. 2). Максимум активности наблюдался в I декаде июля (1978—1979 гг.) и III декаде июля (1981—1982 гг.). Отмечена тесная взаимосвязь температуры воздуха и активности. Сопоставление сезонной активности разных лет показывает, что ее максимумы во многом обусловлены сезонным ходом среднедекадных температур (см. рис. 1). Половозрелые самки встречаются до конца июля (30.07.1981). Молодые жуки нового поколения появляются в конце августа (28.08.1986). Перезимовывают имаго.

Луга. *Carabus henningi* F.— W.— таежный сибирский вид [6]. На Южном Ямале обитает преимущественно в поймах рек на луговинах, окруженных кустарниковыми зарослями, и на опушках кустарниковых зарослей, проникающих в тундру в местах депрессии рельефа. Активен со второй половины июня до

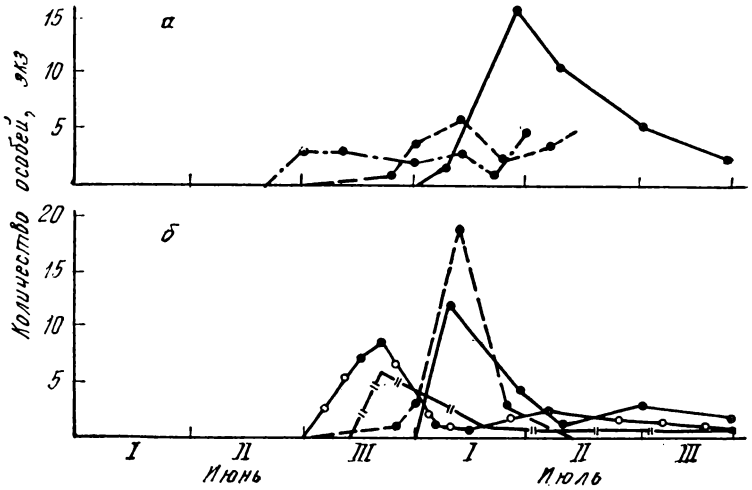


Рис. 2. Сезонная динамика активности доминирующих видов жужелиц в пойменных кустарниковых зарослях р. Хадытаяхи (Южный Ямал).
а — *P. montanus*; *б* — *P. septentriornis*. Усл. обозн. те же, что на рис. 1.

середины августа (рис. 3). Кривая сезонной динамики активности имеет двухвершинный характер. Период первого подъема численности связан с активностью перезимовавших имаго, второго — с появлением молодых жуков. Как было показано ранее, субарктические популяции *Carabus henningi* F.— W. в период максимума численности (конец июня — начало июля) состоят из пяти генераций предшествующих лет, участвующих в размножении [14]. Перезимовавшие жуки приступают к размножению сразу же после выхода с зимовки. Половозрелые самки встречаются практически в течение всего лета (20.06.— 3.08.1982) с наибольшим числом яиц в июле. Основная часть молодых жуков начинает размножение только на следующий сезон. *Pterostichus dilutipes* Motsch.— сибирский вид, заселяет горы южной Сибири и Полярного Урала [6]. Массовый вид, приурочен в основном к поймам рек, доминирует исключительно на лугах (см. таблицу), по типу размножения известен как осенний [13]. Активен с III декады июня до середины августа (см. рис. 3). Максимума численности достигает в конце июня за счет перезимовавших жуков прошлых генераций и в июле за счет молодых жуков, зимовавших на личиночной стадии. Перезимовывают жуки и личинки. *Calathus melanocephalus* L.— транспалеарктический вид. По типу размножения относится к осенним видам [12]. Встречается в основном в поймах рек, где сравнительно многочислен на лугах (см. таблицу). Активен с III декады июня по III декаду июля, иногда до середины августа (см. рис. 3). В отдельные годы (1982) максимума численности достигает в конце

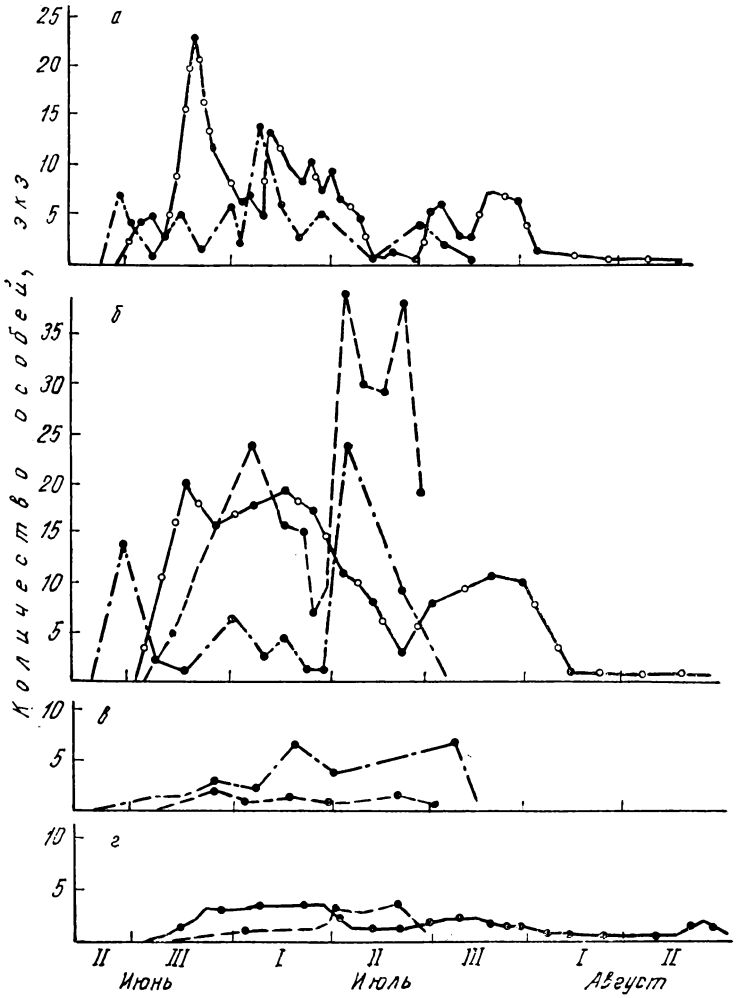


Рис. 3. Сезонная динамика активности доминирующих видов жужелиц в пойменных лугах р. Хадытаяха (Южный Ямал).
а — C. henningi; б — P. dilutipes; в — A. brunnea; г — C. melanocephalus. Усл. обозн. те же, что на рис. 1.

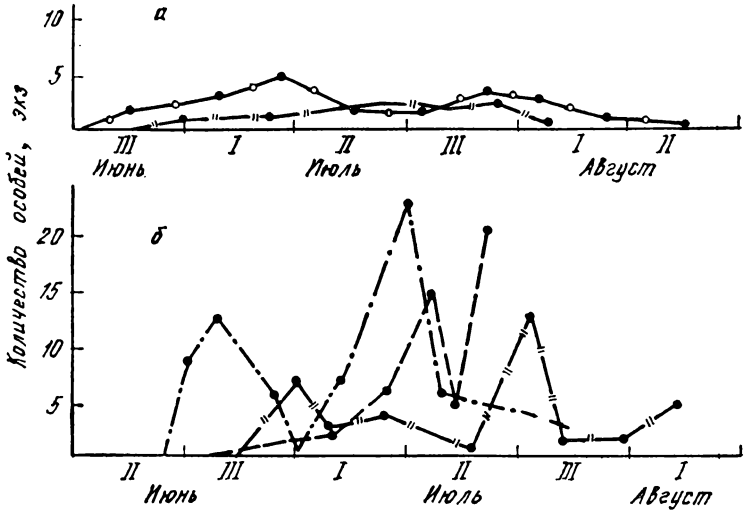


Рис. 4. Сезонная динамика активности доминирующих видов жужелиц в ерниковой тундре (Южный Ямал, р. Хадытаяха).
а — C. alpinus; б — P. borealis. Усл. обозн. те же, что на рис. 1.

июня — начале июля. Яйцекладка растянута. Половозрелые самки встречаются с конца июня (27.06.1982) до конца июля (30.07.1981). Молодые жуки появляются со второй половины июля до середины сентября (14.09.1986). Зимуют имаго и личинки. *Amara brunnea* Gyll.— циркумбореальный вид [6]. Встречается повсеместно в пойме — в лесу, на лугах и в кустарниковых зарослях — и в различных типах тундр (см. таблицу). Активен с конца II декады июня до конца июля, с максимумом численности в конце июля — начале августа (см. рис. 3). Половозрелые самки встречаются до конца июля (30.07.1981). Отрождение молодых жуков отмечено в начале августа (5.08.1981).

Сезонная динамика активности в тундровых биоценозах

В тундровых ландшафтах распределение и численность жужелиц неравномерны и носят мозаичный характер. Как в плакорных, так и в долинных тундрах основная масса жужелиц приурочена к различного рода депрессиям рельефа с кустарниковой и травянистой растительностью. И вместе с тем тундровые виды жужелиц нередки в сухих типах тундр. *Curtonotus alpinus* F.— типично тундровый вид [6]. На Ямале встречается чаще в сухих долинных тундрах, на плакорах. Осваивает поймы рек, особенно луговые участки (см. таблицу). Перезимовывает

на стадии имаго и личинки. Активен с III декады июня по август (рис. 4). Максимальная численность перезимовавших жуков — в конце июня — начале июля. Жуки, зимующие на стадии личинки, появляются в конце июля. Приступая к размножению, самки для откладки яиц прорывают ходы в песчаной почве, лишенной растительности. В кладке можно обнаружить 8—16 яиц. *Pterostichus haematopus* Dej.— типично тундровый вид, встречающийся в арктических областях Евразии и Аляски [17, 16]. На Южном Ямале заселяет сухие пятнистые тундры с песчаными почвами, а также пойменные луговые участки, примыкающие к песчаным берегам рек. Перезимовывает на стадии личинки и имаго. Активен с III декады июня по август. Молодые жуки появляются в первой половине июля (7—12.07.1981). В это время на участках, лишенных растительности (кромках троп, морозобойных пятнах и др.), хорошо заметны отверстия норок с выброшенным холмиком из песка. Это следы деятельности самок, строящих гнездовые камеры для яиц. В одной кладке может быть от 27 до 48 яиц. Яйцекладки встречаются до начала августа. Личинки первого возраста отмечены в конце июля (29.07.1981). *Pelophila borealis* Pk.— циркумбореальный вид [6]. Многочислен во влажных кустарниковых тундрах, заходит в пойму. Жужелицы хорошо летают, приурочены к кустарниковой растительности. Отмечены резкие колебания численности по годам. В ключевых кустарниковых тундрах активны со II декады июня по I декаду августа (см. рис. 4). Перезимовывают жуки. *Diacheila polita* Gyll.— циркумбореальный вид, типичен для тундры [6]. Гигрофилен, предпочитает торфяные почвы в открытой тундре [16]. На Южном Ямале многочислен в мохово-кустарниковых тундрах и особенно в пойменных лесах (см. таблицу). В тундре активен с конца июня до середины августа, в пойменном лесу — с III декады июня до августа (рис. 5). Половозрелые самки встречаются до начала августа (4.08.1981). В это же время появляются молодые жуки. Перезимовывают жуки и личинки. *Pterostichus vermiculosus* Men.— циркумбореальный, типичный тундровый вид [6]. На Южном Ямале встречается в основном в мохово-кустарниковых тундрах, приуроченных к межсклоновым ложбинам. В пойменном лесу редок. В тундре активен с III декады июня до середины августа. (см. рис. 5). Максимум численности отмечен в конце июня за счет перезимовавших жуков. Половозрелые самки встречаются до конца июля. Кладки яиц обнаружены во второй половине июля (19.07.1985) в каменистой тундре на Полярном Урале (гора Сланцевая). Молодые жуки появляются в начале августа (4.08.1981). *Carabus odoratus* Motsch.— бореомонтанный вид, встречается на севере Сибири, в горах Полярного Урала и Южной Сибири [6]. Известен как весенний вид с периодом размножения в июне — начале июля и появлением молодых жуков в конце июля [14]. На Южном Ямале обитает в мохово-кустар-

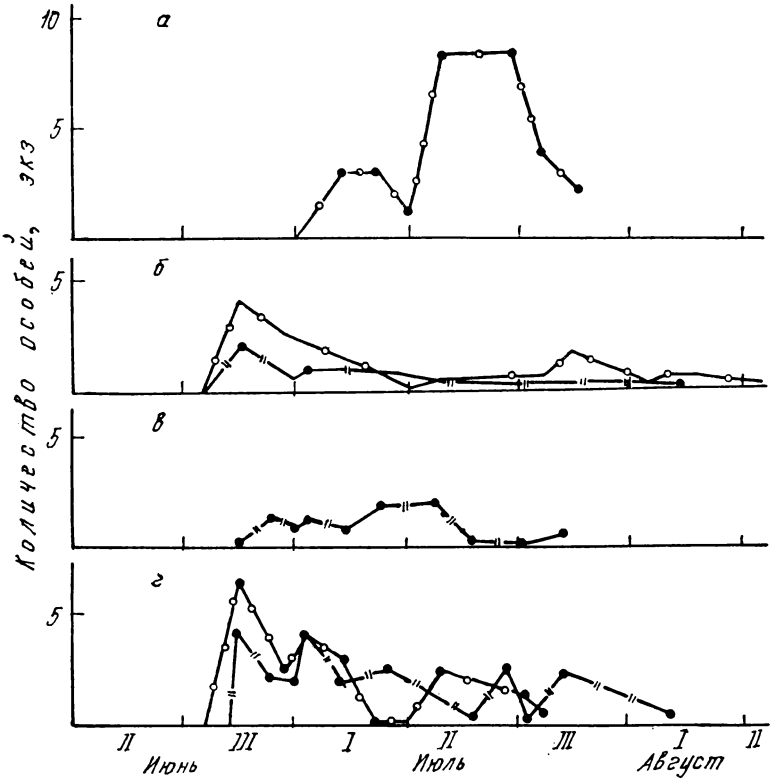


Рис. 5. Сезонная динамика активности доминирующих видов жужелиц в мохово-кустарниковой тундре и в пойменном лесу (Южный Ямал, р. Хадытаяха).

а — D. polita; б — P. vermiculosus; в — C. odoratus; г — C. truncaticollis. Усл. обозн. те же, что на рис. 1.

никовых тундрах, на Полярном Урале — в каменистых тундрах межсклоновых ложбин. Активен с III декады июня по середину августа (см. рис. 5). На Полярном Урале встречен молодой жук в куколочной колыбельке в конце июля (21.07.1985). Перезимовывают личинки третьего возраста и взрослые жуки, которые способны к размножению до 3 лет. *Carabus truncaticollis* Esch.— типично тундровый вид, предпочитает умеренно влажную почву с луговой растительностью [16]. На Южном Ямале обитает в различных типах тундр — от долинных до сухих плакорных с кустарниковой растительностью. Активен с III декады июня до начала августа (см. рис. 5). Максимум численности приходится на конец июня — начало июля за счет перезимовавших жуков нескольких генераций (не менее 3 лет). Половозрелые самки встречаются с июня до августа (27.06 — 12.07 — 4.08.1981). Пере-

зимовывает на стадии имаго и личинки третьего возраста. Молодые жуки из перезимовавших личинок появляются в начале августа (7.08.1981). В садках личинки первого возраста обнаружены во второй половине июля (21.07.1981).

Результаты наблюдений показывают, что для тундровых видов и субарктических популяций жужелиц умеренных широт характерен летний тип размножения. Сезонная активность имаго жужелиц обусловлена, с одной стороны, сезонным ходом метеорологических показателей и приходится на период с среднесуточными температурами воздуха, превышающими 10 °С (III декада июня — I декада августа), а с другой — особенностями их жизненного цикла, что обусловлено краткостью периода размножения. Сокращенность периода размножения жужелиц приводит к увеличению продолжительности жизненного цикла. Для большинства тундровых видов, в частности, некоторых видов жужелиц более широкого распространения, характерны наличие зимующих личинок и продолжительное существование имаго. Среди жужелиц южных широт в тундровых биоценозах преобладают виды с осенним типом размножения. Можно предполагать, что некоторые особенности жизненного цикла осенних видов [15] — необходимая предпосылка (преадаптация) успешного освоения ими биоценозов южной тундры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арнольди К. В., Шарова И. Х., Клюканова Г. Н., Бутрина Н. Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. М., 1972. С. 215—230.

2. Бударин А. М., Матис Э. Г. Жужелицы (Carabidae, Coleoptera) юга Магаданской области // Фауна и экология наземных членистоногих Сибири. Иркутск, 1981. С. 3—21.

3. Васильева Р. М. Сезонная динамика активности доминантных видов жужелиц (Carabidae) в условиях контакта леса и лесостепи в Брянской области // Фауна и экология животных. М., 1972. С. 53—64.

4. Жеребцов А. К. Фауна и экология жужелиц (Coleoptera, Carabidae) естественных биогеоценозов подзоны южной тайги Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1979.

5. Коробейников Ю. И. Жужелицы Ильменского заповедника и их сезонная динамика активности // Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. Свердловск, 1979. С. 44—62.

6. Крыжановский О. Л. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 1, вып. 2. Л., 1983. 341 с.

7. Лапшин Л. В. Сезонная активность доминантных видов жужелиц (Carabidae) в лесостепи Оренбургского Зауралья // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 6. С. 825—830.

8. Павлова Г. Н. Сезонная динамика активности жужелиц (Carabidae) южных типчаково-ковыльных степей // Фауна и экология беспозвоночных животных. М., 1976. Ч. 1. С. 91—102.

9. Плотников В. В. Динамика лесных систем Субарктики. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 128 с.

10. Потапова Н. А. Сезонная динамика активности жужелиц (Carabidae, Coleoptera) в полупустыне Северо-Западного Казахстана // Зоол. журн. 1972. Т. 51, № 11. С. 1651—1658.

11. Феоктистов В. Ф., Душенков В. М. Сезонная динамика активности жужелиц (Carabidae, Coleoptera) в различных типах леса у южной границы тайги // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 2. С. 227—232.

12. Шарова И. Х., Душенков В. М. Типы развития и типы сезонной активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Фауна и экология беспозвоночных. М., 1979. С. 15—25.

13. Шиленков В. Г. Особенности биологии массовых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) фауны Южного Прибайкалья // Энтомол. обозр. 1978. Т. 57, вып. 2. С. 290—301.

14. Korobeynikov J. I. Life cycle and age in Carabus henningi F.—W. (Col. Carabidae) in the subarctic of the Southern Yamal // XVII International congress of Entomology. Hamburg, 1984. P. 359.

15. Larsson S. J. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Ent. Medd. 1939. Bd 20. S. 277—560.

16. Lindroth C. H. The Ground — Beetles (Carabidae, ex. cl. Cicendelinae) of Canada and Alaska // Opuscula Entomologica supplementum. 1962. XX. P. 1—200.

17. Poppius B. Die Coleopteren des arctischen Gebites // Fauna Arctica. Jena, 1910. Bd 5. S. 291—447.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ · 1990

В. Н. ОЛЬШВАНГ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ТИПУЛИД ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

Комары-долгоножки (Diptera, Tipulidae) — характерный и достаточно важный компонент энтомоценозов высоких широт. Эти насекомые относительно хорошо представлены (в видовом и количественном отношении) в Субарктике и Арктике, в целом по северу Палеарктики изучены неплохо. В сводке П. Лакшевича [1] указано 62 вида типулид для арктической Евразии. Долгоножки — одно из немногих семейств двукрылых, изученных на территории СССР наиболее подробно [6—8]. Имеются данные и по фауне и экологии типулид по отдельным районам Севера [2—5, 10, 11, 13, 17, 18]. Тем не менее, почти отсутствуют данные по разногодичной динамике этого комплекса насекомых, особенно на Севере.

Исследование типулид как фоновых видов приобской лесотундры мы проводили с 1970 г. в цикле работ по изучению продуктивности наземных беспозвоночных. Настоящая статья представляет собой фрагмент исследований по многолетней динамике двукрылых в южной тундре Ямала и сопредельных территорий.

Характеристика места исследования

Материал собран в 1970—1987 гг. на нескольких стационарах на Приобском Севере, в основном — на стационаре Хадыта, в среднем течении р. Хадытаяха на Южном Ямале. Участок, на котором проводили ежегодные учеты, находился на плакорной части территории стационара и представлял собой осоково-кустарничково-багульниковую лишайниково-зеленомошную тундру. На этой же территории находились травяно-сфагновые болотистые участки и осоково-пушицевые топи по берегам озер и мелких водоемов. По берегу реки и притоков располагались заросли кустарников (ольхи и ивы) и пижмово-хвощево-злаковые луга. Кроме того, в эти же годы были собраны типулиды в окрестностях г. Лабытнанги и на Полярном Урале (станция Красный Камень).

Анализ климатических условий проводили по данным метеостанций г. Салехарда и пос. Салемал. За период исследований средняя температура года изменялась от —8,1 до —3,9 °С, летом от +9,8 до +20,2 °С. Осадков выпадало от 320 до 593 мм в год и от 75 до 239 мм за лето. Продолжительность безморозного периода от 66 до 127 дней. Самые теплые летние сезоны (со средней температурой +12 — +20 °С) были в 1976, 1977, 1981, 1984, 1987 гг., самые холодные — в 1978, 1980 и 1986 гг. По соотношению количества осадков и температуры (индекс аридности) самые сухие сезоны были в 1974, 1976, 1977 и 1985 гг., а самые влажные — в 1975, 1978, 1982, 1986 гг.

Методика исследований

Проводили регулярные учеты личинок и имаго типулид. Численность личинок и куколок определяли с помощью биоценометра: рамкой 25×25 см вырезали квадрат моховой дернины и почвы на глубину до 10 см. Всего брали от 10 до 20 проб такого размера на линейном маршруте, через 10 м друг от друга, обычно в начале и в середине сезона, в период с 25 июня по 20—25 июля. Взрослых насекомых учитывали ежегодно на одних и тех же маршрутах, определяли количество комаров, отловленных за 1 ч в период максимальной активности имаго, в хорошую погоду. Учитывали только самцов, так как видовая диагностика самок еще недостаточно разработана. Численность имаго (без учета пола) определяли в учетной полосе длиной 50 и шириной 2 м. Обычно проводили семь — десять учетов численности и два — пять количественных отловов самцов за сезон. Всего собрано и учтено более 1 тыс. типулид. Сборы 1970—1972 гг. определены Е. Н. Савченко, 1973—1987 гг.— автором.

Систематический обзор видов

В данный раздел включены все виды типулид, собранные с 1970 по 1987 г. Сроки лёта указаны в табл. 1. Систематика, данные по характеру географического распространения и сведения о находках в районе исследования (до 1970 г.) даны по Е. Н. Савченко [7—9]. Виды, встречавшиеся в количестве более 5 экз/учет, считались доминирующими.

Prionocera turcica (F) — трансбореальный вид. Известен с Полярного Урала (5.07.1909, Зайцев) и из тундры Зауралья (22.06.1913, Шухов). Нами на Полярном Урале не найден, в Приобье и на Южном Ямале встречался нерегулярно, отмечен в 1970, 1971, 1976, 1980, 1986 гг. Летает над переувлажненными моховыми участками тундры, около водоемов. Доминировал в 1971 г. в окрестностях г. Лабытнанги и в 1977 г. на Южном Ямале.

Таблица 1

Сроки лёта типулид Приобского Севера

Вид	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Prionocera turcica F.	— — —	— — — *	* * * * *	— —	
P. tjederi Mg.		* * *	* * *		
P. proxima Lack.		— — —	* * * * *	— —	
P. lapponica Tjed.		———	* * * * * —	— — —	
P. abscondita Lack.		*	* * * * * *		
P. serricornis Zt.		— — *	* * * *		
P. ringdahli Tjed.		— — — —	— * * ——	———	———
Tipula invenusta Ried.		*	* * * * * *	* * * * ——	———
T. postposita Ried.		—	* * * —		
T. solstitialis Westh.	— — —	——— *	* * * * * —	———	— — —
T. lackschewitzi Mannh.		— — * *	* * * * * *		
T. middendorffii Lack.		— — — — *	* * * * ——	—	
T. hirsutipes Lack.		* *	* * * — —		
T. tristriata Lund.		— — — *	* * * * —		
T. excisa Schum.		*	* * * * *		
T. excisoides Al.		——— *	* * * * * *	— —	
T. arctica Curt.		— — —	— * * * —		
T. laccata Frey.		— — — —	— * * * * —	— — —	
T. subexcisa Lund.		— * * *	* * * * * —	— — — —	
T. illinoiensis Al.			* ——		
T. lunata L.	— — —	— — —	—— * * * *	* * * —	
T. trispinosa Lund.			* * * *	* * * * ——	— —
T. kamchatkensis Al.	—	———	—— * * ——	— —	
T. pribilofensis Al.		— —	— * * * ——	— —	
Tanyptera atrata Mg.	— — —	———	—— * ——		

Примечание **** — лёт на Ямале (собственные данные), — — — — — в Субарктике (литературные данные), — — — — в бореальной зоне (литературные данные).

P. tjederi Mg.— арктический вид. Распространен на Крайнем Севере Евразии, от северных берегов Скандинавии до побережья Восточно-Сибирского моря. В районе исследования известен из окрестностей г. Салехарда (19.07.1925, Фридолин; 18—22.06.1957, Кривошеина; 22.06.1957, Седых). Встречался в тех же стациях, что и предыдущий вид, во всех обследованных районах. Отмечен в 1971, 1972, 1974, 1977—1979, 1985, 1986 гг. На Южном Ямале доминировал в 1977 г.

P. proxima Lack.— трансбореальный вид. Встречается от Англии до Курильских островов. В районе исследований ранее не упоминался. Отмечался на всех участках в 1971, 1972, 1974, 1976, 1980 и 1987 гг. Доминировал в 1980 г.

P. lapponica Tjed.— арктический вид. Распространен от Северной Скандинавии до Камчатки. Ранее указан для Карской тундры (19.07.1909, Зайцев), Полярного Урала (5.06.1909; 27.06, 5.07.1909, Зайцев) и окрестностей Салехарда (15.07.1925, Городков). Редок. Нами обнаружен в окрестностях г. Лабытнанги (29.06.1972, 1 ♂) и на Южном Ямале (19.07.1981, 1 ♂) в тундре.

P. abscondita Lack.— арктический вид. Распространен на Крайнем Севере Европы, от Скандинавии до Таймыра. Ранее не отмечен в районе исследования. Встречался единично на всех участках в 1972, 1976 и 1978 гг.

P. serricornis Ztt.— арктический вид. Распространен от Скандинавии до Якутии, на юг — до средней тайги. В районе исследований ранее не известен. Найден в моховой тундре на Южном Ямале (9.07.1974, 1 ♂; 10.07.1976, 1 ♂).

P. ringdahli Tjed.— арктоальпийский вид. Распространен в тундре, от Скандинавии до Курильских островов, известен с гор Казахстана. В районе исследований отмечен ранее на Полярном Урале (22.07.1964, Сейда; 07.1965, Седых) и из окрестностей г. Салехарда (20.06.1967, Кривошеина). Найден в окрестностях г. Лабытнанги (3.07.1983, Богачева).

Tipula (Pterelachisus) invenusta Ried — арктоальпийский вид. Распространен в тундрах Евразии и высокогорьях Европы. Известен из Полярного Урала (19—23.08.1909, Зайцев) и окрестностей г. Салехарда (31.08.1925, Фридолин). Единично отмечался на всех участках в мохово-кустарничковой тундре в 1970, 1982 и 1985 гг.

T. (P.) postposita Ried.— арктический вид. Все известные находки относятся к району Полярного Урала, от Югорского полуострова до Салехарда (26.06.1909, Зайцев; 15—16.07.1925, Фридолин и Городков; 26.06—6.07.1957, Чернов. Всего собрано 12 экз.). Нами найден в горной кустарниковой тундре на Полярном Урале (станция Красный Камень, 28.06—4.07.1983, 14 ♂♂).

T. (Yamatotipula) solstitialis Westh.— широко распространенный транспалеаркт, в лесотундре имеет северную границу ареала. Из окрестностей г. Салехарда известен по сборам В. Фридолина (3.06.1925, 1 ♂). Нами обнаружен в горной тундре (станция Красный Камень, 28.06.1983, 1 ♂). В окрестностях г. Лабытнанги найден И. Богачевой (20.07.1982, 1 ♂; 3.07.1983, 1 ♂).

T. (Arctotipula) lackschewitzi Mannh.— арктический вид. Отмечен в тундре по всей Евразии. Один из самых распространенных видов в исследуемом районе. Встречался ежегодно, доминировал в 1971, 1972, 1976, 1985 и 1987 гг. Неоднократно отмечался и ранее (окрестности г. Салехарда, 22.06.1957, Кривошеина; Полярный Урал, 19—29.06.1909, Зайцев; 12—24.07.1925, Фридолин).

T. (Geotipula) middendorffii Lack.— арктический вид. Встречается по всей тундре Евразии. Был известен с Полярного Урала (3—5.07.1909, Зайцев) и Южного Ямала (5.07.1908, Житков). Нами отмечался во всех участках в 1972, 1976 и 1977 гг. Доминировал в 1976 г. на Южном Ямале.

T. (Oreomyza) hirsutipes Lack.— арктический азиатский вид, встречается в тундре от Полярного Урала до Чукотки. Известен с Полярного Урала (долина р. Собь, 19.07.1925, 1 ♀, Фридолин). Нами обнаружен там же (23.06.1976, 1 ♂).

T. O tristriata Lund.— арктический вид. Встречается от Новой Земли до Камчатки в тундре. В районе Полярного Урала ранее не отмечен. Один из многочисленных видов типулид в исследуемом районе на всех участках. Насекомые летают в моховоосоковой и мохово-лишайниковой тундре. Встречался ежегодно, доминировал в 1976, 1978, 1981, 1985 и 1987 гг.

T. (Vestiplex) excisa Schum.— широко распространенный арктоальпийский вид. Встречается в высоких широтах и в высокогорьях умеренной Евразии от Европы до Камчатки. Известен из окрестностей г. Салехарда (24.07.1925, Фридолин). Нами отмечался единично на всех обследованных участках в 1977, 1978, 1979, 1981, 1983, 1986 гг. в моховой тундре.

T. (V.) excisoides Al.— широко распространенный арктоальпийский вид. Встречается вместе с предыдущим видом, но по сравнению с ним более многочислен в восточной части ареала. Один из самых обычных видов типулид в районе исследований. Встречался ежегодно, доминировал в 1977, 1980, 1981, 1983 и 1985 гг.

T. (V.) arctica Curt.— арктический вид с циркулярным ареалом. Известен ранее из окрестностей г. Салехарда (10.07.1909, Зайцев). В районе исследований отмечен дважды: в окрестностях г. Лабытнанги (11.07.1972, ♂ и ♀) и в горной тундре Полярного Урала (19.07.1980, 1♂).

T. (V.) laccata Frey.— арктический вид. Распространен в тундре от Скандинавии до Камчатки. В районе наших исследований не указан. Отмечался единично, но регулярно в моховоосоковой тундре в окрестностях г. Лабытнанги (1971 г.) и на Южном Ямале (1972, 1974, 1976, 1977, 1980, 1982, 1986 и 1987 гг.).

T. (Lunatipula) subexcisa Lund.— арктоальпийский вид. Встречается в тундре Евразии и в горах Урала и Восточной Сибири. Ранее для района исследований не указывался. Отмечался регулярно во всех участках в 1971, 1974, 1977, 1978, 1980—1982, 1985—1987 гг., доминировал в кустарниковой тундре Южного Ямала в 1981 г.

T. (L.) illinoiensis Al.— голарктический вид с прерывистым ареалом. До сих пор был известен с Камчатки и северо-восточной части Северной Америки. Единственная находка этого вида — в мохово-кустарничковой тундре в пойме р. Хадытаяха (10.07.1976, 1♂).

T. (L.) lunata L.— транспалеарктический бореальный вид. Встречается всюду, кроме аридных районов, в тундре — северная граница ареала. Известен из Нижнего Приобья (29.06.1921, Быков) и окрестностей г. Салехарда (20.08.1925, Фридолин). До 1976 г. нами не встречен, позднее отмечался на всех участках в 1976, 1978, 1980—1982 и 1987 гг. В 1981 г. доминировал на Южном Ямале, в луговых стациях.

T. (L) trispinosa Lund.— арктоальпийский вид. Основной ареал — в лесотундре Евразии, от Скандинавии до Камчатки,

Таблица 2

Соотношение зоогеографических групп типулид на Приобском Севере

Тип ареала	Южный Ямал	Приобская лесотундра	Полярный Урал
Арктический	8/42,1	8/44,4	7/50,0
Арктоальпийский	6/31,5	6/33,3	5/35,7
Трансбореальный	4/21,1	4/22,3	2/14,3
Амфиголарктический . . .	1/5,3	—	—

Примечание. В числителе — кол-во видов; в знаменателе — процент от их общего числа.

экстразонально известен из Тувы. В районе исследований ранее был отмечен Зайцевым (1.09.1909). Встречался регулярно на всех участках, обычно во второй половине лета. В 1972, 1975, 1977, 1980 и 1986 гг. лёт проходил во второй половине июля, в 1979, 1981 и 1982 гг.— в начале июля. Многочисленный вид, доминировал в 1977, 1980 и 1982 гг.

T. (Odonatisca) kamchatkensis Al.— восточно-палеарктический вид ангарского происхождения. Известен из Северо-Восточной Сибири, а экстразонально — из Приморья и Монголии. Ранее в районе исследований не отмечался. Найден на песчаной косе р. Хадытаяха (4.07.1980, 1 ♂).

T. (O.) pribilofensis Al.— восточно-палеарктический арктический вид, известный от Ямала до Камчатки и островов Прибылова. Отмечен в районе г. Салехарда (25.06.1914; 1.07.1914, Шухов) и на Ямале (06.07.1908, Житков). Встречен на песчаной косе р. Хадытаяха (7.07.1980, 2 ♂; 11.07.1980, 1 ♂).

Tanyptera atrata Mg.— трансбореальный вид. Широко распространен по всей лесной зоне. В лесотундре имеет северную границу распространения. Найден на Южном Ямале в редколесье (19.07.1974, 1 ♂).

Таким образом, в исследуемом районе найдено 25 видов типулид. На стационаре Хадыта обнаружено 19 видов, в окрестностях г. Лабытнанги — 18, на Полярном Урале — 14. Аналогичные данные приводят и другие исследователи. В 1909 г. на Полярном Урале было отмечено 13 видов типулид [22], для Лапландии указан 21 вид [19]. Такое видовое разнообразие в определенном районе, видимо, характерно для типулид везде. Для севера США указано 24 вида [20], для Белорусского Полесья — 21 вид [12]. Всего же в районе Полярного Урала и Приобского Севера, включая Ямал и Малоземельскую тундру, известно 50 видов типулид [7, 8].

По характеру географического распространения на исследуемых участках преобладает комплекс арктических и арктоальпийских видов (табл. 2)

По соотношению представителей зоогеографических групп

исследуемые сообщества типулид очень сходны. По видовому составу эти участки различаются сильнее, и различие возрастает с увеличением расстояния между сравниваемыми территориями:

Сравниваемые территории	Расстояние, км	Коэффициент сходства по Жаккару, %
Приобская лесотундра — Полярный Урал . . .	70	60
Приобская лесотундра — Южный Ямал	170	54
Южный Ямал — Полярный Урал	Более 200	37

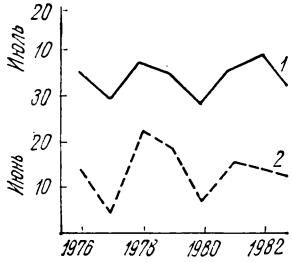
Динамика численности населения типулид далее будет рассматриваться по материалам со стационара Хадыта на Южном Ямале, где количественные учеты проводили ежегодно с 1976 г. (нет данных только за 1984 г.)

Динамика численности типулид

Динамика численности личинок. Количество личинок типулид в мохово-кустарничково-осоковой тундре с 1975 по 1986 г. изменялось от 0,3 до 58 экз/м^2 и от 10 до 334 мг/м^2 по биомассе (в живом виде). Выделяются по размерам две группы личинок: в начале лета одна часть их достигает 10 мм при массе 20—40 мг, другая — 15—25 мм при массе более 100 мг. Последние окукливаются в конце июня — начале июля, из них в этом сезоне вылетят имаго. Очевидно, что большинство типулид имеют на Южном Ямале двухлетний период развития. В умеренных широтах типулиды имеют одну или две генерации в год [9]. На Крайнем Севере срок развития из-за краткости лета удлиняется и может проходить, как указано в [2, 3] для *Tipula glaucocinerea* и *T. carinifrons*, за пять или даже восемь лет (на севере Таймыра). Двухгодичный срок развития установлен для *T. excisa* в горной тундре Норвегии [14].

Наибольшая численность личинок последнего возраста наблюдалась в 1976 и 1979 гг., а первого года развития — в 1981 г.

Сроки лёта имаго. Длительность лёта различных видов типулид указана в табл. 1. Первые комары появляются обычно в конце июня. Большинство видов летают до середины — конца июля, и только три вида — *T. lunata, T. trispinosa* и *T. invenusta* — отмечались почти до конца августа. В высоких широтах не выделяются по срокам лёта весенние или осенние виды, период лётной активности короткий, и обычно в течение 10 дней вылетают все представители фауны типулид. Сроки начала вылета имаго хорошо коррелируют с датой перехода среднесуточной



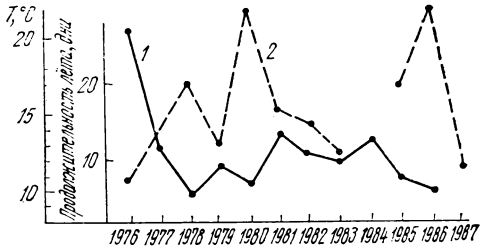


Рис. 1. Зависимость начала вылета имаго типулид от сроков начала лёта.
1 — сроки начала массового лёта типулид; *2* — даты перехода среднесуточной температуры через +10 °С.

Рис. 2. Продолжительность лёта имаго типулид.
1 — среднедекадная температура лёта; *2* — продолжительность периода лёта типулид, дни.

температуры через +10 °С (рис. 1). В годы с ранней весной долгоножки начинают летать раньше. За время наших наблюдений срок начала вылета типулид изменялся в интервале от 23 июня до 6 июля. Продолжительность лёта имаго также зависит от погодных условий. Если в период вылупления комаров хорошая погода держится довольно продолжительное время (что на Севере бывает редко), то лёт долгоножек довольно быстро заканчивается. Такие короткие периоды наблюдались в 1976 г. (с 7 по 18.07) и в 1987 г. (с 1 по 10.07). Если благоприятный для лёта период прерывается ненастьем, когда типулиды практически не летают, то общий срок лёта увеличивается, как это было в 1977 г. (с 23.06 по 24.07), в 1980 г. (с 24.06 по 24.07), в 1986 г. (с 6.07 до 3.08). Продолжительность лёта имаго коррелирует со среднедекадной температурой лёта (рис. 2).

Динамика численности и видового состава. Численность имаго типулид изменялась в период наблюдений с 1976 по 1987 г. от 10 до 45 экз. ♂♂ за часовой учет. Обилие комаров изменялось от 0,4 до 1,7 экз/м². Такие показатели обилия, по-видимому, характерны для типулид Севера. В. И. Ланцов [2, 3] определял обилие типулид в тундре Таймыра величиной 1,5—1,7 экз/м².

По данным наших наблюдений, численность типулид в тундрах Нижнего Приобья такая:

	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1985	1986	1987
Обилие экз/м²	1,1	1,5	0,6	0,4	1,6	1,2	0,9	1,4	1,7	0,3	1,0
Кол-во, экз/учет	28	39	17	10	45	37	25	29	45	17	27
Кол-во видов	9	7	7	5	11	7	6	7	10	7	3

При высокой численности наблюдались большее обилие типулид и большее видовое разнообразие, возрастала вероятность отлова

редкого вида. При коротком периоде исследований некоторые редкие или находившиеся в состоянии депрессии численности виды не отмечаются сборщиками и сведения по видовому составу оказываются явно заниженными. За три года наблюдений в Финсе (Северная Норвегия) отмечено 12 видов типулид [14]. По материалам экспедиции Э. Толля в 1900—1903 гг. для Крайнего Севера Восточной Сибири указано восемь видов [16]. Дальнейшие исследования [20] позволили увеличить этот список до 20 видов. По нашим данным, в окрестностях г. Лабытнанги в 1970—1972 гг. было обнаружено девять видов типулид, к 1987 г. нам было известно уже 18 [4].

Влияние климатических факторов на динамику численности типулид. Известно, что типулиды в своем развитии, как и все насекомые, сильно зависят от температурного режима и особенно от условий влажности в период личиночного развития [9, 21]. Ч. Кенди [15] на основании анализа многолетней динамики численности насекомых в листопадном лесу в США показал, что изменение численности имаго типулид определяется следующими климатическими факторами. Численность имаго в данном году зависит от температуры в мае и июне этого года и майской и минимальной зимней температуры предыдущего года, а также количества осадков и уровня снега в нем. При этом в течение сезона там успевает развиваться одно-два поколения типулид. При исследовании динамики населения беспозвоночных в моховой дернине и почве нами было показано ранее [6], что основными факторами, определяющими динамику численности и биомассы этого комплекса, являются климатические показатели предыдущего года: количество осадков за лето, средняя подекадная температура лета, относительная влажность воздуха и продолжительность безморозного периода. По нашим данным, численность имаго типулид определяется в основном климатическими условиями позапрошлого года, и в первую очередь, по-видимому, количеством летних осадков, а также температурой лета предыдущего года (рис. 3).

Вероятно, решающий фактор — режим увлажнения почвы и моховой дернины в год откладки яиц, когда начинают развиваться личинки первых возрастов. Неблагоприятные условия в этот период вызывают высокую смертность молодых личинок, и это отразится на количестве вылетающих имаго через два года. В следующем году, после первой зимовки, имеют значение, видимо, температурные условия. Возможно, что в холодное лето личинки не успевают закончить развитие из-за замедления обменных процессов (при низких температурах), они могут погибнуть или растянуть сроки развития еще на один сезон. Несомненно, численность вылетающих имаго зависит и от условий зимовки. Но эти показатели, по-видимому, имеют большую значимость для бореальных лесных видов, которые в лесотундре находятся на северной границе ареала (*Prionocera turcica*,

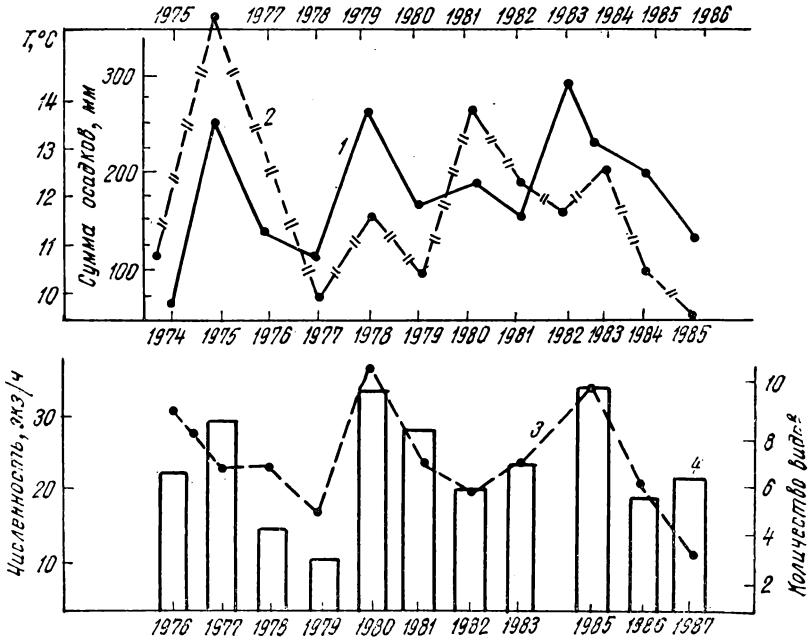


Рис. 3. Зависимость численности типулид от температуры и количества осадков.

1 — среднедекадная температура лета; *2* — сумма осадков за лето; *3* — количество учтенных видов; *4* — численность типулид, экз/ч.

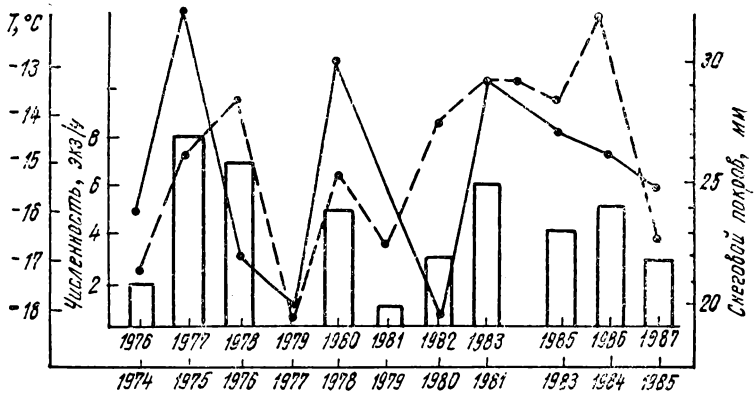


Рис. 4. Зависимость численности бореальных видов типулид от условий зимы.

Сплошная линия — снеговой покров; *штриховая* — средняя температура зимы; *столбики* — численность самцов типулид.

P. proxima, T. lunata). Данные виды явно сильнее реагируют на зимние температуры и уровень снежного покрова, чем адаптированные к суровым условиям арктические и арктоальпийские виды (рис. 4).

Выводы

1. Локальные фауны типулид Приобского Севера насчитывают около 20 видов. Различие видового состава возрастает с увеличением расстояния между сравниваемыми территориями.

2. Наблюдается заметная разногодичная изменчивость населения типулид, характер динамики численности различных видов неодинаковый.

3. Факторами, определяющими динамику численности имаго, являются погодные условия двух предыдущих лет.

4. Метеообстановка данного года обусловливает только начало и продолжительность лёта и не влияет на численность имаго в этом году.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лакшевич П. Род *Tipula* (Diptera, Nematocera) в арктической и бореальной лесной областях Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 4. С. 1—56.

2. Ланцов В. И. Адаптивные особенности жизненного цикла арктического комара-долгоножки *Tipula carinifrons* (Dipt., Tipulidae) // Экология. 1982. № 1. С. 71—76.

3. Ланцов В. И. Экология, морфология и таксономия арктических комаров-долгоножек рода *Prionocera* (Dip., Tipulidae) // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 8. С. 1196—1204.

4. Ольшванг В. Н. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре // Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1976. С. 31—37. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР; Вып. 106).

5. Ольшванг В. Н. Заметки о комарах-долгоножках рода *Tipula* в зональных и горных тундрах Урала и полуострова Ямал // Фауна, экология и изменчивость животных: Информ. материалы Зоол. музея Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 15—16.

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

7. Савченко Е. Н. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). М.; Л.: Наука, 1961. 486 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые; Т. 2, вып. 3).

8. Савченко Е. Н. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). М.; Л.: Наука, 1966. 502 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые; Т. 2, вып. 4).

9. Савченко Е. Н. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). М.: Наука, 1983. 584 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые; Т. 2, вып. 1—2).

10. Стебаев И. В. Роль почвенных беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики (на примере личинок Tipulidae, Diptera) // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122, № 4. С. 720—722.

11. Стебаев И. В. Почвенные беспозвоночные Салехардских тундр и изменение их группировок под влиянием земледелия // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 10. С. 1559—1572.

12. Хотько Э. И., Запольская Т. И. Распределение комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) в почвах Белорусского Полесья // Проблемы почвенной зоологии: Материалы V Всесоюзн. совещ. Вильнюс, 1975. С. 321—322.
13. Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.
14. Hofsvang T. *Tipula excisa* Schum. (Diptera, Tipulidae), life cycle and populations dynamics // Norsk. entomol. tidsskr. 1972. V. 19, N 1. P. 43—48.
15. Kendeigh S. C. Invertebrate populations of the Deciduous Forest: Fluctuations and Relations to weather: Illin. biolog. Monogr. Univ. of Illinois press. 1979. N 50. 107 p.
16. Lundström C. Diptera-Nematocera aus den arctischen Gegenden Sibiriens // Научные результаты Русской Полярной экспедиции в 1900—1903 г. под началом барона Э. В. Толля. 1918. С. 1—5. (Зап. Императ. АН. Сер. 8 по физ.-мат. отдел. Т. 29, № 8).
17. McLean S., Smith D., Bamberger J. Arthropod population // Tundra biome research in Alaska. The structura and function of Cold — Dominated Ecosystems. 1970. P. 44—48.
18. McLean S., Pitelka F. A. Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow // Arctic. 1971. V. 24, N 1. P. 19—40.
19. Mannheims B. Diptera Tipulidea. The invertebrate fauna of the Kilpis järvi area, Finnish Lapland // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1972. V. 80. P. 223—237.
20. Meijere J. C. H. Die Dipteren der arctischen Inseln // Fauna Arctica. Jena. 1928. Bd 5. P. 13—72.
21. Merrit R., Lawson D. L. Adult emergence patterns and species distribution and abundance of Tipulidae in three woodland floodplains // Environ. Entomol. 1981. V. 10, N 6. P. 915—921.
22. Riedel M. P. Nematocera polyneura // Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал в 1909 г. 1919. С. 1—3. (Зап. Российск. АН по физ.-мат. отдел. Т. 28, № 8).

УДК 591.5+591.531.1+591.9(211)

Пространственные аспекты взаимоотношений растительности и насекомых-филлофагов Субарктики. Богачева И. А. // Пространственно-временная организация энтомокомлексов Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Рассматриваются индивидуальная, биотопическая, локальная и географическая изменчивость состава консорций насекомых-филлофагов на древесных растениях Приобского Севера и изменчивость поврежденности растений. Показано, что наиболее высока биотопическая изменчивость, она обеспечивается вариабельностью абиотических (микроклиматических) факторов, которые, в свою очередь, возникают благодаря особенностям рельефа. В наиболее благоприятных биотопах создается возможность биоценотической регуляции численности филлофагов. Индивидуальные различия поврежденности растений внутри биотопа невелики, так как абиотические факторы одинаковы; локальная изменчивость, если изучать ее в сходных биотопах, также небольшая.

Табл. 4. Библиогр. 45 назв.

УДК 595.771+591.134

Фенология развития и лёта кровососущих комаров в лесотундре Таймыра. Куприяшкин А. Г., Николаева Н. В. // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приводятся результаты исследований по экологии кровососущих комаров, проведенных летом 1986 г. в районе оз. Туручедо. Обсуждаются данные о сроках преимагинального развития комаров в связи с особенностями пространственного распределения личинок в лесном и тундровом биотопах. Выявлены различия в темпах развития личиночных группировок в этих биотопах, обусловленные неодинаковым температурным режимом водоемов. Показано, что вылет комаров из куколок проходил при благоприятных погодных условиях, а его продолжительность совпадала с длительностью отрождения личинок из яиц. Лёт комаров наблюдался в течение 46 дней. Массовое нападение продолжалось 10 дней, в период интенсивного вылета имаго из водоемов. Обнаружены существенные различия в активности нападения видов-доминантов.

Ил. 7. Библиогр. 15 назв.

УДК 591.5+595.771.19

Сезонная динамика активности самок кровососущих комаров в южной тундре. Николаева Н. В. // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приводятся результаты многолетних наблюдений за динамикой численности нападающих самок комаров рода *Aedes* в среднем течении р. Хадытаяхи. Значительные различия в количестве нападающих самок по годам обусловлены специфическим сочетанием основных абиотических факторов, они же определяли особенности нападения комаров в лесном и тундровом биотопах. Не обнаружено зависимости числа нападающих самок от численности личинок на исследованных участках и плотности их населения. В условиях лесного биотопа отмечена высокая положительная корреляция между обилием нападавших комаров и температурой воздуха в июле; в тундре влияние температуры на активность комаров маски-

руется более сильным воздействием ветра и влажности воздуха. Наблюдались миграции комаров из одного биотопа в другой, интенсивность которых неодинакова в разные сезоны. Обсуждаются сезонные и годовые изменения численности нападающих самок семи видов комаров.

Ил. 4. Табл. 2. Библиогр. 20 назв.

УДК 595.7—152.6, 595.762.12—19

Сезонная динамика активности жужелиц в биоценозах Южного Ямала. Коробейников Ю. И. // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

В течение 1978—1982 гг. на Южном Ямале (подзона кустарниковой тундры) методом почвенных ловушек получены данные о сезонной динамике активности 13 доминирующих видов жужелиц. Показано, что для тундровых видов и субарктических популяций жужелиц широко распространенных видов характерен летний тип размножения. Сокращенный период размножения приводит к увеличению продолжительности жизненного цикла. Для тундровых и некоторых видов средних широт характерны наличие зимующих личинок и продолжительное существование имаго.

Ил. 5. Табл. 1. Библиогр. 17 назв.

УДК 595.771—19+595.7—152.6+595.7—15.004

Структура и динамика населения типулид Приобского Севера. Ольшванг В. Н. // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Исследовали комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) на нескольких стационарных участках в низовье р. Оби. Основной материал собран на Южном Ямале, в тундре среднего течения р. Хадытаяха. Отмечено 25 видов типулид, большинство которых (70—80 %) имеют арктическое или арктоальпийское распространение. Определяли численность имаго самцов типулид в тундре, изменявшуюся в период непрерывных наблюдений с 1976 по 1987 г. от 10 до 45 экз/ч, при обилии от 0,4 до 1,7 экз/м^2. Наблюдали заметную разногодичную изменчивость населения типулид, характер динамики различных видов был несходным. Показано, что факторами, определяющими динамику численности имаго, являются погодные условия двух предыдущих летних сезонов. Метеообстановка данного года определяет только начало и продолжительность лёта комаров и не влияет на численность.

Ил. 4. Табл. 2. Библиогр. 22 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

И. А. Богачева. Пространственные аспекты взаимоотношений растительности и насекомых-филлофагов Субарктики 3

А. Г. Куприяшкин, Н. В. Николаева. Фенология развития и лёта кровососущих комаров в лесотундре Таймыра 19

Н. В. Николаева. Сезонная динамика активности самок кровососущих комаров в южной тундре 31

Ю. И. Коробейников. Сезонная динамика активности жужелиц в биоценозах Южного Ямала 45

В. Н. Ольшванг. Структура и динамика населения типулид Приобского Севера 55

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО АН СССР по плану выпуска 1989 г.

Редактор **А. И. Пономарева**
Художник **М. Н. Гарипов**
Технический редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры Н. В. Каткова, Н. К. Кулешов

Сдано в набор 20.03.89. Подписано в печать 30.01.90. НС 17014. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 4,5. Уч.-изд. л. 5,5. Тираж 600. Заказ 191. Цена 1 р. 10 к.

620008, Свердловск, ГСП-219, ул. 8 Марта, 202
Ин-т экологии растений и животных
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Свердловск, пр. Ленина, 49.