

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады III научной конференции
26-27 ноября 2002 г.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ТЕРМАЛЬНЫХ ПОЛЕЙ УЗОНА И ДОЛИНЫ ГЕЙЗЕРОВ

ECOLOGICAL CONNECTIONS OF THE INSECTS IN THE BIOGEOCENOSES OF THE THERMAL FIELDS OF UZON VOLCANO AND GEYSERS VALLEY

Л.Е.Лобкова*, Е.Г.Лобков**

***Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово**

****Администрация Елизовского районного муниципального образования**

В последние годы показано, что микроорганизмы газогидротермальных систем, в частности в кальдере Узона, осуществляют важнейшую геохимическую функцию. Они трансформируют вулканогенные породы и выносимые газогидротермами химические соединения не только в органическое живое вещество, но и в минералы, содержащие серу, железо, сурьму и другие химические элементы (Герасименко и др., 1989; Заварзин, Карпов, 1989 и др.).

О роли высших организмов биологических сообществ в процессах трансформации, переноса (миграции), накопления и переотложения химических соединений до сих пор сведений не было. Мы впервые приводим такую информацию.

Особенности растительного покрова на вулканогенных термальных полях в дальневосточных регионах охарактеризованы в ряде работ (Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова, 1981; Рассохина, Чернянина, 1982; Манько, Сидельников, 1989; Чернягина, 2001; Рассохина, 2002; Нешатаева, 2002 и др.). Формирование орнитофауны и население птиц в условиях термальных полей Камчатки изучал Е.Г.Лобков (1984; 1986; 1988; 1999; 2002), а также В.И.Марков (1962; 1963; 1965; 1970) и А.М.Стенченко (1975; 1977а, б, в; 1980 и др.). Материалы по млекопитающим Долины Гейзеров и Узона можно найти у Ю.В.Аверина (1948), А.М.Стенченко (1978), В.И.Мосолова и А.П.Никанорова (2002).

Энтомофауна термальных полей практически не изучалась. Есть сведения по насекомым Курильских островов (Криволуцкая, 1979), по ручейникам Чукотки (Леванидова, 1982). Фауне цикадовых термальных площадок Камчатки посвящена

отдельная рубрика в статье Ю.Вильбасте (Vilbaste, 1981), фауне насекомых Долины Гейзеров - обзор Л.Е.Лобковой (2002).

В основу данной статьи легли результаты инвентаризационных работ одного из авторов по фауне насекомых Кроноцкого государственного биосферного природного заповедника (Летопись природы Кроноцкого заповедника, 1972-1975 гг., 1985-2002 гг.; справочная коллекция и повидовая картотека встреч насекомых), в том числе результаты стационарных исследований 2001-2002 гг. в долине р. Гейзерной и в кальдере вулкана Узон. Кроме того, использованы материалы из статей И.М.Кержнера (1987); Н.Ф.Пашенко и Л.Е.Лобковой (1990); U.Vilbaste (1880); серии «Определители насекомых Дальнего Востока России», тома 1-6.

Геолого-структурное описание исследуемых районов подробно приводится в работах В.Л.Леонова (Леонов, 1986, 1989; Леонов и др., 1989), а также в обзоре Н.В.Голуб (2002).

Важнейшие физические и химические факторы, определяющие условия обитания насекомых на термальных полях и вдоль термальных источников (температурный и водный режим, химический состав грунтов и вод), необычайно мозаичны в пространстве и изменчивы во времени. Особый микроклимат позволяет рассматривать крупные термальные источники и их ближайшие окрестности своеобразными «гидротермальными оазисами», в которых сезонные ритмы развития растений и животных заметно отличаются от тех, что свойственны им в окружающих зональных ландшафтах (Рассохина, Чернягина, 1982; Рассохина, 2002; Лобков, 2002).

Биотопическое распределение насекомых. Распределение насекомых по местам обитания на термальных полях зависит от того, насколько толерантны те или иные виды к необычному, часто экстремальному для них, сочетанию температуры, влажности, химических показателей среды и, кроме того, обусловлено наличием кормовых видов растений, животных, микроорганизмов. Мы выделяем следующие основные экологические (термально адаптированные) группы видов насекомых: термоксерофильная, термогигрофильная, термомезофильная, термогидрофильная. Каждая из них населяет свой определенный комплекс биотопов. Распределение насекомых по этим биотопам мы рассматриваем на примере долины р. Гейзерной. Площадь, оконтуренная изотермой +20°C на глубине 1 м, занимает здесь 1,3 км² (Леонов и др., 1991).

На термоплощадках и ближайших окрестностях зарегистрировано 310 видов насекомых. По наиболее изученным систематическим группам здесь обитает около 30% всей энтомофауны Камчатки (например, Homoptera - 25%, Heteroptera - 29%, Carabidae - 26%, Noctuidae - 29%).

Термоксерофильные насекомые. Эта группа видов представлена фитофагами (свыше 26 видов), а также хищниками (свыше 19 видов); паразитическую фауну мы не изучали. Большинство из них - эврибионты. Стенобионтные облигатные термофилы: жужелица *Poecilus fortipes* Chd., скакун *Cicindela restricta* Fisch.; пчела *Halictus rubicundus* Christ.; роющие осы *Crossocerus dimidiatus* F., *Psen (Mimesa) lutarius* F., цикадки *Errastunus ocellaris* (Fall.), *Euscelis incisus* (Kbm.); клоп *Peritrechus*

angusticollis R. Sahlb; тли *Protrama radialis* (Kalt.), *Pleotrichophorus glandulosus* (Kalt.), *Paramyzus longirostris* Miyaz., *Aphis kamtschatica* Pashtshenko. Вне термоаномальных зон все эти виды не встречены на Камчатке вообще или зарегистрированы единично.

Важнейшие группы биотопов:

1) термальноизмененные грунты без растительного покрова или с покровом без дерновины с проективным покрытием до 10-15%. Здесь насекомые используют отепленные грунты в качестве своеобразного «инкубатора», где каждый вид, регулируя глубину и форму норок, поддерживает нужную температуру для яиц и личинок; взрослые насекомые, кроме того, переживают здесь неблагоприятные условия среды, а хищники встречаются во время охоты. Здесь наиболее многочисленны жужелица *Poecilus fortipes* Chaud., скакун *Cicindela restricta* Fisch., муравей *Formica picea* Nyl., пчела *Halictus rubicundus* Christ., конек *Chortipus biguttulus maritimus* Mistsh., осы *Dolichovespula norvegica* F., *Paravespula rufa* L., *P. vulgaris* L., *Crossocerus dimidiatus* F., *Psen (Mimesa) lutarius* F.

Своеобразным маркером высокотемпературных грунтов являются норки скакуна *Cicindela restricta*. Наибольшие показатели температур (52°C) зарегистрированы в норках с яйцами и личинками первого возраста скакуна, однако в таких норках личинки ко второму возрасту погибали. Оптимальны для личинок скакуна температуры в пределах 24-36°C, при таких условиях плотность их поселений достигает 50-25 норок на 1дм² пригодного грунта. Грунты с температурой 22-26° С на глубине 5-15 см маркируются обильными холмиками с буровой землей из гнезд муравьев и пчел;

2) одновидовые растительные группировки, пионерные растения, несомкнутая растительность, температура грунта в корнеобитаемом слое на глубине 10-15 см достигает 42°C:

- на полыни пышной живут часто плотными популяциями цикадка *Euscelis incisus* (Kbm.), клоп *Plagiognathus albipennis* Fall., тли *Protrama radialis* (Kalt.), *Pleotrichophorus glandulosus* (Kalt.), часто встречается галлица *Dichelonyx (?) artemisia* в бутылковидных галлах,

- на лапчатке побегоносной - тля *Paramyzus longirostris* Miyaz.,

- на спирее Бовеера - *Aphis kamtschatica* Pashtshenko,

- на очитке пурпурном - *Aphis fabae* Scop.,

- на всходах осин и тополей - *Thecabius orientalis* Mordvilko;

- на ксерофитных злаках питаются (часто обильными монопопуляциями) цикадки *Boreotettix ribauti* Em, *Psammotettix confusus* (Dahlb.), *Errastunus ocellaris* (Fall.), *Verdanus limbatellus* (Zett.). *Dicranotropis tenellula* Dlab., тли *Rhopalosiphum padi* (L.), *Sitobion avenae* (F.); клопы *Nysius groenlandicus* Zett., *Peritrechus angusticollis* R. Sahlb., кобылка *Melanoplus frigidus kamtschatkae* Sjost., конек *Chortipus biguttulus maritimus* Mistsh., майка *Meloe violaceus* Mach., гусеницы совок *Apamea lateritia* (Hfn.),

Amphipoea lucens (Frr.), на корнях – цикадки *Psammottix confinis* (Dalb.), *Speudotettix subfuscus* (Fall.);

- на сфагновых покровах насекомые большей частью (ни на мху, ни под ним) постоянно не живут. Температуры под мхом достигают 32-38°C; целостность сфагнового покрова легко нарушается механическими воздействиями, при этом образуются проплешины. Хищные ксерофильные виды обычно встречаются здесь временно, когда в поисках корма обследуют различные биотопы. Есть насекомые, использующие моховое покрывало для зимовки и переживания неблагоприятных условий среды. *Cicindela restricta* использует проплешины для откладки яиц и питания личинок; часто под мхом встречаются гнезда муравья *Formica picea*; возможно здесь селятся некоторые шмели, но они в Долине Гейзеров вообще немногочисленны;

3) травяно–сфагновые ксерофитные покровы, в которых доминируют те или другие из перечисленных растений, а следом за ними и их фитофаги.

Хищничают в ксерофитных биотопах жукежицы *Cicindela restricta* Fisch, *Poecilus fortipes* Chaud., *Nebria gyllenhali* Schonh, *N. ochotica* R.F. Sahlb., *N. nitidula* F., *Carabus macleaji* Dej., *Diacheila polita* Fald., *Dyschirius globosus* Herbs., *Pterostichus adstrictus* Eschsch., *P. niger* Schall., коровки *Adalia bipunctata* L., *Coccinella septempuncta* L., мягкотелка *Maltodes mysticus* Kias.; особенно многочисленны муравьи *Formica picea*, которые контролируют численность остальных видов насекомых, расселяют для взятка пади тлей и цикад.

Термогигрофильные насекомые представлены фитофагами (свыше 40 видов), хищниками (свыше 12 видов). Стенобионтные облигатные термофилы: береговушка *Scatella stagnalis* Fallen., львинки *Odantomia argentata* F., *O. flavissima* Rossi, клоп *Saldula palustris* Dgl. et Sc., тинолюб *Enochrus quadripunctatus* Herbst, жукежица *Pterostichus diligens* St.; сирфиды *Helophilus borealis* Stgr., *H. linneata* (Fabr.), *H. lunulata* (Meig.), *Pyrophaena platigaster* Lw., цикадки *Pentastiridius leporinus* (L.), *Limotettix striola* (Fall), *Forcipata citrinella* (Zett.), *Verdanus evansi* (Achm.), клоп *Teratocoris saundersi* Dgl. et Sc.

Занимаемые группы биотопов:

1) прибрежные подтопляемые поймы и болотца с различной степенью увлажнения и подогрева поверхности почвы (до 48° C); здесь на злаках кормятся часто многочисленными монопопуляциями цикадовые *Pentastiridius leporinus* L., *Javesella pellucida* (F.), *Forcipata major* (Wagn.), *Lebradea flavovirens* (Gill. et. Baker), *Limotettix striola* (Fall), *Verdanus evansi* (Achm.), *Boreotettix ribauti* Em.; листоблошка *Triosa calcarata* Schaefer, клоп *Teratocoris saundersi* Dgl. et Sc., огневки *Crambus perlellus* Sc., *Crambus nemorellus nemorellus* Hubn.; на корнях - личинки щелкунов *Ampedus silvaticus* Gur. и *Cidnopus koltzei* Rtt., совка *Hydraecia micacea* (Esp.); на осоках *Forcipata citrinella* (Zett.), *Notus sitka* De L. et Caldwell;

2) прирусловые ивняково – разнотравные сообщества; здесь кормятся тли *Thecabius orientalis* Mordvilko (на лютике ползучем), *Cavariella kamtschatica* Iv., *Cavariella konoii* Takah. (на сельдерейных), листоблошка *Craspedolepta nebulosa* Zett.

Craspedolepta subpunctata Först., *Triosa calcarata* Schaefer (на иван-чае), листоед *Altica oleracea* L. (на кипрее железистом); в колониях тлей питаются личинки сирфид *Platycheirus immarginatus* (Zett.), *P. peltatus* (Meig.), *Melanostoma scalare* (Fabr); на ивах - листоеды *Phratora vulgatissima* L., *Phaedon concinnus* Steph; *Cavariella hidaensis* Takah.;

3) каменистые и гравийные пляжи реки Гейзерной и ручья Водопадного; здесь обычны имаго ручейников, хирономид, веснянок, поденок, встречаются хищные жуки *Agonum dohlens* C. R. Sahlb., *Amara praetermissa* C. Sahlb., *A. quenseli* Schonh., *A. brunnea* (Gyll.), *Pterostichus diligens* St.; муравьи *Formica fusca* L. *Formica picea* Nyl., *Myrmica ruginodis* Nyl.;

4) илистые берега термальных водоемов являются местами обитания ливинки *Odantomyia argentata* F., мух и личинок сирфид *Eristalis tundrae* Frey., *Helophilus borealis* Stgr., *H. linneata* (Fabr.), *H. lunulata* (Meig.), *Pyrophaena platigaster* Lw., личинок слепней *Hybomitra arpadi* Szil., *H. lundbecki* Lyneb., личинок комаров лимонид, а также жуков: грязевика *Cercyon bifenestratus* Küster, тинолюб *Enochrus quadripunctatus* Herbst;

5) гейзеритовые русла, по которым стекает вода при извержении гейзеров, каменистые русла термальных ручьев и ручейков с малым дебитом, покрытые альгобактериальной пленкой различной мощности. Здесь наиболее массовы береговушки *Scatella stagnalis* Fallen., обычны личинки ливинки *Odantomyia argentata*, клопы *Saldula palustris* Dgl. et Sc., тинолюб *Enochrus quadripunctatus* Herbst., 1-2 вида ногохвосток, из других беспозвоночных обильны брюхоногие моллюски, пауки.

Термомезофильные насекомые заселяют биотопы со слабым влиянием подземного тепла (температуры в корнеобитаемом слое 24-28° С, в зональных местах обитания 10-11° С), микроклимат отличается от зонального повышенными влажностью и температурой воздуха (эффект «урочища»). Здесь преобладают луговые и высокотравно - луговые сообщества растений. Видовой состав насекомых разнообразен и насчитывает не менее 275 видов, в том числе многие ксеро- гигро- гидрофильные виды. Численность многих видов в несколько раз выше, чем в соответствующих зональных биотопах. Здесь роятся многие амфибионты; патрулируют хищники; кормятся на пыльце и нектаре некоторые жуки, бабочки, мухи, шмели, пчелы, осы, пилильщики, паразитические перепончатокрылые; на растениях питаются тли, цикады, многочисленные гусеницы.

Гидрофильные насекомые, обитающие в водоемах, имеющих подток термальных вод. Всего здесь зарегистрировано не менее 28 видов. Облигатные термофилы: сирфиды *Eristalinus sepulcralis* (L.), ливинки *Odantomyia argentata* F., *O. flavissima* Rossi, жук-водолюб *Enochrus quadripunctatus* Herbst.; клопы *Microvelia buenoi* Drake, *Callicorixa producta* Fieb.

Основные группы биотопов:

1) каменистые русла крупных водотоков (р. Гейзерная, ручей Водопадный), где температура воды зимой не опускается ниже 12-13°С., а летом достигает 24-30° С; здесь обильны на камнях и валунах личинки ручейников *Glossosoma intermedium*

(Klap.), *Agapedus inaequispinosus* Schmid., *Hydropsyche nevae* Kolenati., *Apatania zonella* Zett., *A.crymophila* McL., *A. stigmatella* Zett., *Brachycentrus subnubilus* Curt., *B. americanus* Bonks., личинки хирономид; в заводях нередко *Hydatophylax nigrovittatus* McL. *Onocosmoecus flavus* Mart.; под камнями – личинки поденок, веснянок *Alloperla mediata* (Navas), *Arcynopteryx? altaica*. Максимальная температура воды, где мы нашли личинок старших возрастов *Hydropsyche nevae* составляла 32° С, личинок хирономид – 34° С;

2) временные ранневесенние бессточные термальные водоемы, высыхающие к середине лета; здесь часто многочисленны личинки кровососущих комаров, мокрецов, клопы *Callicorixa praeusta* Fieb., *C. producta* Fieb., *Microvelia buenoi* Drake;

3) крупные непересыхающие термальные водоемы с осоково-юнкусными подтопленными берегами (Утинное озеро и др.); здесь весной обильны клопы-гребляки *Callicorixa praeusta* Fieb., изредка встречаются *Callicorixa producta* Fieb., *Microvelia buenoi* Drake, водомерка *Gerris rufoscutellatus* Latr.; жуки-плавунцы *Gaurodites arcticus* Payk., *Ilybius angustior* (Gull.), *Rhantus notaticollis* (Aubé), *Dytiscus circumcinctus* Ahr., жуки-водолюбы *Enochrus quadripunctatus* Herbst, *Hydrobius fuscipes* L., *Cercyon bifenestratus* Küster; жук-трясунчик *Cyphon padi* L.; личинки стрекоз *Aeschna subarctica* Walk., *Sympetrum scoticum* Donovan;

4) мелкие термальные водоемы с матами термофильных водорослей и хорошо развитой альгобактериальной взвесью, температура воды (22° С. и выше) зависит от удаленности точечного источника; здесь часто доминируют мухи и личинки береговушки *Scatella stagnalis* Fallen., личинки сирфиды *Eristalinus sepulcralis* (L.), ливинка *Odantomyia argentata* F., жук-водолюб *Enochrus quadripunctatus* Herbst.

Таким образом, в Долине Гейзеров в зоне действия термальных полей обитает не менее 310 видов насекомых. Собственно термофильная фауна составляет не менее 128 видов насекомых, или 41% известной энтомофауны Долины Гейзеров. Из них встречаются только на термальных площадках - 31 вид (10%). Облигатные термофилы в Долине Гейзеров: ливинки *Odantomyia argentata* F., *O. flavissima* Rossi; сирфиды *Helophilus borealis* Stgr., *H. linneata* (Fabr.), *H. lunulata* (Meig.), *Pyrophaena platigaster* Lw., *Eristalinus sepulcralis* (L.); береговушка *Scatella stagnalis* (Fall.); жужелицы *Poecilus fortipes* Chaud., *Pterostichus diligens* St.; скакун *Cicindela restricta* Fisch.; тинолюб *Enochrus quadripunctatus* Herbs.; пчела *Halictus rubicundus* Christ.; роющие осы *Crossocerus dimidiatus* F., *Psen lutarius* F., цикадки *Pentastiridius leporinus* (L.), *Forcipata citrinella* (Zett.), *Verdanus evansi* (Achm.), *Errastunus ocellaris* (Fall.), *Limotettix striola* (Fall), *Euscelis incisus* (Kbm.), *Psammotettix confinis* (Dahlb.); клопы *Microvelia buenoi* Drake, *Callicorixa producta* Fieb. *Saldula palustris* Dgl. et Sc., *Teratocoris saundersi* Dgl. et Sc., *Peritrechus angusticollis* R. Sahlb.; тли *Protrama radialis* (Kalt.), *Pleotrichophorus glandulosus* (Kalt.), *Paramyzus longirostris* Miyaz., *Aphis kamtschatica* Pashtshenko.

Термальные поля кальдеры Узона отличаются обширными газогидротермальными эксгаляциями. Здесь на фоне равнинного рельефа при высоте 650 м над уровнем моря формируется и соответствующая термофильная энтомофауна. Из облигатных термофилов на обширных оголенных грунтах, представленных метаморфизированными породами, селятся те же пчелы, осы,

муравьи, скакуны, что и в Долине Гейзеров. На злаках, осоках, ситниках, растущих бордюрами вдоль термальных полей, развиваются монопопуляции многочисленных цикадок *Verdanus evansi* (Achm.), *Limotettix striola* (Fall), *Macrosteles cristatus* (Ribaut), *M. osborni* (Dorst), *Cicadula intermedia* (Boheman), *Morinda sibirica* (Em.), *Balclutha lineolata* Horvart, клопов *Trigonotylus coelestialium* Kirk. *Tytthus pygmaeus* Zett., *Teratocoris saundersi* Dgl. et Sc. Среди тлей облигатных термофилов мы не обнаружили. На ручьях, вытекающих из газогидротермальных источников, в приповерхностном слое цианобактериальных матов, являющихся сообществом многих микроорганизмов, живут при температуре до 40° С личинки мух-береговушек *Scatella stagnalis* (Fall.), *Ephydra scholtzi* Fall., относящиеся к семейству *Ephydridae* (Diptera). Их численность местами достигает 100 особей на 1 дм². На них охотятся многочисленные хищные клопы *Saldula fucicola* J., *S. pallipes* F.; жужелицы *Nebria ochotica* R.P.Sahlb., *Agonum dolens* C.R. Sahlb., *Bembidion dauricum* Motsch., *B. obliquum* Sturm.; муравьи. Вдоль берегов термальных ручьев на оголенных влажных теплых грунтах обильны ногохвостки и жук-пилоус *Heterocerus kamtschaticus* Egorov.



Рис. 1. Фото личинки «крыски» *Eristalinus sepulcralis*.

Из термофильных насекомых наиболее интересны некоторые мухи подсемейства *Eristalinae*.

Мухи сирфиды на термальных полях: видовой состав и особенности экологии. В кальдере Узона и в Долине Гейзеров в водоемах с тионовыми бактериями нами были обнаружены личинки с телескопической дыхательной трубкой, так называемые «крыски». Таких личинок на Камчатке имеют мухи сирфиды как минимум 12 видов (Мутин, 2001). Личинки их обитают в водоемах, богатых продуктами органического распада (рис. 1).

В Узон-Гейзерном районе собраны мухи: подсемейства Eristalinae:

Eristalis tundrarum Frey - в Долине Гейзеров 27.07.1986 г. (1 экз.),

Eristalinus sepulcralis L. - в кальдере Узона на ситниках, осоках, злаках близ термальных полей 12.07-4.08.1977 г. (13 экз.); на берегу по периметру воронки с точечным грифоном 1.07.1986 г. (10 экз.);

Helophilus borealis Stauger - в кальдере Узона на разнотравье 19.07.1977 г. (1 экз.); в Долине Гейзеров у гейзера Первенец 20.08.2002 г. (3 экз.); на VI термальном участке, на глинистой термоплощадке 10.05.2002 г. (1 экз.); у гейзера Великан, по руслу стока, 10.05.2002 г. (1 экз.);

Anasimya lunulata Maigen - в кальдере Узона, западное фумарольное поле 12 и 27.07.1977 г. (2 экз.); Долина Гейзеров, на цветах разнотравья на VI термальном участке, 18.08.2002 г. (2 экз.);

Eurimyia lineata F.- в кальдере Узона, р. Лагерный 12-16.7.1977 г. (5 экз.); Долина Гейзеров, на цветах разнотравья на VI термальном участке 18.08.2002 г. (2 экз.).

Последние 3 вида мух собраны и в районе гейзера Первенец 20.08.2001 г. при откладке яиц в отепленный, влажный, слабо задернованный грунт. Эти же виды были отмечены нами 29.09.2002 г. на источниках Дачные на мелких камнях у ручьев, на термальных источниках Родниковые у теплых водоемов с альгобактериальной взвесью.

Определение мух проведено Л.В.Зиминой (Зоомузей МГУ) и автором по коллекции Кроноцкого заповедника.

Мы исследовали личинок, живущих в газогидротермальных водоемах Восточного термального поля Узона.

Образ жизни. Личинки в III возрасте эллипсоидные, длиной до 18 мм, для дыхания атмосферным воздухом имеют дыхательную трубку (8 мм), которую могут телескопически удлинять до 60 мм, не выходя из пищевого субстрата. Живут в средне- и низкотемпературных водоемах сульфатного типа, как в бессточных газогидротермальных воронках, так и в проточных ручьях с грифонами пульсирующих под водой газов при температуре 12-38° С. и pH = 4,5 - 6. Обычно встречаются на глубине до 20 см в густой толще серо-желто-зеленой взвеси с тионовыми бактериями, как под поверхностью цианобактериальных слоев бурозеленого цвета, так и без них, часто выдвигая дыхательную трубку на поверхность воды. Обилие личинок в теплое время года достигает 80 особей на 1дм³ и

максимально вблизи выхода газов. С наступлением заморозков они выползают выше уровня воды под травяно-моховой покров, зачастую проползая до 5-10 м по оголенному грунту, проявляя в это время отрицательный фототаксис и стремление к колониальности. Мы находили их 5-25 сентября в толще корнеобитаемого слоя и влажной почвы по границе и чуть выше уровня ручья в полосе шириной до 10 см, с плотностью до 90 личинок на 1 дм². Окукливаясь за пределами водоема, мухи разлетаются по окрестному разнотравью, проходя дополнительное питание на цветах.

Лабораторные исследования. Пробы субстрата, а также личинок из него были взяты 22.08.2002 г. на северной границе Восточного термального поля в ручье шириной 20-30 см и глубиной 15-20 см с температурой 20-25° С. и с pH = 5-6 с точечными грифонами газов по руслу, при обилии личинок 60 особей на 1 дм³.

Живых личинок, питавшихся в лабораторных условиях на естественном субстрате, мы взвесили 20.12.2002 г. на аналитических весах, их масса составила соответственно 0,0508, 0,0430, 0,4990, 0,0352 и 0,0433 г, в среднем – 0,0444 г. Размер тела взвешенных живых личинок (12-16 мм) был на 4-8 мм меньше, чем в водоеме. Можно посчитать ориентировочную величину биомассы живых личинок. При обилии 60 особей в 1 дм³ (2,6 г в 1 дм³ питательной среды), биомасса в исследуемом водоеме, видимо, была в 1,5-2 раза выше расчетной. Средняя масса сухой личинки, из числа погибших к этому времени, составила 0,0074 г (n=5).

В садке №1 на влажной фильтровальной бумаге содержались 4 личинки, они 26-28.08.2002 г. окуклились внутри отвердевшей личиночной шкурки, 4-8.09.2002 г. вывелись 3 мухи, т.е. куколочная стадия при комнатной температуре (15-22°С) длится около 10 дней, а успешность выведения мух из личинок III возраста, взятых в природе, составила 75%. Возможно, этот вид (или группа видов) зимует в стадии как мухи, так и личинки III возраста и может встречаться в термальных водоемах одновременно на разных стадиях развития. Во всяком случае, в природе эти же мухи встречались близ термальных ручьев с конца июня до середины августа, а в исследуемом ручье 22-24.08.2002 г. мы встречали личинок размером 18 мм и 12 мм, а также личинок 18-20 мм, ушедших на зимовку в дерновину.

По коллекции сирфид заповедника, определенной Л.В.Зиминой и В.А.Мутиным, а также по Определителю насекомых Дальнего Востока России (Мутин, 1999), мы определили, что мухи принадлежат виду *Eristalinus sepulcralis*, но окраска ног и полос на среднеспинке у них была изменчива и несколько отличалась от известного описания вида в Определителе. Остальные собранные нами личинки были единообразны, при определении (по Кузнецовой, 1999) по морфологическим признакам также подходили к виду *E. sepulcralis*. Этот вид широко распространен в бореальной Голарктике: Хабаровский край, Приморье, Сахалин, Курилы, юг Сибири, а также Япония, Корея, Китай, Монголия, Казахстан, Средняя Азия, Кавказ, Сирия, Европа, Северная Африка, Северная Америка (Мутин, 1999). Для Камчатки данный вид указывается впервые, мы встречали этих мух лишь вблизи термальных водоемов Долины Гейзеров и Узона.

В садке №2 содержалась другая группа личинок при комнатной температуре 15-28° С на естественном пищевом субстрате, который пополнялся из описанного

источника лишь 5.09.2002 г. и 29.09.2002 г. Они продолжали быть активными при pH = 1, последняя личинка погибла 15.01.2003 г., т.е. жила в лабораторных условиях в течение 148 дней, причем кислотность среды в садке понизилась уже через 10 дней от pH = 5-6 до pH = 1,5. Кислотность внутренней среды личинки, замеренная через 30 дней, составляла pH = 6. Гибли личинки по 1-2 в месяц в большинстве своем от бактериоза; при этом становились вялыми, объемными, при отсаживании на фильтровальную бумагу через 2-3 дня вспухали от распирающих газов, при проколе выходил газ с гнилостным запахом, а от личинки оставалась одна шкурка.

Садок №3: часть личинок, собранных 5.09.2002 г. под дерновиной у ручья, была помещена вместе с влажной дервиной в холодильник для прохождения зимней диапаузы при температуре +5°C. К 10.11.2002 г. почти все личинки выползли на подсыхшую поверхность субстрата, кислотность среды на дне садка – pH = 1. Из 10 личинок 7 были уже заражены бактериозом и отсажены, остальные при осмотре садка 27.11.2002 г. также были больны. Из этого не следует, что и в природе такая высокая смертность личинок на зимовке. Возможно, причиной тому - не соответствующие условия содержания (недостаточная аэрация, неподходящие температура и влажность, высокая плотность, активность при недостаточности питания, перезаражение личинок и т.д.).

Следует отметить, что в случайном опыте 3 личинки, собранные 29.09.2002 г. и содержащиеся до 10.11.2002 г. в природной бактериальной взвеси в плотно закрытом сосуде, не только не погибли, но и были несколько крупнее, чем в садке №2. При первом открывании крышки чувствовался сильный запах сероводорода, кислотность среды pH = 4. Этих же личинок на короткое время мы посадили в субстрат с кефирной средой, они сразу выползли на поверхность и в течение 2-х суток ни разу не возвращались для питания. Тот же результат был при опыте с разбавленным компостом. То есть, личинки не всеядны, и подбор несвойственной среды для питания требует специального изучения.

Роль эристаллин в термальных экосистемах. «Крыски» - единственные высшие гетеротрофные организмы, живущие в исследуемых водоемах сульфатного типа. Учитывая их огромную численность, мы предположили, что тионовые бактерии являются для них кормовым субстратом.

Предварительный микробиологический анализ пробы субстрата провела д.б.н. Т.И.Кузякина (НИГТЦ ДВО РАН). Проба состояла, главным образом, из бактерий рода *Thiobacillus*, в основном, *Th. thioparus*. Этот вид бактерий - мезофилл, аэроб, строгий хемоавтотроф, окисляет сероводород, гидросульфид-ион и сульфиды металлов, развивается при нейтральной и слабокислой реакции среды. Серная кислота является обязательным продуктом их обмена веществ. В непроточных условиях сильно подкисляет среду, что и наблюдалось нами в садке №2.

Интересно было выяснить: что личинки выделяют и накапливают.

Мы отмыли личинок в проточной воде и поместили на беззольные бумажные фильтры в чашки Петри (садок №1). Через 4 дня личинок отсадили. На фильтрах остались их экскременты, которые состояли после высыхания из комочков желтовато-серого порошка и мелких блестящих кристалликов, видимым под

бинокуляром. Рентгенно-фазовый анализ обеих фракций сделал с.н.с. М.Е.Зеленский (Институт Вулканологии ДВО РАН). Результат обоих анализов - относительно хорошо раскристаллизованная сера. Примесей других веществ (более 1-2%), кроме серы, нет. На рисунке 2 показан один из спектров пробы. Цифрами над пиками обозначены межплоскостные расстояния в кристаллической решетке исследуемого вещества (в данном случае серы), которым соответствуют пики спектра. На рисунке 3 дано сравнение исследуемого спектра (вверху) с эталоном (внизу). Видно, что, с одной стороны, всем линиям эталона соответствуют линии спектра, а, с другой стороны, в спектре нет неиспользованных линий. Это говорит о том, что сера - чистая, практически без примесей. Возможна некоторая примесь рентгеноаморфного вещества, которое может иметь любое происхождения, в том числе быть ворсом от фильтра.

Рентгенно-спектральный микрозондовый анализ на аппарате «CAMEBAX», проведенный с.н.с. В.М.Чубаровым (Институт Вулканологии ДВО РАН), показал, что в составе сухого вещества тела личинок перед окукливанием содержится: серы - до 5%, железа - до 1,5%, титана - до 3%, меди – до 0,5%.

Анализируя полученные данные, можно сделать некоторые выводы.

1. В газогидротермальных водоемах сульфатного типа обитают личинки *Eristalinus sepulcralis*, которые питаются тионовыми бактериями, и главным образом, наиболее массовой *Thiobacillus thioparus*.

2. Личинки *Eristalinus sepulcralis* толерантны к понижению кислотности среды и остаются активными при pH = 1 в лабораторных условиях свыше 4-х месяцев. Это – уникальная способность среды высших организмов.

3. Личинки эристалин, конкретно *Eristalinus sepulcralis*, способны практически полностью усваивать органическую составляющую микроорганизмов.

4. В результате особенностей процесса пищеварения личинки *Eristalinus sepulcralis* при определенных условиях питания могут выводить с экскрементами чистую кристаллическую серу, участвуя в процессе переотложения и накопления серы. Количественную оценку роли этих насекомых в накоплении серы (обогащении серой поверхностных пород вдоль термальных водотоков) еще предстоит дать.

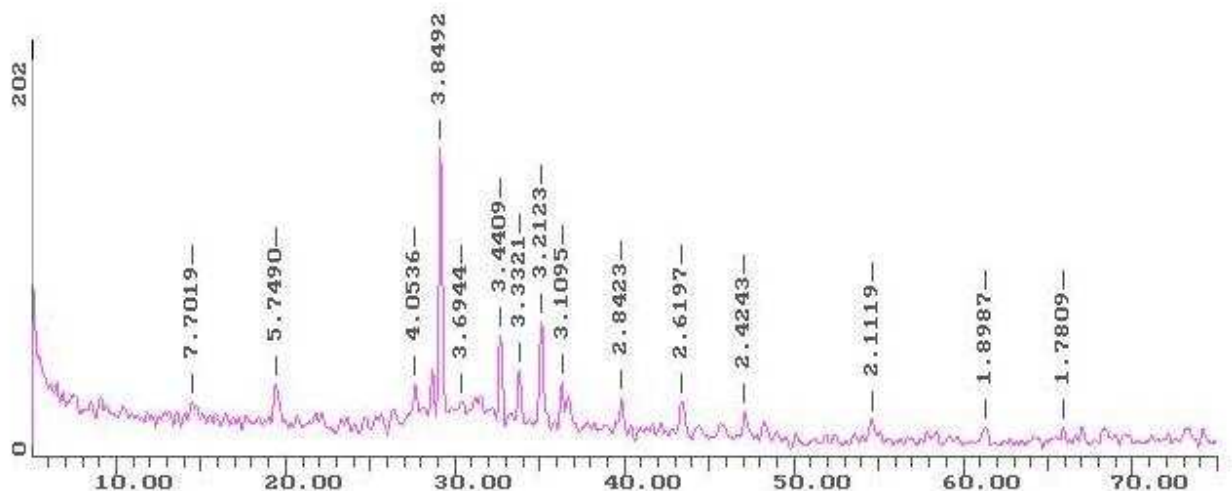


Рис. 2. Спектр пробы экскрементов *Eristalinus sepulcralis*

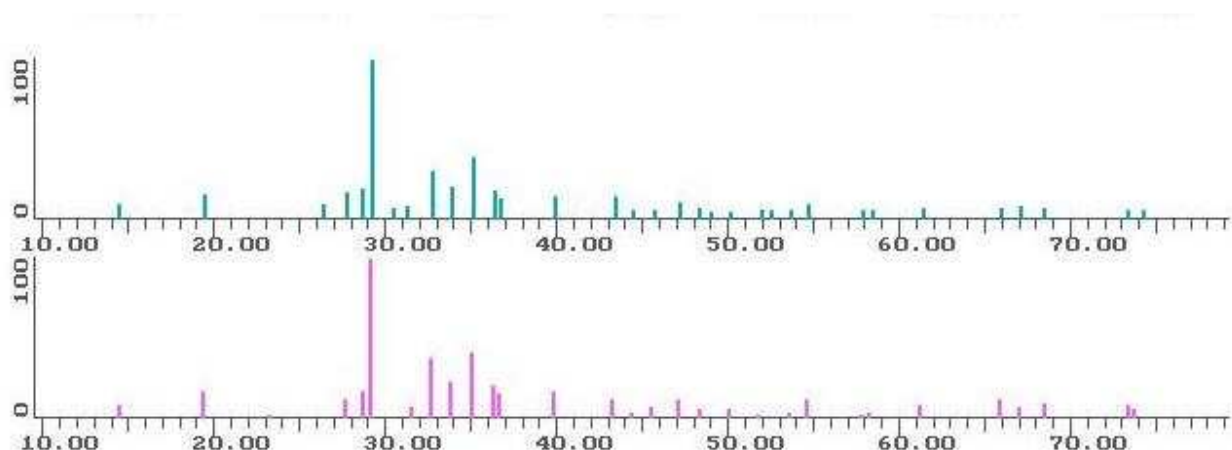


Рис. 3. Исследуемый спектр пробы экскрементов *Eristalinus sepulcralis* (вверху) и эталонный спектр кристаллической серы (внизу)

5. Личинки эристалин, как гетеротрофы, являются важнейшим звеном в экосистемах геотермальных водоемов сульфатного типа. Благодаря их трофическим связям с хемотрофными микроорганизмами, они способны переносить минеральные вещества поствулканических эксгаляций (сероводород, тиосульфиды, сульфиды железа, меди, титана и др.) за пределы водоемов, где уже в составе органики, включают их в метаболизм наземных организмов, участвуя тем самым в переносе вещества и энергии в экосистеме.

Связь биологических и небиологических компонентов в геотермальных экосистемах. Как «крыски», так и другие насекомые, трофически связанные с термофильными микроорганизмами, являясь кормом для птиц, включаются в процессы миграции серы, железа, меди и др. элементов. «Крысок» вполне способны извлекать кулики, которые зондируют мягкий грунт и взвеси своим длинным клювом. В кальдере Узона с наибольшей вероятностью это могут делать сибирские пепельные улиты (*Tringa brevipes* (Vieillot)); во всяком случае, мы наблюдали их возле не очень горячих источников с тионовыми бактериями в районе оз. Хлоридного на Узоне. Сами мухи береговушек, эристаллин, львинок, служат кормом, прежде всего, для камчатских трясогузок (*Motacilla lugens* Gloger), которые более других птиц адаптированы к поиску корма непосредственно у самых термальных источников, возле парящих грифонов, на термофильных водорослях, на глинистой или шлаковой поверхности термальных полей, вдоль прирусловых биотопов. Таким образом, птицы реально участвуют в процессах миграции серы и других химических элементов и соединений.

Роль насекомых и птиц в перераспределении минеральной составляющей термальных водоемов далеко не изучена. Но уже сейчас можно вполне резонно предположить, что миграция и накопление химических элементов и соединений (в частности, серы) в процессе биологической редукции по важнейшим трофическим цепочкам, включая и высшие организмы, является частью процессов современного минерало-рудообразования на Узоне и геохимического круговорота в Долине Гейзеров, которую нельзя не учитывать.

Мы имеем в виду использование одних видов растений и животных другими, утилизацию сапрофагами мертвых тканей, вынос химических соединений и энергии за пределы источников, вследствие естественной миграции живых организмов и их трофических связей и т.д.

Кроме того, благодаря высокой численности в термальных биоценозах, способности некоторых видов к активной жизни в течение всего года, ранним срокам и растянутости их периодических явлений, насекомые:

- благоприятствуют сезонным скоплениям птиц на термальных полях и вблизи термальных источников. Так, весной в Долине Гейзеров на VI и VII термальных участках в некоторые сезоны собирается удивительно большое количество кормящихся бурых дроздов *Turdus eunomus* Temm. (до 40 особей только у Витража) и кукушек *Cuculus canurus* L., *C. saturatus* Blith. (до 20 особей); в 1970-х гг. долина Гейзерной отличалась крупными зимними скоплениями (до 300-600 особей) сибирских горных вьюрков *Leucosticte arctoa* (Pall.); известно, что на Узоне в холодные весны птицы в наибольшем числе стягиваются на гнездовании именно к границам термальных полей; причина тому – более благоприятные условия обитания птиц, и не только ранние сроки снеготаяния на термальных полях, но, прежде всего, богатая, стабильная и доступная кормовая база. Благодаря массовой численности отдельных видов насекомых, птицы могут временно переключаться на их преимущественную добычу; это наблюдается в том числе у птиц, которым в обычных условиях этот корм не свойствен. Так, при высокой численности ручейников ранней весной по берегам Гейзерной их ловят даже поползень (*Sitta europaea* L.) и малый пестрый дятел (*Dendrocopos minor* (L.));

- обогащают органической составляющей высокоминерализованные грунты; мы неоднократно отмечали проростки мха из норок скакунов, проростки злаков, зюзника из норок пчел;

- роющие насекомые улучшают структуру и аэрацию термальных грунтов; в Долине Гейзеров на срезе метаморфизированной глины на глубине 12 см мы насчитывали более 30 норок пчел на 1дм²; норок скакунов на глубине 5-8 см мы встречали до 70 на 1дм²; практически весь пригодный грунт (при температурах ниже 24-26° С) взрыт муравьиными ходами и гнездами.

Таким образом, растения и животные (беспозвоночные, птицы, млекопитающие) определяют важные трофические связи в экологической системе термальных полей Узона и Долины Гейзеров и тем самым играют вполне определенную (стабилизирующую) роль в организации и функционировании экологических систем. Кроме того, благодаря множественным взаимосвязям, высшие биологические сообщества консолидируют экологическую систему не только в границах термальных полей, но значительно шире. Примером может служить принципиальная схема организации экосистемы термальных полей Узона (рис. 4). В принципе подобным образом (в более или менее полном варианте, с акцентами на основную роль тех или иных компонентов) организованы все термальные экосистемы.

Термальные биогеоценозы – важный компонент биоразнообразия Камчатки. Биогеоценозы термальных полей и термальных источников принадлежат к наименее изученным, но при этом являются самыми своеобразными и специфическими экосистемами Камчатки. Их особенность – прежде всего в энергетической составляющей, в том, что они существуют благодаря непрерывному подтоку тепла и химических соединений из глубинных слоев Земли. Мощность теплового потока, физические и химические особенности разгрузки глубинных флюидов определяют, в свою очередь, особенности абиотического и биологического компонентов экосистем, включая видовой состав обитающих здесь микроорганизмов, растений и животных, характер их ассоциации, пространственное размещение сообществ и важнейшие трофические (энергетические и вещественные) связи. Неудивительно, что каждый из термальных биогеоценозов, при общем принципе их организации (подток тепла и вещества из глубинных слоев Земли и их преобразования сначала на абиотическом уровне, а затем в биологических сообществах), тем не менее уникален по облику, структуре и приоритетным механизмам организации и функционирования.

Термальные биогеоценозы представляют собой важный компонент биологического разнообразия региона. Мы проанализировали места встреч 258 видов сосущих насекомых Камчатки: 76 видов тлей (Пашенко, Лобкова, 1990), 76 видов цикад (Vilbaste, 1980) и 106 видов клопов (Кержнер, 1987). Из них - 13% видов живут только в районах термальных источников; не встречается в районах действия термоаномалий 29%; населяют как зональные так и термальные биотопы 58% видов (тлей 55%, цикад 68%, клопов 52% видов). То есть на термальных источниках Камчатки сосредоточена значительная часть видового разнообразия насекомых региона. Аналогичная тенденция прослеживается и в растительном покрове на примере Долины Гейзеров (Рассохина, 2002).

Кроме того, термальные биогеоценозы Камчатки являются:

- резерватами численности зональных видов насекомых. Так, в Долине Гейзеров в силу мозаичности распределения мест и условий обитания, как нигде на Камчатке много на единицу площади монодоминантных микропопуляций. Плотность популяций у более, чем 60 видов (20% известной энтомофауны Долины Гейзеров), здесь ежегодно на порядки выше, чем в зональных биотопах, среди них термогигрофилов-16, термоксиерофилов –17, мезофилов-14, амфибионтов – свыше 10, гидробионтов – 4 вида. Из них 11 видов – космополиты, полифаги, приуроченные в своем ареале к агроценозам;

- первичными очагами адаптации и закрепления теплолюбивых видов, тем или иным образом попавших на Камчатку, в том числе и интродуцентов, это своеобразные «местообитания - ловушки» для мигрирующих термо-мезофильных видов. В подтверждение тому - географическое распространение тлей, клопов и цикад, встречающихся на Камчатке только в зоне действия термальных полей. В их числе: 7 видов – широкие голаркты, 8 – бореальные палеаркты, 8 – с южным ареалом обитания, 7 видов имеют огромные дизъюнкции ареалов (до Тувы, Таймыра, Скандинавии и др.), 2 вида – эндемики Камчатки, 1 вид - узкий эндемик;- ареной становления эндемичных форм. Термопроявления на суше, как результат поствулканической деятельности, геологически молоды, а сроки их активной фазы часто геологически весьма короткие (термальные поля затухают). Вероятно, в частности, - и поэтому биологический эндемизм среди высших растений и животных здесь относительно невелик и в лучшем случае – видового или подвидового уровня. Среди позвоночных животных суши термофильных эндемиков нет вообще, что объясняется еще и их подвижностью: пространственные границы мест их обитания значительно превышают границы конкретных термопроявлений. Из термофильной флоры Камчатки известно 3 неоэндема (Рассохина, 2002).

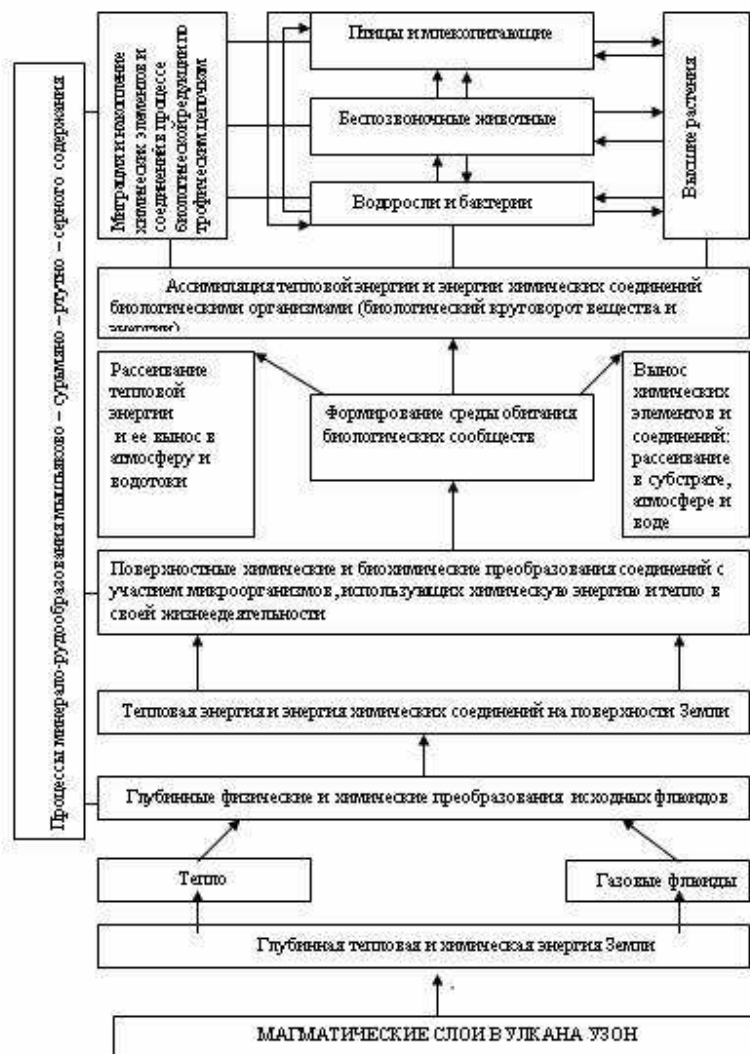


Рис. 4. Принципиальная схема организации экосистемы термальных полей кальдеры Узона.

Из эндемичных насекомых Камчатки известны только или преимущественно с термальных полей следующие виды:

Cixius elbergi Vilbaste, 1980, Паужетка, локальная популяция в зоне действия термального поля, 1-17.07.1975 г., из коллекции К.Ельберга (Vilbaste, 1980);

Aphis kamtschatica Pashtshenko 1992. описан по нашим сборам в Долине Гейзеров 10.08.1986 г., тли питаются на спирее; сбор и наблюдения Л.Лобковой;

Heterocerus kamtschaticus Egorov, 1989 – пилоус камчатский, кальдера вулкана Узон, на шлаках вдоль термальных ручьев Восточного термального поля; 1-20.07.1986 г., 10 экз., там же ежегодно они встречались в июле, августе, до середины сентября; при осмотре других районов с подходящими биотопами пока не найдены (район озера Хлоридное, Восьмерка, Фумарольное, Дальнее, песчаные отмели и

берега р. Гейзерной, Шумной, Бараньей, Семячикского лимана), сбор и наблюдения Л.Лобковой (Егоров, 1989);

Scatella costalis Hendel, 1931; Тюшовские горячие ключи, сборы R. Malaise за 1920-1922 г. (Hendel, 1931);

узкий эндем *Pterostichus diligens* St., известный и с Курильских островов. На Камчатке эта жужелица встречалась нами лишь в Долине Гейзеров и в пойме ручья Горячий Ключ, предпочитает отепленные заболоченные станции; сбор и наблюдения Л.Лобковой (2002).

В дальнейшем, со сбором серий каждого вида, возможно, будут выделены эндемичные формы подвидового уровня. С другой стороны, очевидно, что ареалы термальных эндемиков на Камчатке расширяются, и некоторые виды вполне могут адаптироваться к наиболее теплым районам вне терм.

Термальные биоценозы демонстрируют примеры формирования своеобразных экологических и морфо-физиологических адаптаций живых организмов, какие, например, обнаружены у птиц (Лобков, 1999), у растений (Рассохина, 2002), у насекомых. Например, *Eristalinus sepulcralis*, найденная нами в сероводородных источниках, питаясь тионовыми бактериями, выдерживает понижение кислотности среды до pH = 1,5; выводит с экскрементами микрокристаллическую серу (до 98% состава экскрементов). Береговушки способны в активном состоянии перезимовывать во всех стадиях развития: мы наблюдали спаривание мух, их яйца и личинок в декабре на альго-бактериальных слоевищах на ручье Горячий Ключ, когда температура воздуха была ниже -18°С. Ляввинки (*Stratiomyidae*) активны как на гейзеритовых постройках со следами водорослей, так и в водоемах в толще альгобактериальных взвесей и выдерживают температуру среды до 48°С, а кратковременно – и более высокие температуры. Пчела *Halictus rubicundus* и скакун *Cicindella restricta*, поселяясь на отепленных грунтах, способны регулировать глубину и форму норки в зависимости от температуры и плотности грунта. Кроме того, у скакуна *Cicindella restricta* отмечен, возможно, рекордный, промежуток голодания в период активности. Так, личинка этого вида III-его возраста, взятая на термоплощадке 22.08.2002 г., жила в садке без пищи до 15.01.2003 г. (в случайном опыте, при комнатной температуре), превратившись в «головастика»; при систематическом подкармливании обрела естественный вид. Таких личинок (головастиков) мы встречали в конце августа в Долине Гейзеров при дефиците корма на термальных площадках, лишенных растительного покрова. Индивидуальный учет норки показал, что это - уже перезимовавшие особи, т.е. продолжительность их жизни – свыше 13 месяцев. Только на термальных полях мы наблюдали высокую численность хищной жужелицы *Poecilus fortipes*, приспособившейся зимовать в природных инкубаторах. В конце сентября мы встречали этих жужелиц в пустых норках пчелы рода *Halictus*, где температура грунта на глубине 8—12 см составляет 24°С и больше зависит от подземного тепла, чем от погоды. Подобных примеров при ближайшем изучении можно будет привести множество.

Понимая принципы организации и функционирования термальных биогеоценозов, можно использовать отдельные их элементы и связи в биотехнологиях, моделировать искусственные экосистемы и экосистемы экстремальных условий среды.

Термальные биогеоценозы, вероятно, могут служить рефугиумами сохранения исчезающих, прежде всего, древних, теплолюбивых представителей флоры и фауны. В условиях динамичности пространственных границ, мощности и характера термопроявлений роль рефугиумов, видимо, могли бы выполнять только крупные и геологически долго живущие термальные биогеоценозы. В условиях северных широт это кажется вполне возможным не только в границах одного конкретного термопроявления, но больше – в границах региона, где одни «термали» стареют и исчезают, но другие – возникают вновь (подобие «мигрирующих» мест обитания). Возможно, ксеротермофитные площадки Узона, Долины Гейзеров, Налычева послужили местами сохранения таких теплолюбивых видов как пчела *Halictus rubicundus*, скакун *Cicindella restricta*, жужелица *Poecilus fortipes* Chl.

Состояние термальных источников и некоторые вопросы их сохранения

На Камчатке около 300 проявлений минеральных вод, в том числе порядка 160 – термальных (Петров, 1995). Геофизические и геохимические их особенности, пусть простейшие (температура воды, дебит, химический состав и т.д.), более или менее описаны. А вот биологические компоненты термальных ценозов для подавляющего большинства термопроявлений не известны. И уж тем более не известны особенности экологических связей микроорганизмов, животных и растений.

К сожалению, у нас остается все меньше времени ждать, пока у биологов дойдет очередь до изучения термальных биогеоценозов. Термальные источники Камчатки осваиваются очень быстро. Процессы освоения по известным причинам – подчас трудно управляемые или неуправляемые вовсе. В результате облик и важнейшие компоненты термальных ценозов деградируют так быстро и радикально, что мы просто не успеваем произвести даже их биологическую инвентаризацию, и тем более разобраться в механизмах организации и функционирования экосистем.

По нашим приблизительным подсчетам в той или иной мере антропогенному воздействию подверглись уже более 70% известных термальных источников Камчатки и практически все крупные термопроявления. Почти 40% источников не просто подверглись воздействию человека, но в большей или меньшей мере пострадали от его деятельности. А состояние примерно 15% термальных источников Камчатки можно квалифицировать, как угрожающее, или близкое к тому. Самые существенные неблагоприятные изменения произошли и происходят в облик известнейших термальных ключей, расположенных поблизости от автодорог и населенных пунктов, то есть наиболее доступных для автомобильного транспорта.

Необходима программа по изучению и сохранению термальных биогеоценозов, как составляющая часть программы по изучению и сохранению биоразнообразия Камчатки. Первым этапом следует для термальных источников:

- произвести хотя бы их простейшую биологическую инвентаризацию;
- приостановить «дикий» туризм, принять административные меры для закрепления их за конкретным пользователем;
- в посещаемых – выделить зоны абсолютной неприкосновенности;

- для посетителей провести настильные тропы, не затрагивающие зоны термоаномалий;
- запретить в зонах их действия применение поверхностно-активных веществ и горюче-смазочных материалов;
- вертолетные площадки вынести за пределы активных термальных участков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверин Ю.В. 1948. Наземные позвоночные Восточной Камчатки // Тр. Кроноцкого гос. заповедника. Вып.1. 223 с.

Герасименко Л.М., Орлеанский В.К., Заварзин Г.А. 1989. Геохимическая деятельность водорослей в кальдере Узон // Кальдерные микроорганизмы (отв. ред. Г.А.Заварзин). М.: Наука. С.45-71.

Голуб Н.В. 2002. Геологическое строение Долины Гейзеров // Растительный и животный мир Долины Гейзеров. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С.21-32.

Егоров А.Б. 1989. Семейство Heteroceridae – Пилоусы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.3. Ч.1. Л.: Наука. С.451-453.

Заварзин Г.А., Карпов Г.А. 1989. Деятельность микроорганизмов в кальдерах // Кальдерные микроорганизмы (отв. ред. Г.А.Заварзин). М.: Наука. С.3-28.

Кержнер И.М. 1987. Полужесткокрылые (Heteroptera) Камчатской области // Таксономия насекомых Сибири и Дальнего Востока. Владивосток. С.56-62.

Криволицкая Г.О. 1973. Энтомофауна Курильских островов. Л.: Наука. 315 с.

Кузнецова Н.В. 1999. Мухи-журчалки (Syrphidae) // Определитель пресноводных беспозвоночных России, т. 4. СПб.: Наука. С.326-442.

Леванидова И.М. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока: фаунистика, экология, зоогеография. Л.: Наука. 214 с.

Леонов В.Л. 1986. Геолого-структурные позиции высокотемпературных гидротермальных систем Восточно-Камчатского вулканического пояса // Отчет по теме: Геолого-структурные позиции конвективных гидротермальных систем в стратовулканах. Петропавловск-Камчатский. 240 с.

Леонов В.Л. 1989. Структурные условия локализации высокотемпературных гидротерм. М.: Наука. 104 с.

Леонов В.Л., Гриб Е.Н., Карпов Г.А. и др. 1991. Кальдера Узон и Долина Гейзеров // Действующие вулканы Камчатки: Т.2. М.: Наука. С.94-141.

Леонов В.Л. 1991. О некоторых закономерностях развития гидротермальной и вулканической деятельности на Камчатке // Вулканология и сейсмология. №2. С.28-40.

Лобков Е.Г. 1984. Вулканогенные факторы эволюции сообществ птиц на Камчатке // VIII всесоюзн. зоогеографическая конф.: Тез. докл. (Ленинград, 6-8 февраля 1985 г.). М. С.331-333.

Лобков Е.Г. 1986. Вулканогенные факторы размещения и численности птиц на Камчатке // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Сб. научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С.50-73.

Лобков Е.Г. 1988. Вулканы и живые организмы (экологические проблемы в биовулканологии) // Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология». М.: Знание. 64 с.

Лобков Е.Г. 1999. Экологические адаптации птиц к условиям гнездования на вулканогенных термальных полях // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып.1. М.: Диалог-МГУ. С.122-124.

Лобков Е.Г. 2002. Фауна и население птиц // Растительный и животный мир Долины Гейзеров. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С.139-257.

Лобкова Л.Е. 2002. Насекомые // Растительный и животный мир Долины Гейзеров. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С.72-136.

Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток. 160 с.

Марков В.И. 1962. О значении активных термальных площадок в жизни наземных позвоночных // Вопр. экологии: Матер. IV экологической конф. Т.6. Киев: Высшая школа. С.97-98.

Марков В.И. 1963. К вопросу о географической и локальной изменчивости плодовитости птиц // Зоогеография суши: Тез. докл. III Всесоюзн. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент. С.186-187.

Марков В.И. 1965. Сдвиг сроков периодических явлений у птиц в районах активного вулканизма // Новости орнитологии. Алма-Ата: Наука Казахской ССР. С.233-234.

Марков В.И. 1970. К биологии белой куропатки, обитающей в восточной вулканической зоне Камчатки // Тез докл. молодежной науч. конф., посвященной 100-летию В.И.Ленина. М. С.8-10.

Мосолов В.И., Никаноров А.П. 2002. Млекопитающие // Растительный и животный мир Долины Гейзеров. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С.258-282.

Мутин В.А., Баркалов А.В. 1999. Сем. Syrphidae – Журчалки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука С.342-500.

Нешатаева В.Ю. 1994. Растительные группировки окрестностей горячих ключей. // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Тр. Ботанического ин-та РАН, вып. 16. С.197-200.

Нешатаева В.Ю. 2002. Растительность термальных местообитаний // Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. III. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. С.218-228.

Пашенко Н.Ф., Лобкова Л.Е. 1990. К фауне тлей (Homoptera, Aphidinea) Камчатки // Новости систематики Дальнего Востока. Владивосток. С.5-27.

Петров М.А. 1995. Отчет о результатах специализированной работы по составлению технико-экономических соображений поисков, разведки и освоения минеральных вод Камчатской области (Фонды хранения ФГУ Кам ТФГИ).

Рассохина Л.И. 2002. Флора и растительность // Растительный и животный мир Долины Гейзеров. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С.32-71.

Рассохина Л.И., Чернягина О.А. 1982. Фитоценозы термалей Долины Гейзеров // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. М. С.51-61.

Стенченко А.М. 1975. Особенности пролета птиц в долине Гейзерной // Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Ч. II. М.: МГУ. С.44-45.

Стенченко А.М. 1977а. Птицы камчатских термоаномалий // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитологич. конф. Ч. I. Киев: Наукова думка. С.326-327.

Стенченко А.М. 1977б. Узон-Гейзерный термальный биоценоз Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 7. С.59-60.

Стенченко А.М. 1977в. Гибель кладок яиц холодным летом 1974 г. // Вопр. географии Камчатки. Вып 7. С.59.

Стенченко А.М. 1978. Сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в узонской термоаномалии на Камчатке // Экология. №2. С.89-90.

Стенченко А.М. 1980. Жизнь у вулканов // Человек и природа: Народный университет. Вып. 6. М.: Знание. С.19-69.

Чернягина О.А. 2000. Флора термальных местообитаний Камчатки // Тр. КИЭП ДВО РАН. Вып. 1. Петропавловск–Камчатский: Камчатский печатный двор. Кн. изд-во. С.198-228.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова (гидрология, структура растительности, автотрофные компоненты). Отв. ред. Б.А.Юрцев. Л.: Наука, 1981. С.1-144.

Hendel F. 1931. Entomologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920-1922. Diptera. Brachycera. 3 // Ark. Zool. Stockholm. Bd.23 A. №7. P.1-12.

Vilbaste Uhan. 1980. On the Homoptera Cicadinea of Kamtschaticus // Annali Zologishe. 35. №24. P.367-418.