

УДК 574.587

Н. Н. Паньков, Н. Б. Овчанкова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## ФАУНА И СООБЩЕСТВА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОДОТОКОВ БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВИШЕРЫ

В зообентосе бассейна Верхней Вишеры установлено 176 видов и форм. Разнообразно представлены личинки комаров-звонцов (80 видов и форм). Богаты видами ручейники (25), подёнки (23) и веснянки (20). Основу фауны (61.7%) образует группа широкоареальных видов. На долю западных и восточных палеарктов приходится 25.7 и 11.3% соответственно. Два вида (1.3%) являются эндемиками. В Верхней Вишере и её притоках – р. Хальсории, Лопье и Большой Мойве – формируются зообентоценозы с преобладанием ручейников *Arctopsyche ladogensis* и *Apatania crymophila*, веснянок *Arcynopteryx compacta* и подёнок *Heptagenia sulphurea*. Их численность составляет 1 150–8 180 экз/м<sup>2</sup>, биомасса – от 1 600 до 5 110 мг/м<sup>2</sup>. В р. Ниолс, Малая Мойва и ручье Малый Лиственничный формируются зообентоценозы, ядро которых образуют ручейники *Rhyacophila nubila* и *A. crymophila*, веснянки *A. compacta* и подёнки *H. sulphurea*. Их численность составляет 800...8 010 экз/м<sup>2</sup>, биомасса – 3 980...5 600 мг/м<sup>2</sup>. В р. Муравей формируется зообентоценоз с доминированием хирономид. Его численность и биомасса достигают 34 010 экз/м<sup>2</sup> и 30 070 мг/м<sup>2</sup> соответственно. В ручьях формируются зообентоценозы, основу которых слагают подёнки рода *Baetis*, веснянки *Isoperla grammatica* и *Amphinemura borealis*, ручейники *A. crymophila* и *Potamophylax latipennis*. Численность донной фауны составляет 1 720 экз/м<sup>2</sup> при биомассе 2 490 мг/м<sup>2</sup>.

**Ключевые слова:** Северный Урал; водотоки; донные беспозвоночные; сообщества.

N. N. Pan'kov, N. B. Ovchankova

Perm State University, Perm, Russian Federation

## THE FAUNA AND BENTHIC COMMUNITIES OF INVERTEBRATES OF WATERCOURSES OF THE UPPER VICHERA RIVER BASIN

There are 176 species and forms in the zoobenthos of the Upper Vishera river basin. Larvae of chironomids are the most diversely (80 species and forms). There are 25 species of caddisflies, 23 species of mayflies and 20 species of stoneflies. The basis of the fauna (61.7%) is species with broad areas. The western and the eastern Palaearctic species account for 25.7% and 11.3%. Two species (1.3%) are endemic. In the Upper Vishera and its tributaries – the Halsoria, the Lopya and the Big Moyva rivers – communities, where caddisflies *Arctopsyche ladogensis* and *Apatania crymophila*, stoneflies *Arcynopteryx compacta* and mayflies *Heptagenia sulphurea* are dominated, are formed. Its number is varied between 1 150-8 180 ind/m<sup>2</sup>, the biomass – from 1 600 to 5 110 mg/m<sup>2</sup>. Communities, where caddisflies *Rhyacophila nubila* and *A. crymophila*, stoneflies *A. compacta* and mayflies *H. sulphurea* are dominated, are formed in the Niols river, the Small Moyva river and in the Small Listvennychnye stream. The number of zoobenthos is 800...8 010 ind/m<sup>2</sup>, the biomass – 3 980...5 600 mg/m<sup>2</sup>. Community, where larvae of chironomids are dominated, is formed in the Muravei river. The number and the biomass reach 34 010 ind/m<sup>2</sup> and 30 070 mg/m<sup>2</sup>. Communities, where mayflies of *Baetis* genus, stoneflies *Isoperla grammatica*, *Amphinemura borealis* and caddisflies *A. crymophila* and *Potamophylax latipennis* are dominated, are formed in small streams. The number of benthic fauna is 1 720 ind/m<sup>2</sup> and the biomass – 2 490 mg/m<sup>2</sup>.

**Key words:** The North Urals; the Rivers; the Bottom Invertebrates; the Communities.

### Введение

Горные реки крайнего северо-востока Пермского края относятся к числу водных объектов, малоизученных в гидробиологическом отношении. Это связано, прежде всего, со слабой хозяйственной освоенно-

стью этой территории, её значительной удаленностью от транспортных путей и, как следствие, недоступностью для регулярных посещений.

Первым источником, содержащим информацию о зообентоценозах водотоков бассейна Верхней Вишеры, является защищенная в 1984 г. курсовая работа студента 4-го курса биологического

факультета Пермского государственного университета А.А. Корионова, оформленная в виде научной статьи М.С. Алексевниной [Алексевнина, Корионов, 2006]. В ней приводятся результаты исследований донной фауны небольшого участка Вишеры и её притоков – р. Ниолс и Муравей, проведенных летом 1983 г.

В июне 1994 г., при проведении комплексных кадастровых исследований на территории Вишерского заповедника, на перекате р. Вишеры, близ устья р. Хальсории, была отобрана единственная проба зообентоса. Результаты её обработки (до уровня групп) опубликованы в монографии Е.А. Зиновьева и В.В. Семёнова [2013].

Летом этого же года в р. Верхней Вишере, Хальсории, Ниолсе и Мойве было отловлено 120 особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758). Анализ содержимого их желудков позволил существенно дополнить список водных беспозвоночных изучаемого региона [Зиновьев, Семёнов, 2013].

В июле и августе 2007 г. в бассейне Верхней Вишеры работали две научные экспедиции, в которых приняли участие сотрудники Вишерского заповедника и учёные Пермского государственного университета. Результатом их деятельности явились статьи А.Б. Крашенинникова с соавторами [Крашенинников и др., 2008; Крашенинников, Макаренко, 2009а, б]. В этих публикациях приводятся сведения об амфибиотических насекомых Вишерского заповедника – комарах-звонцах, подёнках, веснянках и ручейниках, анализируется зоогеографическая структура фауны, даётся оценка степени её изученности, подвергаются ревизии ранее опубликованные списки.

Другим итогом работы научных экспедиций 2007 г. явились публикации, освещающие структуру и количественные параметры донной фауны родников в долине р. Верхней Вишеры между устьями р. Муравей и Мойва [Паньков и др., 2008; Паньков, Крашенинников, 2012].

К настоящему времени таксономический состав донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры изучен сравнительно неплохо. Однако этого нельзя сказать о структуре населения и параметрах развития их сообществ. Между тем, учитывая первозданный облик природы этой заповедной территории, её ценность как эталона естественного состояния экосистем, означенные вопросы представляют исключительный интерес с точки зрения и теории, и практики.

### Природные условия

Вишера – один из горных (левых) притоков р. Камы, берет начало близ северо-восточной границы Пермского края, на западном склоне хр. Поясый камень (среди отрогов вершины Поримонгит-Ур) на высоте около 1000 м над ур. м., и впадает в главную реку на 958 км от ее устья. Длина Више-

ры составляет 415 км, средняя высота и площадь водосбора – 317 м и 31200 км<sup>2</sup> соответственно [Комлев, Черных, 1984].

Общепринятого членения Вишеры на участки не существует. В настоящей работе под верхним течением, или Верхней Вишерой, мы будем понимать участок реки от истока до устья р. Лыпы.

Бассейн Верхней Вишеры, по сравнению с другими территориями Пермского края, отличается суровостью природных условий. Его территория представляет собой горный ландшафт с амплитудами высот свыше 1000 м. Отдельные вершины достигают абсолютных отметок 1331 м (Ишерим), 1351 м (Муравьиный камень) и 1469 м (Тулымский камень). Донья и склоны долин покрыты лесами, представленными типичной горной елово-пихтовой тайгой с примесью сосны сибирской и лиственницы. Многие горные массивы поднимаются выше границы лесопроизрастания (600–700 м), их крутые склоны покрыты обширными осыпями, а на вершинах развиты альпийские луга и горные тундры.

По сравнению с другими районами Пермского края, климат Верхней Вишеры более холодный и влажный [Шкляев, Балков, 1963]. Здесь самая длинная, суровая и многоснежная зима, короткое, холодное и дождливое лето с частыми туманами. Годовые суммы осадков в долинах составляют 850–950 мм, на хребтах и вершинах гор достигая 1300–1600 мм. Средняя годовая температура воздуха, даже в межгорных и речных долинах, не превышает  $-2.0...-4.0^{\circ}\text{C}$ , понижаясь на  $0.5...0.7^{\circ}\text{C}$  с увеличением высоты местности на каждые 100 м [там же].

Бассейн Верхней Вишеры является областью интенсивного питания водотоков. Здесь, наряду с повышенными осадками и малым испарением, имеются особо благоприятные условия для стока воды – значительные уклоны земной поверхности и водоупорность слагающих ее пород – палеозойских известняков, серицитовых и кварцитовых сланцев [Химическая география..., 1967]. В силу этого, бассейн Верхней Вишеры отличается рекордно высокими модулями стока, достигающими 23 л/сек с 1 км<sup>2</sup> [Комлев, Черных, 1984] и располагает развитой речной сетью, густота которой превышает 0.6 м/км<sup>2</sup> [там же]. Для водотоков характерны большие уклоны, множество водопадов, порогов и перекатов. Течение рек бурное.

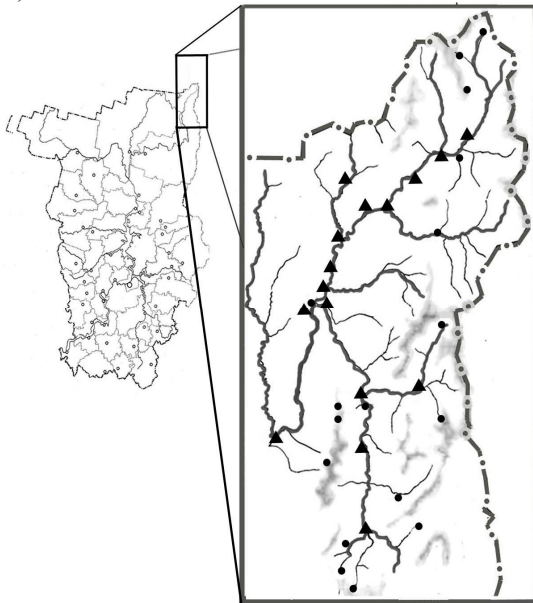
Среди особенностей гидрологического режима Верхней Вишеры следует отметить затяжное половодье, связанное с постепенным стаиванием снегов в горах, и частые летне-осенние дождевые паводки [Ресурсы..., 1967].

Специфика геологического строения бассейна Верхней Вишеры, большое количество атмосферных осадков и малая испаряемость находят отра-

жение в гидрохимическом режиме поверхностных вод. Они имеют низкую минерализацию (0.03–0.06 г/л) и гидрокарбонатно-кремнеземный состав, характерный для ультрапресных фаций [Химическая география..., 1967].

### Материал и методы

В основу настоящей публикации положены результаты обработки 43 количественных проб зообентоса, отобранных на участке р. Верхней Вишеры протяженностью около 60 км (от устья р. Хальсории до устья р. Лыпы), а также в её некоторых притоках летом 1995, 2000, 2007 и 2016 гг. (рисунок).



Район исследований

Треугольниками обозначены места отбора серий гидробиологических проб и имаго амфибиотических насекомых, кружками – пункты сбора имаго амфибиотических насекомых

Для наиболее полного выявления состава гидрофауны осуществлялись качественные сборы. Животные собирались вручную и пинцетом с извлеченных из воды камней, коряг, затопленных ветвей и стволов деревьев. Качественным обследо-

ваниям подвергались периферийные биотопы – прибрежные мелководья, ключи, родники, старицы. Всего собрано и обработано 26 качественных проб донной фауны.

С целью уточнения таксономического состава некоторых групп амфибиотических насекомых (поденок, веснянок и ручейников) отлавливались крылатые особи. Всего обработано 54 сбора имаго, просмотрено и идентифицировано до вида 632 экземпляра.

Отбор проб, их обработка и анализ материала выполнялись по предложенной нами [Паньков, 2000] методике.

Идентификация животных выполнялась по определителям О.А. Черновой [1964], Л.А. Жильцовой [1964, 2003], О.Л. Качаловой [1987], Н.Ю. Ключе [1997], В.Д. Иванова с соавторами [2001], В.А. Тесленко и Л.А. Жильцовой [2009]. Малощетинковые черви определены доцентом Е.В. Пресновой, личинки комаров-звонцов – доцентом И.В. Поздеевым.

В полевых исследованиях приняли участие Е.Ю. Крайнев, А.Б. Крашенинников, И.И. Кропачев, Н.С. Мазура, Н.В. Панькова, В.В. Семёнов, О.С. Старова, А.В. Югов. Мы выражаем им свою искреннюю признательность.

### Таксономический состав

В составе фауны донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры, согласно оригинальным и литературным данным, установлено 176 видов и форм (табл. 1).

Наиболее разнообразно представлены личинки комаров-звонцов, насчитывающие здесь 80 видов и форм. Богаты видами ручейники (25), подёнки (23) и веснянки (20). Среди прочих беспозвоночных зарегистрированы нехириноидные двукрылые (10), малощетинковые черви (6), жесткокрылые (5), двустворчатые (2) и брюхоногие (1) моллюски, а также турбеллярии (1), водяные клещи (1), стрекозы (1) и вислокрылки (1).

Таблица 1

Таксономический состав и географическое распространение донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры

Таксон	Источник	Географическое распространение
<b>КЛАСС TURBELLARIA</b>		
<i>Polycelis tenuis</i> Ijima, 1884	1	Палеарктика
<b>КЛАСС OLIGOCHAETA</b>		
<b>Семейство Enchytraeidae</b>		
<i>Enchytraeus</i> sp.	1	
<b>Семейство Lumbriculidae</b>		
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O.F. Mueller, 1773)	1, 2	Голарктика, Палеотропик
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede, 1862	2	Европа

Продолжение табл. 1

Таксон	Источник	Географическое распространение
<b>Семейство Naididae</b>		
<i>Nais barbata</i> O.F. Mueller, 1773	2	Голарктика
<i>Slavina appendiculata</i> (d'Udekem, 1855)	2	Голарктика, Палео- и Неотропис
<b>Семейство Tubificidae</b>		
<i>Limnodrilus</i> sp.	1	
<b>КЛАСС BIVALVIA</b>		
<i>Parasphaerium rectidens</i> (Starobogatov et Streletzkaja, 1967)	1	Сибирь, север Европы
<i>Pisidium amnicum</i> (Mueller, 1774)	2	Палеарктика
<b>КЛАСС GASTROPODA</b>		
<i>Ancylus fluviatilis</i> Mueller, 1774	1, 2	Европа, Западная Сибирь
<b>КЛАСС ARACHNIDA</b>		
<i>Hydracarina</i> indet.	1	
<b>КЛАСС INSECTA</b>		
<b>ОТРЯД ЕРHEMЕРOPTERA</b>		
<b>Семейство Siphonuridae</b>		
<i>Parameletus minor</i> Bengtsson, 1909	1, 3	Север Европы
<b>Семейство Ameletidae</b>		
<i>Ameletus inopinatus</i> Eaton, 1885	1, 3	Сибирь, север Европы
<b>Семейство Baetidae</b>		
<i>Baetis fuscatus</i> (Linnaeus, 1761)	1, 3	Палеарктика
<i>Baetis inexpectatus</i> (Tshernova, 1928)	1, 3	Европа
<i>Baetis lapponica</i> (Bengtsson, 1912)	1, 3	Север Европы
<i>Baetis muticus</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2, 3	Палеарктика
<i>Baetis rhodani</i> (Pictet, 1845).	1, 3	Европа
<i>Baetis scambus</i> Eaton, 1870.	1, 3	Европа
<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1830	1, 3	Палеарктика
<i>Cloeon bifidum</i> Bengtsson, 1912	1, 3	Палеарктика
<i>Cloeon luteolum</i> (Mueller, 1776)	1, 2, 3	Палеарктика
<i>Cloeon</i> sp.	6	
<b>Семейство Heptageniidae</b>		
<i>Cinygma lyriformis</i> (McDunnough, 1924)	1, 3	Сибирь, север Европы, Аляска
<i>Ecdyonurus aurantiacus</i> (Burmeister, 1839)	1, 3	Европа
<i>Ecdyonurus joernensis</i> Bengtsson, 1909	1, 3	Палеарктика
<i>Heptagenia coeruleans</i> Rostock, 1878	1, 3	Европа
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Mueller, 1776)	1, 2, 3	Палеарктика
<i>Heptagenia</i> sp.	6	
<b>Семейство Ephemeridae</b>		
<i>Ephemera lineata</i> Eaton, 1870	1, 3	Европа
* <i>Ephemera danica</i> Muller, 1764	1	Европа
<i>Ephemera</i> sp.	6	
<b>Семейство Caenidae</b>		
<i>Caenis rivulorum</i> Eaton, 1884	1, 3	Палеарктика
<b>Семейство Leptophlebiidae</b>		
<i>Habrophlebia lauta</i> McLachlan, 1884	1, 3	Европа
<i>Leptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	1	Европа, Западная Сибирь
<b>Семейство Ephemerellidae</b>		
<i>Ephemerella aurivillii</i> Bengtsson, 1908	1, 3	Сибирь, север Европы, Аляска
<i>Ephemerella mucronata</i> (Bengtsson, 1909)	1, 3	Голарктика
<b>ОТРЯД ODonATA</b>		
<b>Семейство Libellulidae</b>		
<i>Sympetrum vulgatum</i> (Linnaeus, 1758)	1	Палеарктика
<b>ОТРЯД PLECOPTERA</b>		
<b>Семейство Perlodidae</b>		
<i>Arcynopteryx compacta</i> (McLachlan, 1872)	1, 3	Голарктика
<i>Diura bicaudata</i> (Linnaeus, 1758)	1, 3	Голарктика
<i>Diura nanseni</i> (Kempny, 1900)	1, 2, 3	Голарктика

Продолжение табл. 1

Таксон	Источник	Географическое распространение
<i>Isoperla grammatica</i> (Poda, 1761)	1, 3	Европа
<i>Isoperla obscura</i> (Zetterstedt, 1840)	1, 2, 3	Палеарктика
<b>Семейство Chloroperlidae</b>		
<i>Isoptena serricornis</i> (Pictet, 1841)	1, 3	Север Европы
<i>Siphonoperla burmeisteri</i> (Pictet, 1839)	1, 3	Европа
<i>Chloroperlidae</i> indet.	2, 6	
<b>Семейство Nemouridae</b>		
<i>Amphinemura borealis</i> (Morton, 1894)	1, 3	Палеарктика
<i>Amphinemura standfussi</i> (Ris, 1894)	1, 3	Палеарктика
<i>Nemoura arctica</i> Esben-Petersen, 1910	1, 3	Голарктика
<i>Nemoura avicularis</i> Morton, 1894	1, 2	Палеарктика
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)	1, 2, 3	Палеарктика
<i>Nemoura flexuosa</i> Aubert, 1949	1, 3	Европа
<i>Nemurella pictetii</i> Klapalek, 1898	1, 3	Палеарктика
<i>Protonemura intricata</i> (Ris, 1902)	1, 3	Европа
<b>Семейство Capniidae</b>		
* <i>Mesocapnia variabilis</i> (Klapalek, 1920)	1	Сибирь, север Европы, Аляска
<i>Capnopsis schilleri</i> (Rostock, 1892)	1	Европа
<b>Семейство Leuctridae</b>		
<i>Leuctra digitata</i> Kempny, 1899	1, 3	Европа
<i>Leuctra fusca</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2, 3	Палеарктика
<i>Leuctra hippopus</i> Kempny, 1899	1, 3	Европа
<i>Leuctra</i> sp.	6	
<b>ОТРЯД TRICHOPTERA</b>		
<b>Семейство Rhyacophilidae</b>		
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840	1, 2, 3	Европа
<b>Семейство Glossosomatidae</b>		
<i>Agarpetus ochripes</i> Curtis, 1834	1, 3	Европа
<i>Glossosoma intermedia</i> (Klapalek, 1892)	1, 3	Палеарктика
<b>Семейство Polycentropodidae</b>		
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	1, 3	Палеарктика
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pictet, 1834	1, 2, 3	Палеарктика
<b>Семейство Arctopsychidae</b>		
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	1, 2, 3, 6	Сибирь, север Европы
<b>Семейство Hydropsychidae</b>		
<i>Hydropsyche nevae</i> (Kolenati, 1858)	1, 3	Сибирь, север Европы
<b>Семейство Phryganeidae</b>		
<i>Agrypnia obsoleta</i> (Hagen, 1859)	1, 3	Палеарктика
<i>Semblis phalaenoides</i> (Linnaeus, 1758)	1, 3	Палеарктика
<b>Семейство Sericostomatidae</b>		
<i>Notidobia ciliaris</i> (Linnaeus, 1761)	1	Европа
<i>Sericostoma personatum</i> (Kirby et Spence, 1826)	1, 3	Европа
<i>Sericostomatidae</i> indet.	6	
<b>Семейство Leptoceridae</b>		
<i>Athripsodes albifrons</i> (Linnaeus, 1758)	1, 3	Европа
<b>Семейство Brachycentridae</b>		
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	1, 2	Палеарктика
<i>Micrasema gelidum</i> McLachlan, 1876	1, 3	Сибирь, север Европы
<b>Семейство Lepidostomatidae</b>		
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	1, 2	Палеарктика
<b>Семейство Apataniidae</b>		
<i>Apatania stigmatella</i> (Zetterstedt, 1840)	1, 3	Сибирь, север Европы
<i>Apatania crymophila</i> McLachlan, 1880	1	Сибирь, север Европы
<i>Apatania</i> sp.	6	
<b>Семейство Limnephilidae</b>		
<i>Anabolia brevipennis</i> Curtis, 1834	1, 3	Палеарктика

Продолжение табл. 1

Таксон	Источник	Географическое распространение
<i>Anabolia furcata</i> Brauer, 1857	1, 3	Палеарктика
<i>Asynarchus lapponicus</i> Zetterstedt, 1840	1, 3	Сибирь, север Европы
<i>Halesus digitatus</i> Schrank, 1781	1, 3	Европа, Западная Сибирь, Алтай
<i>Halesus radiatus</i> (Curtis, 1834)	1, 3	Палеарктика
<i>Halesus tessellatus</i> Rambur, 1842	1, 3	Палеарктика
<i>Limnephilus rhombicus</i> (Linnaeus, 1758)	1, 3	Голарктика
<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)	1, 6	Палеарктика
<b>ОТРЯД MEGALOPTERA</b>		
<i>Stalis fuliginosa</i> Pictet, 1836	1	Палеарктика
<b>ОТРЯД DIPTERA</b>		
<b>Семейство Athericidae</b>		
<i>Atherix ibis</i> (Fabricius, 1798)	1, 2	Палеарктика
<b>Семейство Chironomidae</b>		
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linne, 1758)	2	Палеарктика
<i>Boreochlus thienemanni</i> Edwards, 1938	4	Палеарктика
<i>Brillia flavifrons</i> (Johannsen, 1905)	4	Голарктика
<i>Bryophaenocladus ictericus</i> (Meigen, 1830)	4	Европа
<i>Chaetocladus binotatus</i> (Lindstrom, 1915)	4	Палеарктика
<i>Chaetocladus grandilobus</i> Brundin, 1956	4	Голарктика
<i>Chaetocladus laminatus</i> Brundin, 1947	4	Палеарктика
<i>Chaetocladus suecicus</i> (Kieffer, 1916)	4	Европа
<i>Corynoneura arctica</i> Kieffer, 1923	4	Палеарктика
<i>Corynoneura fitkai</i> Shlee, 1968	4	Палеарктика
<i>Corynoneura lobata</i> Edwards, 1924	4	Голарктика
<i>Corynoneura minuscula</i> Brundin, 1949	4	Палеарктика
<i>Corynoneura prima</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006	4	Сибирь
<i>Corynoneura</i> sp.	2	
<i>Cricotopus</i> gr. <i>algarum</i> (Kieffer, 1911)	6	Палеарктика
<i>Cricotopus annulator</i> Goetghebuer, 1927	4	Голарктика
<i>Cricotopus fuscus</i> (Kieffer, 1909)	6	Палеарктика
<i>Cricotopus septentrionalis</i> Hirvenoja, 1973	4	Палеарктика
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> (Fabricius, 1794)	2	Голарктика
<i>Cricotopus similis</i> Goetghebuer, 1921	4	Европа
<i>Cricotopus tibialis</i> (Meigen, 1804)	4	Голарктика
<i>Cricotopus tremulus</i> (Linnaeus, 1758)	4	Голарктика
<i>Diamesa tonsa</i> (Haliday, 1856)	4	Европа
<i>Eukiefferiella boevrensis</i> Brundin, 1956	4	Палеарктика
<i>Eukiefferiella breviceps</i> (Kieffer, 1911)	4	Палеарктика
<i>Eukiefferiella claripennis</i> (Lundbeck, 1898)	4	Голарктика
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>devonica</i> (Edwards, 1929)	4	Голарктика
<i>Eukiefferiella gracei</i> (Edwards, 1929)	6	Палеарктика
<i>Eukiefferiella minor</i> (Edwards, 1929)	4	Европа
<i>Hydrobaenus fusistilus</i> (Goetghebuer, 1933)	4	Сибирь, север Америки
<i>Krenosmittia novokshonovi</i> Krasheninnikov et Makarchenko, 2009	4, 5	Бассейн Верхней Вишеры
<i>Limnophyes aagaardi</i> Sether, 1990	4	Палеарктика
<i>Limnophyes asquamatus</i> Sogaard et Andersen, 1937	4	Голарктика
<i>Limnophyes bidumus</i> Sether, 1990	4	Европа
<i>Limnophyes brachytomus</i> (Kieffer, 1922)	4	Голарктика
<i>Limnophyes edwardsi</i> Sether, 1990	4	Палеарктика
<i>Limnophyes eltoni</i> (Edwards, 1922)	4	Голарктика
<i>Limnophyes margaretae</i> Sether, 1975	4	Сибирь, север Америки
<i>Limnophyes minimus</i> (Meigen, 1818)	4	Голарктика
<i>Limnophyes natalensis</i> (Kieffer, 1914)	4	Голарктика
<i>Limnophyes schnelli</i> Sether, 1990	4	Палеарктика
<i>Limnophyes visheraensis</i> Krasheninnikov et Makarchenko, 2009	4, 5	Бассейн Верхней Вишеры
<i>Metriocnemus fuscipes</i> (Meigen, 1818)	4	Голарктика

Продолжение табл. 1

Таксон	Источник	Географическое распространение
<i>Micropsectra</i> gr. <i>junci</i> (Meigen, 1818)	1	Палеарктика
<i>Microtendipes</i> gr. <i>pedellus</i> (De Geer, 1776)	6	Палеарктика
<i>Orthocladius</i> sp.	4, 6	
<i>Paracladius quadrinodosus</i> Hirvenoja, 1973	4	Голарктика
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer, 1913)	2	Европа
<i>Paracricotopus</i> sp.	4	
<i>Parakiefferiella bathophila</i> (Kieffer, 1912)	2, 4	Голарктика
<i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieffer, 1924)	2	Европа
<i>Paratrithochladius skirwithensis</i> (Edwards, 1929)	4	Голарктика
<i>Polypedilum exectum</i> Kieffer, 1915	2	Палеарктика
<i>Polypedilum sordens</i> (Van der Wulp, 1874)	2	Голарктика
<i>Pothastia longimana</i> (Kieffer, 1922)	2	Голарктика
<i>Prodiamesa olivacea</i> Meigen, 1818	1	Палеарктика
<i>Psectrocladius obvius</i> (Walker, 1856)	4	Голарктика
<i>Pseudodiamesa branickii</i> (Novicki, 1873)	4	Голарктика
<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>nivosa</i> (Goetghebuer, 1928)	1	Палеарктика
<i>Pseudorthocladius curvistilus</i> (Goetghebuer, 1921)	4	Голарктика
<i>Pseudosmittia angusta</i> (Edwards, 1929)	4	Палеарктика
<i>Pseudosmittia mathildae</i> Albu, 1968	4	Палеарктика
<i>Pseudosmittia obtusa</i> Strenzke, 1960	4	Европа
<i>Pseudosmittia oxoniana</i> (Edwards, 1922)	4	Голарктика
<i>Rheocricotopus</i> gr. <i>atripes</i> (Kieffer, 1913)	2	Палеарктика
<i>Rheocricotopus effusus</i> (Walker, 1856)	4	Голарктика
<i>Smittia akanduodecima</i> Sasa et Kamimura, 1987	4	Сибирь
<i>Smittia extrema</i> (Holmgren, 1869)	4	Голарктика
<i>Smittia nudipennis</i> (Goetghebuer, 1913)	4	Европа
<i>Smittia pratorum</i> (Goetghebuer, 1927)	4	Голарктика
<i>Smittia seiryuwexea</i> Sasa, Suzuki et Sakai, 1998	4, 5	Сибирь
<i>Smittia</i> sp.	2	
<i>Stilocladius intermedius</i> Wang, 1998	4	Сибирь
<i>Tanytarsus</i> sp.	2	
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>clavicornis</i> Kieffer, 1911	2	Палеарктика
<i>Thienemanniella chuzeduodecimus</i> Sasa, 1984	4	Сибирь
<i>Thienemanniella majuscula</i> (Edwards, 1924)	4	Голарктика
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i> (Fries, 1823)	2, 6	Палеарктика
<i>Tokunagaia rectangularis</i> (Goetghebuer, 1927)	4	Палеарктика
<i>Tokunagaia scutellata</i> (Brundin, 1956)	4	Север Европы
<i>Twetenia</i> sp.	4	
<i>Zalutschia tatica</i> (Pagast, 1935)	4	Голарктика
<b>Семейство Simuliidae</b>		
<i>Simuliidae</i> indet.	1, 2	
<b>Limoniidae</b>		
<i>Antocha vitripennis</i> (Meigen, 1830)	1	Север Европы
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	1	Европа
<i>Eloeophila maculata</i> (Meigen, 1804)	1	Европа, Малая Азия, Казахстан
<i>Hexatoma</i> sp.	1	Европа
<b>Tipulidae</b>		
<i>Tipulidae</i> indet.	1	
<b>Tabanidae</b>		
<i>Tabanidae</i> indet.	1	
<b>Ceratopogonidae</b>		
<i>Ceratopogonidae</i> indet.	1	
<b>Psychodidae</b>		
<i>Psychodidae</i> indet.	1	

Окончание табл. 1

Таксон	Источник	Географическое распространение
<b>ОТРЯД COLEOPTERA</b>		
<b>Семейство Elmidae</b>		
<i>Elmis</i> sp.	1	
<i>Limnius</i> sp.	1	
<i>Elmidae</i> indet.	2	
<b>Семейство Dytiscidae</b>		
<i>Platambus maculatus</i> Linnaeus, 1758	1	Палеарктика
<i>Dytiscidae</i> indet.	1, 6	
<b>Семейство Haliplidae</b>		
<i>Haliplidae</i> indet.	6	

Примечания: 1 – оригинальные данные; 2 – Алексеева, Корионов, 2006; 3 – Крашенинников и др., 2008; 4 – Крашенинников, Макаренко, 2009а; 5 – Крашенинников, Макаренко, 2009б; 6 – Зиновьев, Семёнов, 2013. Звёздочкой (\*) отмечены виды, указываемые впервые для Пермского края.

Два вида, подёнка *Ephemera danica* Muller, 1764 и веснянка *Mesocapnia variabilis* (Klapalek, 1920), указываются впервые для Пермского края.

Часть таксонов, указанных для бассейна Верхней Вишеры в литературе [Алексеева, Корионов, 2006; Зиновьев, Семёнов, 2013], нами не обнаружены. Таковы поденки *Siphonurus lacustris* Eaton, 1870, *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius, 1783), *Palingenia* sp. и *Ephemerella ignita* (Poda, 1761), веснянки *Perla* sp., *Xanthoperla apicalis* (Newman, 1836), *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus, 1758), *Capnia atra* Morton, 1896 и *Capnia bifrons* Newman, 1839, ручейники *Chaetopterygopsis maclachlani* Stein, 1874, *Chaetopteryx* sp., *Drusus* sp., *Dicosmoecus palatus* McLachlan, 1872, *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834) и *Goera pilosa* (Fabricius, 1775).

Мы считаем, что эти виды были идентифицированы либо ошибочно, либо их определения ненадёжны и требуют подтверждения.

Так, явно ошибочной следует признать идентификацию веснянок *Perla* sp., обнаруженных в составе рациона вишерского хариуса Е.А. Зиновьевым и В.В. Семёновым [2013], и ручейников *Drusus* sp., указанных для р. Ниолс М.С. Алексеевиной и А.А. Корионовым [2006]. Дело в том, что, несмотря на многолетнюю работу квалифицированных специалистов, на Урале и сопредельных территориях эти таксоны ни разу не отмечались. Ближайшие находки представителей семейства Perlidae на западе относятся к Прибалтике и Карпатам, а на востоке – к Алтаю и Восточной Сибири [Тесленко, Жильцова, 2009]. По-видимому, как *Perla* были определены габитуально похожие на них веснянки семейства Perlodidae, массовые в водотоках бассейна Вишеры. Примечательно, что представители семейства Perlodidae в работе Е.А. Зиновьева и В.В. Семёнова [2013], как компонент питания вишерского хариуса, не упоминаются.

Что касается рода *Drusus*, то эти ручейники на территории России до сих пор не были известны за пределами Кавказа [Ivanov, 2011]. Опыт проведе-

ния лабораторных занятий в рамках «Большого практикума по гидробиологии» показывает, что студенты, пользуясь ключами «Определителя...» [1977], применявшегося М.С. Алексеевиной и А.А. Корионовым [2006], часто идентифицируют как *Drusus* разных представителей семейства Limnephilidae. Это объясняется выбором в данном источнике крайне неудачного признака для опознавания рода *Drusus* – резкого поперечного рубца на пронотуме, в менее выраженном виде присутствующем и у других лимнефилид.

Определения ряда видов из вышеприведённого списка недостоверны по той причине, что они могут быть надёжно идентифицированы только по признакам имаго самцов.

Так, поденки *S. lacustris* принадлежат к группе видов *Siphonurus* s.str., в личиночной стадии не отличимых друг от друга. В Пермском крае, наряду с *S. lacustris*, встречается еще один представитель этой группы – *Siphonurus aestivalis* Eaton, 1903 [Паньков, 2007].

Более того, вызывает серьезные сомнения правильность идентификации этих личинок даже до семейства. Нимфы Siphonuridae обитают в стоячих и слабопроточных водоемах; в руслах водотоков они встречаются крайне редко и только в прибрежье, среди зарослей высшей водной растительности. Отмеченный М.С. Алексеевиной и А.А. Корионовым [2006] факт обитания сифлонурид на перекатах горных рек, да еще и в массовом количестве, находится в резком противоречии с их экологическими предпочтениями.

Возможно, как *S. lacustris* были определены обычные в Вишере и ее притоках личинки *Baetis* s.str., по окраске и форме тела отдаленно похожие на сифлонурид; в этой связи отсутствие *Baetis* s.str. в опубликованном М.С. Алексеевиной и А.А. Корионовым списке представляется симптоматичным.

Личинки поденок *H. fuscogrisea* могут быть идентифицированы достаточно надежно, однако некоторые обстоятельства все же заставляют усом-



ниться в правильности их определения. Эти насекомые характеризуются как фитофильные формы, избегающие быстрого течения, поэтому присутствие их в составе доминантного комплекса зообентоценозов плесов и перекатов горной р. Ниолс [см.: Алексеевнина, Корионов, 2006] представляется маловероятным. Возможно, как *H. fuscogrisea* были идентифицированы широкожаберные личинки *E. joernensis*, достаточно обычные в реках Уральской горной страны [Паньков, 2007].

Такая ошибка представляется тем более вероятной, что описание сибирского вида *E. joernensis* в Определителе... [1977], ориентированном на европейскую фауну, отсутствует.

Несмотря на наличие чётких диагностических признаков, большие сомнения вызывает правильность идентификации подёнок рода *Palingenia*, отмеченных в питании хариуса Верхней Вишеры [Зиновьев, Семёнов, 2013]. Эти насекомые с роющей личинкой обитают в крупных равнинных реках с мягкими грунтами, и их присутствие в горных водотоках представляется маловероятным.

Анализ опубликованных данных заставляет критически отнестись к указанию для бассейна Верхней Вишеры и подёнок *E. ignita*. Специалист, пользующийся Определителем... [1977], фактически обречён на ошибку – опознать как *E. ignita* других представителей рода, имеющих основную часть ареала в Сибири – молодых личинок *E. mucronata* и *E. aurivillii*, не описанных в данном источнике. В этом убеждает и тот факт, что М.С. Алексеевнина и А.А. Корионов [2006] указывают *E. ignita* как вид, массовый во всех обследованных водотоках, в то время как действительно массовые на Северном Урале *E. aurivillii* и *E. mucronata*, в списке отсутствуют.

Среди веснянок из Capniidae и Chloroperlidae по личинкам невозможно различить даже некоторые широко распространенные роды (например, *Capnia* и *Mesocapnia*, *Xanthoperla* и *Siphonoperla*), не говоря уже о составляющих их видах [Жильцова, 2000]. Поэтому мы сочли необходимым исключить из списков энтомофауны р. Верхней Вишеры редкий для Прикамья вид *X. apicalis*, достоверные находки которого до сих пор ограничены одним экземпляром имаго из бассейна Верхней Камы [Паньков, 2004], и оба вида рода *Capnia* – *C. atra* и *C. bifrons*.

Что касается веснянок рода *Capnia*, то это весьма обычные для Прикамья формы (особенно *C. atra*). Однако некоторые обстоятельства заставляют усомниться в правильности идентификации этих насекомых даже до рода. Дело в том, что их нимфы развиваются преимущественно в холодное время года, а вылет имаго происходит весной и в начале лета [Тесленко, Жильцова, 2009]. Таким образом, указание веснянок рода *Capnia* как форм, массово представленных в бентосе в середине лета [Алексеевнина, Корионов, 2006], находится в про-

тиворечии с их фенологией. По нашим данным, в бассейне Верхней Вишеры водится другой представитель семейства, *Mesocapnia variabilis* (Klapalek, 1920), вылетающий в конце лета – начале осени [Тесленко, Жильцова, 2009].

Определённые сомнения вызывает и присутствие веснянок *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus, 1758), отмеченных Е.А. Зиновьевым и В.В. Семёновым [2013] в питании хариуса как *Taeniopteryx sp.* (на Урале водится только *T. nebulosa*). Вообще говоря, этот вид по личинке при наличии элементарного опыта идентифицируется достаточно надёжно, но есть обстоятельства, заставляющие отнестись к информации о присутствии его на изучаемой территории с недоверием.

Дело в том, что веснянки *T. nebulosa* обитают, главным образом, в крупных реках равнин и предгорий. Поэтому сведения о нахождении этих насекомых в горной Вишере вступают в противоречие с широко известными представлениями об их экологии. Возможно, как *Taeniopteryx* были определены более реофильные представители того же семейства, веснянки *Rhabdiopteryx acuminata* Klapalek, 1905, известные из Средней Вишеры [Паньков, 2004], или, что тоже вероятно, какие-то габитуально похожие на Taeniopterygidae представители семейства Nemouridae.

Из списков ручейников Верхней Вишеры должен быть исключен *C. maclachlani*, указанный для этой территории М.С. Алексеевиной и А.А. Корионовым [2006]. Так, ближайшие достоверные находки генетически сибирского *C. maclachlani* относятся к Полярному Уралу [Pan'kov, Krasheninnikov, 2016]. Это заставляет отнестись к сведениям об их присутствии в составе трихoptерофауны Прикамья с известной осторожностью. К тому же, эти ручейники принадлежат к семейству Limnephilidae – таксону, признанному систематиками одной из наиболее проблематичных групп Trichoptera. В силу того, что преимагинальные стадии ассоциированы менее чем для половины описанных видов лимнефилид, а используемые определительные таблицы часто построены на неадекватных признаках, весьма неполны и содержат много ошибок, среди ручейников Limnephilidae по личинкам невозможно различить даже некоторые обычные роды [Иванов, Григоренко, 1997]. Таким образом, ошибочное указание *C. maclachlani* для изучаемого региона весьма вероятно.

По этой же причине не могут считаться достоверными определения *D. palatus* и *Chaetopteryx sp.*, отмеченные в питании хариуса Верхней Вишеры [Зиновьев, Семёнов, 2013], хотя их присутствие в составе трихoptерофауны этой территории вполне возможно. Так, палеарктический *D. palatus* известен из республики Коми и Башкирии, а виды рода *Chaetopteryx* встречаются на всём протяжении Урала, исключая его приполярные и полярные районы [Pan'kov, Krasheninnikov, 2016]. Тем не менее, обсуждаемые виды могут быть включены в

списки трихoptерофауны Верхней Вишеры только после подтверждения этих находок по взрослым стадиям.

Ручейники *H. pellucidula* отмечены М.С. Алексевниной и А.А. Корионовым [2006] в составе зообентоса Верхней Вишеры, и Е.А. Зиновьевым и В.В. Семёновым [2013] в питании вишерского хариуса. Эти насекомые принадлежат к числу массовых элементов трихoptерофауны Пермского края [Паньков, 2000], однако в бассейне Верхней Вишеры они до сих пор не регистрировались. Здесь водится другой представитель рода – *Hydropsyche nevae* (Kolenati, 1858), имеющий основную часть ареала в Сибири. Описание *H. nevae* в Определителе... [1977] отсутствует, а принятая в нем система признаков не позволяет отличить его от других темноокрашенных гидропсихид, поэтому ошибочная идентификация этого вида как *H. pellucidula* вполне вероятна. В этой связи кажется симптоматичным, что действительно массовый в Вишере *H. nevae* в цитированных работах вообще не фигурирует.

Е.А. Зиновьевым и В.В. Семёновым в питании хариуса Верхней Вишеры отмечены ручейники *Goera* sp. Учитывая, что в Европе водится лишь *G. pilosa*, а ближайшие находки других представителей рода относятся к Прибайкалью, Центральной Сибири и Дальнему Востоку [Ivanov, 2011], речь может идти только о *G. pilosa*. Однако этот вид населяет преимущественно водотоки равнин и предгорий, избегая бурного течения, и его обнаружение в горной реке Северного Урала представляется сомнительным. Примечательно, что *G. pilosa*, несмотря на значительный объём материалов по фауне ручейников, находящихся в руках специалистов, в бассейне Вишеры никогда не отмечался. Не известен он и из р. Щугор (Северный Урал, республика Коми), в фаунистическом отношении изученной весьма основательно [Шубина, 2006].

Из списка амфибиотических насекомых бассейна Верхней Вишеры исключены несколько видов хирономид. Из них три вида, *Eukiefferiella quadridentata* Tshernovskij, 1949, *Limnophyes septentrionalis* Tshernovskij, 1949 и *Limnophyes transcaucasicus* Tshernovskij, 1949, отмеченные М.С. Алексевниной и А.А. Корионовым [2006], в официальных списках зоологической номенклатуры не значатся. Биномены, которыми обозначены эти виды, представляют собой «сомнительные названия» (*nomina nuda*), и что за ними скрывается на самом деле, в настоящее время понять невозможно [Ashe, O'Connor, 2012]. Так, под биноменом *E. quadridentata* в своё время фигурировали представители родов *Eukiefferiella*, *Twetenia* и *Tokunagaia* [там же]. Под биноменами *L. septentrionalis* и *L. transcaucasicus* могут быть означены не только представители рода *Limnophyes*, но и некоторые другие ортокладины.

Такие виды, как *Corynoneura celeripes* Winner, 1852 и *Smittia nana* Sychova, 1955, в стадии личин-

ки неотличимы от других представителей соответствующих родов и могут быть идентифицированы только по признакам имаго самцов. Поэтому в списке хирономид Верхней Вишеры мы оставляем *Corynoneura* sp. и *Smittia* sp.

М.С. Алексевнина и А.А. Корионов [2006] указывают для Верхней Вишеры и её притоков хирономид *Tanytarsus* gr. *gregarius* Kieffer, 1909 и *Tanytarsus usmaensis* Pagast, 1931. Поскольку личинки известны далеко не для всех видов, а некоторые из них, к тому же, в этой стадии не различаются [Макарченко, 1999], мы исключаем их из списка, оставляя *Tanytarsus* sp.

Некоторые таксоны, указанные в опубликованных источниках, к настоящему времени фигурируют под другими названиями.

Так, Е.А. Зиновьевым и В.В. Семёновым [2013] в питании вишерского хариуса отмечены подёнки рода *Centroptilum*, ручейники *Stenophylax stellatus* Curtis, 1834 и хирономиды *Cricotopus biformis* Edwards, 1929. Подёнки *Centroptilum* теперь фигурируют в составе рода *Cloeon* в ранге подрода [Клюге, 1997]. Биномен *S. stellatus* признан синонимом *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834) [Ivanov, 2011], а *C. biformis* теперь фигурирует под научным названием *Cricotopus fuscus* (Kieffer, 1909) [Ashe, O'Connor, 2012].

Этими же авторами для рациона хариуса указаны *Microtendipes* gr. *chloris* (Meigen, 1818) и *Eukiefferiella longicalcar* (Kieffer, 1911). В настоящее время первый рассматривается в составе группы видов *Microtendipes* gr. *pedellus* (De Geer, 1776), в стадии личинки не различимых [Макарченко, 1999], а второй биномен признан младшим синонимом *Eukiefferiella gracei* (Edwards, 1929) [Ashe, O'Connor, 2012].

## Зоогеографическая структура

Фауна донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры складывается из элементов с различным географическим распространением (см. табл. 1).

Её основу (61.7% совокупного объёма) образует группа широкоареальных видов. Из них наибольшее значение имеют элементы с палеарктическим типом ареалов (37.8%). На долю видов с голарктическим распространением приходится 22.6%. Два вида (1.3%) являются полирегиональными; это малощетинковые черви *Lumbriculus variegatus* (O.F. Mueller, 1773) и *Slavina appendiculata* (d'Udekem, 1855).

Некоторые из видов с голарктическим типом ареала приурочены к высоким широтам. Таковы циркумполярные *Diura nanseni* (Kempny, 1900) и *Nemoura arctica* Esben-Petersen, 1910.

Существенный вклад в сложение фауны вносят западные палеаркты (25.7%). Большая часть их (23.2%) в своём распространении ограничена Европой; для них Урал является восточной окраиной

ареалов. Некоторые из этих видов приурочены к северным областям Европы. Таковы подёнки *Parameletus minor* Bengtsson, 1909 и *Baetis lapponicus* (Bengtsson, 1912), веснянки *Isoptena serricornis* (Pictet, 1841), хирономиды *Tokunagaia scutellata* (Brundin, 1956) и лимонииды *Antocha vitripennis* (Meigen, 1830). Для одного из этих видов, подёнок *B. lapponicus*, Верхняя Вишера является юго-восточным форпостом области сплошного распространения.

Некоторые представители западно-палеарктического комплекса, имея основную часть ареала в Европе, заходят на восток дальше Уральской горной страны, достигая при этом разных рубежей. Так, брюхоногие моллюски *Ancylus fluviatilis* Mueller, 1774 и подёнки *Leptophlebia submarginata* (Stephens, 1835) населяют водотоки Западной Сибири, двукрылые *Eloephila maculata* (Meigen, 1804) встречаются в Малой Азии и Казахстане, ручейники *Halesus digitatus* Schrank, 1781 проникают до Алтая.

Определённую роль в зоогеографической структуре фауны играют элементы восточно-палеарктического комплекса, имеющие основную часть ареала в Сибири. На их долю приходится 11.3% её объёма. Для некоторых из них Урал служит западной границей ареалов. Таковы хирономиды *Corynoneura prima* Makarchenko et Makarchenko, 2006, *Hydrobaenus fusistilus* (Goetghebuer, 1933), *Limnophyes margaretae* Sether, 1975, *Smittia akanduodecima* Sasa et Kamimura, 1987, *Smittia seiryuwexea* Sasa, Suzuki et Sakai, 1998, *Stilocladius intermedius* Wang, 1998 и *Thienemanniella chuzeduodecimimus* Sasa, 1984.

Некоторые восточные палеаркты, перевалив Урал, проникают более или менее далеко в Европу по её северным территориям. Часть из них, такие, как веснянка *M. variabilis*, в своём движении на запад останавливаются на рубеже Тимана. Другие – подёнка *Cinygma lyriformis* (McDunnough, 1924) и ручейник *Apatania cymophila* McLachlan, 1880 – достигают Кольского полуострова. Третьи – двусторчатый моллюск *Parasphaerium rectidens* (Starobogatov et Streletzkaja, 1967), подёнка *E. aurivillii*, ручейник *A. ladogensis*, *H. nevae*, *Micrasema gelidum* McLachlan, 1876 и *Apatania stigmatella* (Zetterstedt, 1840) – идут на запад вплоть до Скандинавии.

Из числа восточных палеарктов наиболее обширную европейскую часть ареала имеют подёнки *Ameletus inopinatus* Eaton, 1885 и *Asynarchus lapponicus* Zetterstedt, 1840. Эти насекомые, помимо северной полосы, встречаются также в горах Центральной Европы, демонстрируя в пределах Западной Палеарктики ареал арктоальпийского типа.

Для ряда представителей циркумполярного голарктического и восточно-палеарктического зоогеографических комплексов, подёнки *A. inopinatus*, веснянок *N. arctica* и *M. variabilis* и ручейника *A.*

*lapponicus*, бассейн Верхней Вишеры служит южным форпостом их сплошного распространения на севере Европы

Из числа элементов фауны донных беспозвоночных Верхней Вишеры исключительно узкими ареалами характеризуются два вида хирономид (1.3%), *Krenosmittia novokshonovi* Krashennnikov et Makarchenko, 2009 и *Limnophyes visheraensis* Krashennnikov et Makarchenko, 2009, до сих пор не известные за пределами этой территории.

Таким образом, для фауны донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры характерна значительная доля широкоареальных форм, сравнительно небольшое участие элементов западно-палеарктического зоогеографического комплекса и весьма заметная роль восточных палеарктов. Эти особенности в той или иной мере характерны для гидрофауны Урала в целом и отражают историю её становления.

Судя по гетерогенному и малоспецифическому зоогеографическому составу и преобладанию широкоареальных форм, гидрофауна Урала очень молода и имеет типичный аллохтонный характер [Паньков, 2000]. Причём в бассейне Верхней Вишеры эти черты выражены в существенно большей степени, чем на остальной территории Прикамья. Учитывая особенности географического положения и климата бассейна Верхней Вишеры, это представляется вполне закономерным. Так, удалённость от европейских генетических центров и суровость климата обуславливает относительную бедность гидрофауны Верхней Вишеры сравнительно теплолюбивыми элементами западно-палеарктического зоогеографического комплекса, а близость к североευропейскому фаунистическому коридору, служившему миграционным путём для генетически сибирских элементов, объясняет существенную роль последних в её составе.

В то же время среди элементов гидрофауны Верхней Вишеры присутствуют два эндемичных вида хирономид, что может интерпретироваться как необычное для гидрофауны Урала явление, придающее ей черты автохтонности. Это представляется тем более вероятным, что именно для хирономид, в отличие от других групп амфибиотических насекомых, отмечается наибольшее таксономическое разнообразие в высоких широтах [Крашенинников, 2011], что наводит на мысли об их склонности к интенсивному видообразованию в послеледниковое время. С другой стороны, учитывая слабую изученность фаун хирономид на обширных территориях Палеарктики, нельзя исключить и вероятность обнаружения этих видов далеко за пределами Урала.

По своему таксономическому составу фауна донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры занимает положение, промежуточное между фаунами бассейна Печоры и остальной части бассейна р. Камы (несколько ближе к бассейну р. Пе-

чоры). Так, из 68 видов подёнок, веснянок и ручейников, выявленных в бассейне Верхней Вишеры, 63 вида являются общими с видами, обнаруженными в бассейне Печоры, и 58 – с видами бассейна Камы (без Верхней Вишеры).

Гидрофауны бассейна Печоры и Верхней Вишеры сближает наличие в составе последней подёнок *A. inopinatus*, *B. lapponica* и *E. danica*, веснянок *N. arctica* и *M. variabilis*, ручейников *Sericostoma personatum* (Kirby et Spence, 1826), *A. stigmatella*, *A. brevipennis*, *Anabolia furcata* Brauer, 1857, *A. lapponicus*, неизвестных из других частей бассейна Камы.

С остальной частью гидрофауны бассейна р. Камы общими являются подёнки *Ecdyonurus aurantiacus* (Burmeister, 1839) и *Heptagenia coeruleans* Rostock, 1878, а также ручейники *Agapetus ochripes* Curtis, 1834, *Athripsodes albifrons* (Linnaeus, 1758) и *Halesus digitatus* Schrank, 1781.

Учитывая, что из десяти видов первой группы семь (кроме *E. danica*, *S. personatum* и *A. furcata*) принадлежат к элементам циркумполярного голарктического и восточно-палеарктического зоогеографических комплексов, а все пять представителей второй группы – это западные палеаркты, отмеченные сходства и различия представляются закономерными.

### Сообщества зообентоса

В пределах изученного участка Верхняя Вишера представляет собой быструю горную реку шириной 30–70 м с чистой прохладной (до 14–18°C в

июле) водой и валунно-галечными грунтами. Здесь формируется три основных типа биотопов, из которых наибольшее значение имеют плёсы. Второе место по своей значимости занимают перекааты. И, наконец, в качестве самостоятельного биотопа фигурируют ямы в подвалье перекаатов. Скорость течения повсюду значительна – от 0.4 до 1.0 м/с на плёсах и до 3.0 м/с на перекаатах, и даже в ямах она достигает 0.4–0.6 м/с.

На плёсах в 2016 г. формировался зообентоценоз, в составе которого преобладали личинки комаров-звонцов и ручейники *A. ladogensis* (табл. 2). Им сопутствовали подёнки *B. vernus*, личинки мух *A. ibis*, личинки и взрослые жуки *Elmis sp.*, веснянки *A. compacta*. Постоянным компонентом донной фауны являлись подёнки *H. sulphurea*, ручейники *A. crymophila* и *Glossosoma intermedia* (Klapalek, 1892). Численность сообщества достигала довольно значительной величины (6 860 экз./м<sup>2</sup>) при умеренной биомассе (3 460 мг/м<sup>2</sup>).

На перекаатах Верхней Вишеры формировался монодоминантный зообентоценоз с резким преобладанием ручейников *A. ladogensis*. Подёнки *B. vernus*, личинки мух *A. ibis*, личинки и взрослые жуки *Elmis sp.*, веснянки *A. compacta* продолжали присутствовать в составе сообщества на правах субдоминантов. Особенность донной фауны перекаатов составляло участие в его составе личинок мошек Simuliidae. Численность зообентоценозов перекаатов достигала 5 350 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 3 470 мг/м<sup>2</sup> (табл. 2).

Таблица 2

Структура населения, численность (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (B, мг/м<sup>2</sup>) зообентоценозов Верхней Вишеры

Вид, группа	Плёсы		Перекааты		Ямы		Плёт в районе устья Большой Мойвы	
	Июль 2016 г.						Август 2007 г.	
	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>A. ladogensis</i>	290	990	370	2 090	310	930	170	1 740
<i>A. compacta</i>	40	120	20	70	50	240	10	60
<i>A. crymophila</i>	10	10	10	20	10	20	310	600
<i>A. ibis</i>	100	270	30	60	10	10	0	0
<i>A. ochripes</i>	0	0	0	0	0	0	80	100
<i>B. vernus</i>	180	510	290	300	310	180	160	70
Chironomidae	4 880	1 210	4 220	590	1 450	110	10	30
<i>Elmis sp.</i>	1 300	260	260	150	160	30	10	10
<i>G. intermedia</i>	10	10	30	50	40	50	30	40
<i>H. sulphurea</i>	10	50	10	30	0	0	30	180
Simuliidae	0	0	90	60	0	0	0	0
Прочие	40	30	20	30	40	30	340	1 870
Всего	6 860	3 460	5 350	3 470	2 380	1 600	1 150	4 700

В подвальях перекаатов (ямах) складывалось качественно и количественно обедненное сообщество, в структуре которого ручейники *A. ladogensis* сохраняли своё безусловное лидерство. На фоне снижения

показателей развития других беспозвоночных возрастала роль веснянок *A. compacta*. Численность донной фауны в данных биотопах составляла 2 380 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 1 600 мг/м<sup>2</sup> (табл. 2).

Эти результаты близки к нашим данным, полученным ранее. Так, в середине августа 2007 г. численность зообентоса на плёсе ниже устья р. Мойвы составила 1 150 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 4 700 мг/м<sup>2</sup>. В составе сообщества доминировали ручейники *A. ladogensis*. Им сопутствовали ручейники *A. crymophila* и *A. ochripes*, а также подёнки *H. sulphurea* и *V. vernus*.

Сходные параметры развития донной фауны приводятся и в литературных источниках.

Так, по данным М.С. Алексевниной и А.А. Корионова [2006], на одном из перекатов р. Верхней Вишеры в середине лета 1984 г. численность составляла 481 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 2.1 г/м<sup>2</sup>. Основу сообщества (свыше половины биомассы) образовывали ручейники. К числу субдоминантов относились личинки двукрылых. Наряду с ними, были зарегистрированы подёнки, веснянки, малощетинковые черви и двустворчатые моллюски.

В июне 1994 г. на перекате Верхней Вишеры близ устья Хальсории численность зообентоса достигала 639 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 6.4 г/м<sup>2</sup>. В составе сообщества доминировали ручейники и подёнки, которым сопутствовали моллюски, личинки двукрылых, веснянок и жуков, а также малощетинковые черви [Зиновьев, Семёнов, 2013].

Большая численность, но меньшая биомасса донной фауны в июле 2016 г., по сравнению с июнем 1994 и августом 2007 гг., объясняется характером сезонной динамики речных зообентоцено-

зов: в середине лета происходит интенсивное размножение амфибиотических насекомых, не компенсированное вылетом имаго, поэтому численность донной фауны в данный период велика. В то же время, донные беспозвоночные в середине лета представлены, в основном, самыми молодыми формами, из-за чего биомасса зообентоса достигает минимальных значений в её годичном цикле [Паньков, 1997].

Изученные притоки Верхней Вишеры по структуре донных сообществ подразделяются на четыре группы.

К первой группе относятся р. Хальсория, Лопья в её среднем течении и Большая Мойва. Это небольшие горные речки длиной от 17 (Хальсория) до 51 км (Большая Мойва) и шириной в районе устья 15–25 м, сходные по своему гидрологическому режиму с главной рекой.

В этих водотоках формируются зообентоценозы, по составу и уровню развития близкие к сообществам Верхней Вишеры. Их численность изменяется в пределах 1 300–8 180 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 3 180 до 5 110 мг/м<sup>2</sup>. В состав доминантного комплекса зообентоценозов, как и в Верхней Вишере, входят ручейники *A. ladogensis*, *A. crymophila* и *A. ochripes*, веснянки *A. compacta* и подёнки *H. sulphurea*. Спецификой этих сообществ, придающей им характерные черты, является существенная роль ручейников *R. nubila*, довольно редких в русле Верхней Вишеры (табл. 3).

Таблица 3

**Структура населения, численность (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (B, мг/м<sup>2</sup>) зообентоценозов некоторых притоков Верхней Вишеры**

Вид, группа	Хальсория		Ниолс		Лопья		Малая Мойва		Малый Лиственничный		Большая Мойва	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>A. ladogensis</i>	770	1 900	0	0	50	890	0	0	0	0	50	1 510
<i>A. crymophila</i>	10	10	10	20	80	230	40	100	80	420	180	320
<i>R. nubila</i>	10	30	500	850	40	770	280	3 240	60	1 640	10	170
<i>E. joernensis</i>	10	30	20	30	10	40	10	30	100	320	10	30
<i>P. conspersa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	20	440	0	0
<i>A. compacta</i>	10	30	80	400	60	600	60	320	160	980	20	130
<i>H. sulphurea</i>	10	40	10	30	80	720	20	150	100	700	20	110
<i>A. fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	220
<i>A. ochripes</i>	10	10	10	20	90	260	1 120	1 440	40	100	140	360
<i>Elmis</i> sp.	10	10	450	280	20	20	10	10	60	40	20	10
<i>Baetis</i> spp.	20	10	650	1 650	10	20	80	100	10	10	60	40
Chironomidae	2 350	110	6 230	470	30	10	640	170	130	30	730	250
Simuliidae	4 960	2 920	20	10	10	10	30	20	20	10	30	20
Прочие	10	10	30	620	10	10	30	20	20	10	20	10
Всего	8 180	5 110	8 010	3 980	1 300	3 580	2 320	5 600	800	4 700	1 300	3 180

В то же время, эти реки обладают и некоторыми индивидуальными особенностями.

Так, донная фауна р. Хальсории отличается массовым развитием личинок мошек Simuliidae, на долю которых приходится больше половины

массы донной фауны.

Река Лопья в приустьевом её участке характеризуется значительно меньшим уровнем развития зообентоса, биомасса которого составляет здесь всего 460 мг/м<sup>2</sup> при численности 1 580 экз./м<sup>2</sup>. Ве-

роятно, это связано с особенностями её грунтов, представленных здесь мелкой галькой и гравием, покрытыми перемыаемыми песчаными дюнами. В составе зообентоса доминируют ручейники *P. latipennis* и личинки хирономид.

Ко второй группе притоков Верхней Вишеры относятся р. Ниолс, Малая Мойва и ручей Малый Лиственничный. Протяжённость этих водотоков изменяется от 11 км (Малый Лиственничный) до 26 км (Ниолс). Как и для главной реки, для них характерны галечно-валунные и галечные грунты и высокая скорость течения. Их особенностью, по сравнению с Верхней Вишерой и её более крупными притоками, является сравнительно низкая температура воды (12–14°C).

Численность зообентоса в этих реках изменяется в пределах 800–8 010 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 3 980 до 5 600 мг/м<sup>2</sup>, что близко к аналогичным показателям, известным для Верхней Вишеры, Хальсории, Лопьи и Большой Мойвы.

Опубликованные данные по зообентосу водотоков рассматриваемой группы ограничены р. Ниолс [Алексеев, Корионов, 2006]. Авторы цитированного источника указывают численность донной фауны – 2 642 экз./м<sup>2</sup> на перекате, и 484 экз./м<sup>2</sup> на плёсе, при биомассе 6.06 и 6.86 г/м<sup>2</sup> соответственно.

Характерными чертами р. Ниолса, Малой Мойвы и ручья Малый Лиственничный является сравнительно большое значение ручейников *R. nubila* и полное отсутствие *A. ladogensis* в составе донных сообществ. В то же время, здесь сохраняется роль ручейников *A. cymophila* и *A. ochripes*, веснянки *A. compacta* и подёнки *H. sulphurea*, что сближает эти водотоки с таковыми Верхней Вишеры.

К третьей группе притоков Верхней Вишеры относится р. Муравей. Длина этой речки составляет 19 км при ширине в её нижнем течении около 10 м. Особенности р. Муравей в пределах изученного участка являются грунты, представленные крупными валунами и галькой, покрытыми мощными обрастаниями из водных мхов, низкая температура воды, не превышающая 10°C, умеренная скорость течения, достигающая 0.8 м/с.

В приустьевом участке этого водотока формируется своеобразный зообентоценоз, характеризующийся весьма высокими показателями численности и биомассы, которые достигают здесь 34 010 экз./м<sup>2</sup> и 30 070 мг/м<sup>2</sup> соответственно. Ядро сообщества образуют личинки комаров-звонцов, на долю которых приходится 93% численности и 76% общей массы донной фауны. Наряду с ними сравнительно велико значение ручейника *P. latipennis* и подёнки *A. inopinatus*. К числу второстепенных видов относятся подёнки *Baetis rhodani* (Pictet, 1845), *Cinygma lyriformis* (McDunnough, 1924), и *Ephemerella mucronata* (Bengtsson, 1909), веснянки *Isoperla grammatica* (Poda, 1761), *Amphinemura borealis* (Morton, 1894) и *Nemoura sp.*, ручейник *R. nubila*.

Структурные характеристики зообентоса р. Муравей и высокие показатели его развития, по-видимому, обусловлены мощными обрастаниями из водных мхов, в которых личинки хирономид находят убежище и обильную пищу.

Приустьевой участок р. Муравей вряд ли может считаться показательным для всего водотока. Об этом позволяют судить и опубликованные материалы, в которых приводятся гораздо более скромные показатели численности и биомассы донной фауны переката этой реки, достигающих 965 экз./м<sup>2</sup> и 3.33 г/м<sup>2</sup> соответственно [Алексеев, Корионов, 2006], что вполне сопоставимо с показателями других рек бассейна Верхней Вишеры. Но и литературные данные говорят о своеобразии структуры зообентоценозов р. Муравей, в составе которых велико значение личинок комаров-звонцов, подёнок родов *Baetis*, *Ephemerella* и семейства Нертэгииде, веснянок родов *Isoperla*, *Nemoura* и семейства Карнииде, ручейников Лимнефилиде.

Четвёртую группу притоков Верхней Вишеры составляют небольшие безымянные ручьи. Особенности этих объектов являются грунты, представленные слабо окатанными глыбами и валунами, а также очень низкая температура воды, не превышающая 6–8°C.

В приустьевых участках ручьёв формируются зообентоценозы, основу которых слагают подёнки рода *Baetis*, веснянки *I. grammatica* и *A. borealis*, ручейники *A. cymophila* и *P. latipennis*. Им сопутствуют личинки комаров-звонцов Chironomidae и мошек Simuliidae. Численность донной фауны составляет 1 720 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 2 490 мг/м<sup>2</sup>.

## Выводы

1. В составе зообентоса бассейна Верхней Вишеры установлено 176 видов и форм. Наиболее разнообразно представлены личинки комаров-звонцов (80 видов и форм). Богаты видами ручейники (25), подёнки (23) и веснянки (20). Среди прочих беспозвоночных зарегистрированы нехирономидные двукрылые (10), малощетинковые черви (6), жесткокрылые (5), двустворчатые (2) и брюхоногие (1) моллюски, а также турбеллярии (1), водяные клещи (1), стрекозы (1) и вислокрылки (1). Два вида, подёнка *E. danica* и веснянка *M. variabilis*, указываются впервые для Пермского края.

2. Фауна донных беспозвоночных бассейна Верхней Вишеры складывается из элементов с различным географическим распространением. Её основу (61.7%) образует группа широкоареальных видов. На долю элементов с палеарктическим типом ареалов приходится 37.8% объёма фауны, на голарктов – 22.6%. Два вида (1.3%) являются полирегиональными. Существенный вклад в сложение фауны вносят западные (25.7%) и восточные

(11.3%) палеаркты. Исключительно узкими ареалами характеризуются два вида хирономид, *K. novokshonovi* и *L. visheraensis*, не известные за пределами этой территории.

3. В р. Верхней Вишере и её притоках – Хальсории, Лопье и Большой Мойве – формируются зообентоценозы, в составе которых доминируют ручейники *A. ladogensis* и *A. crytrophila*, веснянка *A. compacta* и подёнка *H. sulphurea*. Их численность изменяется в пределах 1 150–8 180 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 1 600 до 5 110 мг/м<sup>2</sup>.

4. В р. Ниолс, Малая Мойва и ручье Малый Лиственничный формируются зообентоценозы, характеризующиеся доминированием ручейников *R. nubila* и *A. crytrophila*, веснянки *A. compacta* и подёнки *H. sulphurea*. Численность донной фауны изменяется в пределах 800–8 010 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 3 980 до 5 600 мг/м<sup>2</sup>.

5. В приустьевом участке р. Муравей формируется зообентоценоз, характеризующийся высокими показателями численности и биомассы (34 010 экз./м<sup>2</sup> и 30 070 мг/м<sup>2</sup> соответственно). Ядро сообщества образуют личинки комаров-звонцов. Сравнительно велико значение ручейника *P. latipennis*, подёнок *A. inopinatus*, *B. rhodani*, *C. lyriiformis* и *E. mucronata*, веснянок *I. grammatica*, *A. borealis* и *Nemoura* sp., ручейника *R. nubila*.

6. В приустьевых участках небольших безымянных ручьёв формируются зообентоценозы, основу которых слагают подёнки рода *Baetis*, веснянки *I. grammatica* и *A. borealis*, ручейники *A. crytrophila* и *P. latipennis*. Им сопутствуют личинки комаров-звонцов Chironomidae и мошек Simuliidae. Численность донной фауны составляет 1 720 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 2 490 мг/м<sup>2</sup>.

### Библиографический список

- Алексеевнина М.С., Корионов А.А. Донная фауна Верхней Вишеры и ее притоков в районе Вишерского заповедника // Заповедник Вишерский: итоги и перспективы исследований (15 лет с основания). Пермь, 2006. С. 76–79.
- Жильцова Л.А. Отряд Plecoptera – Веснянки // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. М., Л.: Наука, 1964. С. 177–200.
- Жильцова Л.А. Обзор веснянок сем. Leuctridae (Plecoptera) фауны России и сопредельных стран // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России: материалы VI Всерос. трихoptеролог. симпозиума. Воронеж, 2000. С. 11–15.
- Жильцова Л.А. Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognatha. СПб.: Наука, 2003. 538 с.
- Зиновьев Е.А., Семёнов В.В. Рыбы Вишерского заповедника. Пермь, 2013. 96 с.
- Иванов В.Д., Григоренко В.Н. Исследования личинок ручейников фауны России // Проблемы происхождения, систематики и экологии ручейников России и сопредельных территорий: материалы V Всерос. трихoptеролог. симпозиума. Воронеж, 1997. С. 7–12.
- Иванов В.Д., Григоренко В.Н., Арефина Т.И. Trichoptera ручейники // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 2001. Т. 5. Высшие насекомые. С. 7–72.
- Качалова О.Л. Отряд Trichoptera – Ручейники // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. IV. С. 107–193.
- Клюге Н.Ю. Поденки (Ephemeroptera) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1997. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. С. 175–220.
- Комлев А., Черных Е. Реки Пермской области. Пермь, 1984. 214 с.
- Крашенинников А.Б. Фауна и систематика хирономид (Diptera, Chironomidae) Урала и Приуралья: дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2011. 227 с.
- Крашенинников А.Б., Макаренченко Е.А. К фауне хирономид подсемейств Podonominae, Diamesiinae и Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae) заповедника Вишерский и прилегающих территорий (Северный Урал) // Евразийский энтомолог. журнал, 2009а. Т. 8(3). С. 335–340.
- Крашенинников А.Б., Макаренченко Е.А. Новые и малоизвестные виды хирономид (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae) из Вишерского государственного природного заповедника (Северный Урал) // Евразийский энтомолог. журнал, 2009б. Т. 8. С. 97–101.
- Крашенинников А.Б. и др. Амфибиотические насекомые северо-востока Пермского края и сопредельных территорий (поденки, веснянки, ручейники) // Вестник Пермского университета. 2008. Вып. 9(25). Биология. С. 15–26.
- Макаренченко Е.А. Chironomidae комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1999. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. С. 210–295.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос) / под ред. Л.А. Кутиковой и Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеоздат, 1977. 510 с.
- Паньков Н.Н. Структурные и функциональные характеристики сообществ зообентоса реки Сылвы (бассейн Камы): дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1997. 230 с.
- Паньков Н.Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 192 с.
- Паньков Н.Н. Фауна веснянок (Plecoptera) Прикамья // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: материалы II Всерос. симпозиума по амфибиотич. и водн. насекомым. Воронеж, 2004. С. 121–126.
- Паньков Н.Н. Поденки (Ephemeroptera) Пермского Прикамья // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: материалы III

- Всерос. симпозиума по амфибиотич. и водн. насекомым. Воронеж, 2007. С. 222–228.
- Паньков Н.Н. и др. Фауна родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: материалы науч.-практ. конф. Пермь, 2008. С. 146–151.
- Паньков Н.Н., Крашенинников А.Б. Зообентос родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2012. Вып. 1. С. 18–24.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. Т. 11, вып. 1. Кама. 536 с.
- Тесленко В.А., Жильцова Л.А. Определитель веснянок Insecta, Plecoptera России и сопредельных стран. Имаго и личинки. Владивосток: Дальнаука, 2009. 382 с.
- Химическая география и гидрохимия Пермской области. Пермь, 1967. 182 с.
- Чернова О.А. Отряд Ephemeroptera – Поденки // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 1. С. 110–136.
- Шкляев А.С., Балков В.А. Климат Пермской области. Пермь, 1963. 191 с.
- Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.
- Ashe P, O'Connor J.P. A World Catalogue of Chironomidae (Diptera). Dublin: Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2009. P. 1. 445 p.
- Ashe P, O'Connor J.P. A World Catalogue of Chironomidae (Diptera). Dublin: Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2012. P. 2. 968 p.
- Ivanov V.D. Caddisflies of Russia: Fauna and biodiversity // Zoosymposia. 2011. P. 171–209.
- Pan'kov N.N., Krasheninnikov A.B. Current state of knowledge of a faunal inventory of Trichoptera (Hexapoda, Trichoptera) from the Ural Mountains and neighboring regions // Zoosymposia. 2016. P. 331–339.
- References**
- Aleksevnina M.S., Koryonov A.A. [Benthic fauna of the Upper Vishera river and its tributaries near the Vishera Reserve]. *Zapovednik Visherskij: itogy i perspektivy issledovanij* [Vishera nature reserve: results and prospects of research]. Perm, 2006, p. 76–79. (In Russ.).
- Zhil'tsova L.A. [Plecoptera order – Stoneflies]. *Opre-delitel' nasekomykh Evropejskoy chasti SSSR. T. 1* [Keys to the insects of the European part of the USSR. V. 1]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964, pp. 177–200. (In Russ.).
- Zhil'tsova L.A. [Review of stoneflies of Leuctridae family (Plecoptera) of fauna of Russia and neighborhood countries]. *Fauna, problemy ekologii, etologii i fiziologii amfibiotyčeskich i vodnykh nasekomykh Rossii*. [Materials of the VI All-Russian trichopterological symposium, I All-Russian symposium of amphibiotic and aquatic insects]. Voronezh, 2000, pp. 11–15. (In Russ.).
- Zhil'tsova L.A. [Stoneflies (Plecoptera). Euholognatha group] *Vesnyanki (Plecoptera). Gruppy Euholognatha* [Stoneflies (Plecoptera). Group Euholognatha]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2003, 538 p. (In Russ.).
- Zynoviev E.A., Semyonov V.V. *Ryby Višerskogo zapovednika* [Fish of the Vishera Reserve]. Perm, 2013, 96 p. (In Russ.).
- Ivanov V.D., Grigorenko V.N. [Research of caddisflies larvae of fauna of Russia]. *Problemy proischoždenia, sistematiki i ekologii ručejnikov Rossii i sopredel'nykh territorij* [Materials of the V All-Russian trichopterological symposium]. Voronezh, 1997, pp. 7–12. (In Russ.).
- Ivanov V.D., Grigorenko V.N., Arephina T.I. [Trichoptera caddisflies]. *Opre-delitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories]. St. Petersburg, 2001, V. 5. Higher insects, pp. 7–72. (In Russ.).
- Kachalova O.L. [Trichoptera order - caddisflies]. *Opre-delitel' nasekomykh Evropejskoy časti SSSR* [Determinant of the insects of the European part of the USSR]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1987, V. IV. Megaloptera, serpent flies, neuropterous, scorpion flies and caddisflies, pp. 107–193. (In Russ.).
- Kluge N.Yu. [Mayflies (Ephemeroptera)]. *Opre-delitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories]. St. Petersburg, 1997, V. 3. Arachnids. Lower insects, p. 175–220. (In Russ.).
- Komlev A., Chernych E. *Reki Permskoj oblasti* [Rivers of Perm region]. Perm, 1984, 214 p. (In Russ.).
- Krasheninnikov A.B. *Fauna i sistematika chironomid (Diptera, Chironomidae) Urala i Priural'ja. Dis. kand. boil. nauk* [Fauna and taxonomy of chironomids of the Urals and Cisurals. Dis. PhD]. Perm, 2011, 227 p. (In Russ.).
- Krasheninnikov A.B., Makarchenko E.A. [On the fauna of chironomids of Podominae, Diamesinae and Orthoclaadiinae subfamilies (Diptera, Chironomidae) of the Vishera Reserve and neighborhood territories (northern Urals)] *Evrziatskij entomologičeskij žurnal*, V. 8(3) (2009a): pp. 335–340. (In Russ.).
- Krasheninnikov A.B., Makarchenko E.A. [New and little known species of chironomids (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) of the Vishera State Nature Reserve (northern Urals)]. *Evrziatskij entomologičeskij žurnal*, V. 8, (2009b): pp. 97–101. (In Russ.).
- Krasheninnikov A.B., Pan'kov N.N., Pan'kova N.V., Starova O.S. [Amphibiotic insects of the north-east of Perm Krai and neighborhood territories (mayflies, stoneflies, caddisflies)] *Vestnik Permskogo universiteta*, Iss. 9(25). Biology (2008): pp. 15–26. (In Russ.).
- Makarchenko E.A. [Chironomidae chironomids].



- Opređitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories]. St. Petersburg, 1999, V. 4. Higher insects. Diptera, pp. 210-295. (In Russ.).
- Kutikova L.A., Starobogatov Ya.I. (eds.) *Opređitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Evropejskoj časti SSSR* [Determinant of the freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton and benthos)]. St. Petersburg, Hidrometeoizdat Publ., 1977, 510 p. (In Russ.).
- Pan'kov N.N. *Strukturnye i funkcional'nye charakteristiki soobščestv zoobentosa reki Sylvy (bassejn Kamy), Diss. kand. boil. nauk* [Structural and functional characteristics of zoobenthic communities of Sylva river (the Kama river basin). Dis. PhD]. Perm, 1997, 230 p. (In Russ.).
- Pan'kov N.N. *Zoobentos tekučich vod Prikam'ja* [Zoobenthos of running waters of Prikamie]. Perm, Garmonia Publ., 2000, 192 p. (In Russ.).
- Pan'kov N.N. [Fauna of stoneflies (Plecoptera) of Prikamie] *Fauna, voprosy ekologii, morfologii i evolucii amfibiotsičeskich i vodnykh nasekomykh Rossii* [Proceedings of the II all-Russian Symposium on amphibiotic and aquatic insects]. Voronezh, 2004, pp. 121-126. (In Russ.).
- Pan'kov N.N. [Mayflies (Ephemeroptera) of Perm Prikamie] *Problemy vodnoj ėntomologii Rossii i sopredel'nykh stran* [Proceedings of the III all-Russian Symposium on amphibiotic and aquatic insects]. Voronezh, 2007, pp. 222-228. (In Russ.).
- Pan'kov N.N., Krashennnikov A.B., Starova O.S., Pan'kova N.V. [Fauna of springs of the Urals (Perm Prikamie)] *Rybnye resursy Kamsko-Ural'skogo regiona i ich raconal'noe ispol'zovanie* [Materials of scientific-practical conference]. Perm, 2008, pp. 146-151. (In Russ.).
- Pan'kov N.N., Krashennnikov A.B. [Zoobenthos of springs of the Urals (Perm Prikamie)] *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologija*, Iss. 1 (2012): pp. 18-24. (In Russ.).
- Resursy poverchostnykh vod SSSR. Osnovnye gidrologičeskie charakteristiki* [Surface water resources of the USSR. The main hydrological characteristics]. St. Petersburg, Hydrometeoizdat Publ., 1967, V. 11, Iss. 1. Kama, 536 p. (In Russ.).
- Chernova O.A. [Ephemeroptera order - mayflies]. *Opređitel' nasekomykh Evropejskoj časti SSSR* [Determinant of the insects of the European part of the USSR]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964, V. I, pp. 110-136. (In Russ.).
- Shklyayev A.S., Balkov V.A. *Klimat Permskoj oblasti* [Climate of Perm region]. Perm, 1963, 191 p. (In Russ.).
- Shubina V.N. *Bentos lososevykh rek Urala i Timana* [Benthos of salmon rivers of the Urals and Timan]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2006, 401 p. (In Russ.).
- Teslenko V.A., Zhil'tsova L.A. *Opređitel' vesnjatok Insecta, Plecoptera Rossi i sopredel'nykh stran. Imago i ličinki* [Determinant of stoneflies Insecta, Plecoptera of Russia and neighborhood countries. Imago and larvae]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2009, 382 p. (In Russ.).
- Chimičeskaja geografija i gidrochimija Permskoj oblasti* [Chemical geography and hydrochemistry of Perm region]. Perm, 1967, 182 p. (In Russ.).
- Ashe P, O'Connor J.P. *A World Catalogue of Chironomidae (Diptera)*. Dublin, Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2009, P. 1, 445 p.
- Ashe P, O'Connor J.P. *A World Catalogue of Chironomidae (Diptera)*. Dublin, Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2012, P. 2, 968 p.
- Ivanov V.D. *Caddisflies of Russia: Fauna and biodiversity. Zoosymposia* (2011): pp. 171-209.
- Pan'kov N.N., Krashennnikov A.B. *Current state of knowledge of a faunal inventory of Trichoptera (Hexapoda, Trichoptera) from the Ural Mountains and neighboring regions. Zoosymposia* (2016): pp. 331-339.

Поступила в редакцию 07.02.2017

#### Об авторах

Паньков Николай Николаевич, кандидат биологических наук, доцент, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
**ORCID:** 0000-0003-2322-2176  
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
 hydropsych@yandex.ru; (342)2396501

Овчанкова Надежда Борисовна, аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
**ORCID:** 0000-0001-5502-2176  
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
 backdrift@mail.ru; (342)2396501

#### About the authors

Pan'kov Nikolaj Nikolaevič, candidate of biology, professor of Department of invertebrate zoology and water ecology  
 Perm State University  
**ORCID:** 0000-0003-2322-2176  
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;  
 hydropsych@yandex.ru; (342)2396501

Ovchankova Nadeshda Borisovna, graduate student at Department of invertebrate zoology and water ecology  
 Perm State University  
**ORCID:** 0000-0001-5502-2176  
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;  
 backdrift@mail.ru; (342)2396501