

58476

Российская академия наук

**Институт биологии внутренних вод
Институт экологии Волжского бассейна**

ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА ХИРОНОМИД

Тольятти, Борок 1996

Российская академия наук

Институт биологии внутренних вод
Институт экологии Волжского бассейна

ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА ХИРОНОМИД

ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА ХИРОНОМИД / Под ред. Н.А.Шобанова и Т.Д.Зинченко. – Тольятти: Борок: ИБВВ и ИЗВБ РАН, 1996. – 178 с.

В сборник включены материалы X Российского симпозиума по хирономидам (п.Борок, Ярославская область, Институт биологии внутренних вод РАН, 10–13 октября 1995г.) .

В работах отражены результаты исследований по фауне, систематике, кариологии и экологии хирономид России, включая каталог хирономид рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) России, бывших республик СССР и мировой фауны.

Ответственные редакторы: **Шобанов Н.А.** (Институт биологии
внутренних вод РАН)
Зинченко Т.Д. (Институт экологии
Волжского бассейна РАН)

Подписано в печать 01.04.96 г. Формат 60х84/16.

Объем 11,25 п.л. Уч.-изд. л. 10,2. Тираж 200.

Печать офсетная. Заказ 1602.

г. Димитровград, Ульяновской обл., ул. Юнг Северного Флота, 107.

Димитровградская типография.

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Россия, 445003, Самарская об., г.Тольятти, ул.Комарина, 10

тел. (8469) 489–319, факс. (8469) 489–504, E.mail KVI@US.TLT.RU

© ИЗВБ РАН, 1996 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Памяти Н. Ю. Соколовой	
ИЛЬИНСКАЯ Н. Б., ПЕТРОВА Н. А. Закономерности проявления инверсионного полиморфизма в центре и по краям ареала <i>Chironomus plumosus</i>	
ПЕТРОВА Н. А., МИХАЙЛОВА П. В. Трехлетнее цитологическое исследование <i>Chironomus balatonicus</i> из зоны Чернобыля (1987-1989)	
ЕЮЛКЕР В. Ф. Зоогеографические отношения Сибирских видов <i>Chironomus</i>	
ШИЛОВА А. И., ШОБАНОВ Н. А. Каталог хирономид рода <i>Chironomus</i> Meigen 1803 (Diptera, Chironomidae) России и бывших республик СССР	
ШОБАНОВ Н. А., ШИЛОВА А. И., БЕЛЯНИНА С. И. Объем и структура рода <i>Chironomus</i> Meig. (Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны	
ДУРНОВА Н. А., БЕЛЯНИНА С. И. Морфологические и кариотипические особенности <i>Glyptotendipes glaucus</i> Meigen из Новоузенской популяции Саратовской области	
ПОЛУКОНОВА Н. В. К диагнозу <i>Chironomus heterodontatus</i> Konstantinov	
ПОЛУКОНОВА Н. В., БЕЛЯНИНА С. И., ДУРНОВА Н. А. Дифференциальный диагноз гомотеквентных видов <i>Chironomus piger</i> Strenzke и <i>Ch. riparius</i> Meigen	
БЕЛЯНИНА С. И., ПОЛУКОНОВА Н. В. Сходство и различие видов <i>Chironomus</i> группы <i>plumosus</i> на уровне кариотипа	
ПОЛУКОНОВА Н. В. К изучению филогенетических отношений видов <i>Chironomus</i> группы <i>plumosus</i>	
БОРИСОВ Р. Р. Влияние сработки уровня в водохранилищах на обитающих в прибрежье личинок хирономид	
ИЗВЕКОВА Э. И., КУЗЬМИНЫХ А. А., НИКОЛАЕВ С. Г. Хирономиды некоторых малых рек бассейна р. Оки и возможность использования их личинок в качестве индикаторов загрязнения	

ИЗВЕКОВА Э.И. Хирономиды некоторых Кубанских лиманов Ах- таро-Гривенской группы	138
ШУЙСКИЙ В.Ф., ЕВДОКИМОВ И.И. Количественная оценка много- факторного лимитирования сообществ макрозообентоса	140
ШУЙСКИЙ В.Ф. Выбор адекватного показателя первичной про- дукции при изучении ее влияния на скорость продукци- рования псевдопопуляций хирономид	147
ЗИНЧЕНКО Т.Д., АЛЕКСЕВНИНА М.С. Изменения хирономидофауны (<i>Diptera, Chironomidae</i>) в низовьях дельты Волги и в Каспийском море в связи с подъемом его уровня	154
ЩЕРБИНА Г.Х. Структура и роль хирономид в составе макро- бентоса экспериментальных мезокосмов при различных плотностях дрейссены и молоди рыб	166

СОКОЛОВА НИНА ЮРЬЕВНА



1916-1995 г.

ПАМЯТИ Н. Ю. СОКОЛОВОЙ

12 августа 1995 г. ушла из жизни, полная идей и планов на будущее, мужественно сопротивляясь неизлечимой болезни, прекрасный ученый и человек Нина Юрьевна Соколова. "Я выкарабкаюсь!", повторяла она, как заклинание. Она умерла на 80-м году жизни, но поверить в это было трудно, потому что Нина Юрьевна почти до самого конца была полна энергии и продолжала работать до последнего дня ее жизни.

Нина Юрьевна прожила долгую и интересную жизнь, вместившую в себя много счастливого и трагического.

Почти вся жизнь Нины Юрьевны была связана с Московским университетом. Еще будучи студенткой, в 1938 году, после тяжелой малярии, она принимала участие в составе экспедиции на Белое море, которая нашла место расположения для будущей Беломорской биологической станции МГУ. В 1940 году Нина Юрьевна закончила биологический факультет МГУ по специальности "зоология и сравнительная анатомия беспозвоночных".

Дальнейшую учебу в аспирантуре временно прервала война. Выжить, выстоять, быть внешне веселой и красивой, и работать, работать, работать Нине Юрьевне помогали железная, нестигаемая воля и оптимизм. И, конечно, друзья, которые были преданы ей, и о которых она сама постоянно заботилась. Во время войны Нина Юрьевна стала бойцом пожарной команды МПБО и сбрасывала с крыши университета зажигательные бомбы. В 1945 г. защитила кандидатскую диссертацию; и с 1948 г. стала старшим научным сотрудником кафедры. Первые работы на Учинском водохранилище Нина Юрьевна начала в 1945 г., а в 1973 г. защитила докторскую диссертацию на тему "Экология донных беспозвоночных подмосковных водохранилищ".

Нина Юрьевна всегда сама работала в полевых условиях в любую погоду, без выходных, и требовала того же от своих подчиненных. Ее фраза: "Идет дождь, а все равно мы будем разбирать пробы," стала легендарной. Те, кому посчастливилось с ней работать, на всю жизнь будут благодарны Нине Юрьевне не только за знания, которыми она щедро делилась, но и за радость общения с ней. Она руководила исследованиями фауны пресных вод в рамках межкафедретской темы "Изучение научных основ водного и рыбного хозяйства малых водохранилищ средней полосы Европейской части СССР", обращая внимание на массовые, хозяйственно важные

формы, на их роль в качестве корма для рыб и значение как биологических помех в водопроводной системе г. Москвы, а так же учитывая функциональные особенности гидробионтов в водохранилищах водоснабжения.

Начиная с 1975 г. параллельно руководила исследованиями по изучению мотыля *Chironomus plumosus* по теме "Вид и его продуктивность в ареале" в рамках проекта 8 б Советской национальной программы "Человек и биосфера". Интересными были последние работы по изучению качества воды малых рек и роли хирономид в процессах их самоочищения, а также по исследованию макрозообентоса р. Москвы как показателя ее санитарного состояния.

Ниной Юрьевной было опубликовано около 150 статей и 4 коллективных монографии:

" Можайское водохранилище". М.: МГУ. 1976.

" Бентос Учинского водохранилища". М.: Наука. 1980.

" Мотыль *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae), систематика, морфология, экология и продукция". М.: Наука. 1983.

" Водохранилища Москворецкой водной системы ". М.: МГУ. 1985.

Нина Юрьевна много и постоянно работала и результатом этого было закономерное признание ее исследований в нашей стране и в мировой науке. Н. Ю. Соколова была членом Международной ассоциации лимнологов. Она принимала участие в большом количестве международных конгрессов и симпозиумов. Все хирономидологи мира знали ее. На последний 26-й Лимнологический конгресс, который проходил в Бразилии в конце июля 1995 г., Нина Юрьевна уже поехать не смогла, хотя у нее там должно было быть два доклада.

Нина Юрьевна была прекрасным организатором, поэтому ее всегда назначали в оргкомитеты всех съездов, конференций и симпозиумов. Она никогда не числилась там формально, она всегда работала. У нее была масса общественных обязанностей, которые невозможно перечислить, но об одной из которых нельзя не сказать: в 1964 г. по просьбе Льва Александровича Зенкевича Нина Юрьевна стала Ученым Секретарем Всесоюзного гидробиологического общества АН СССР и реанимировала его. Все знают, какую роль сыграло ВГБО в жизни гидробиологов нашей страны. Общество помогало в организации исследований, в публикации работ, а самое главное, в преодолении разобщенности специалистов, работающих в разных ведомствах и регионах страны, оно организовывало "школы" для молодых исследователей, а шесть съездов ВГБО стали прекрасными праздниками гидробиологической науки.

Нина Юрьевна всегда охотно занималась педагогической работой. Она читала несколько спецкурсов, вела практикумы и полевые практики, под ее руководством было защищено более 60 курсовых и дипломных работ и 12 кандидатских диссертаций. Она навсегда останется в наших сердцах УЧИТЕЛЕМ.

Светлая память о Нине Юрьевне Соколовой будет жить, пока живы ее друзья и ученики.

Э.И. Извекова

Н.Б. Ильинская*, Н.А. Петрова**

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ИНВЕРСИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ЦЕНТРЕ И ПО КРАЯМ АРЕАЛА *CHIRONOMUS PLUMOSUS*

*Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

**Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Анализ пространственно-временных закономерностей инверсионного полиморфизма природных популяций – одно из ведущих направлений в популяционной генетике. На природных популяциях двукрылых такие исследования были начаты 50 лет назад. Они доказали высокую адаптивность инверсионного полиморфизма популяций и обнаружили его удивительную устойчивость во времени во многих популяциях дрозофил и малярийных комаров. Было установлено также наличие высокого инверсионного полиморфизма популяций в центре ареала и его снижение по краям (Dobzhansky, 1951; Cunha et al., 1959; Anderson et al., 1991; Стегний, 1992).

Интенсивные исследования природных популяций *Chironomus plumosus*, проводимые с начала 70-х гг., в том числе в рамках международной программы "Человек и биосфера", позволили выделить 11 видов-двойников в группе *plumosus* и способствовали накоплению данных об инверсионном полиморфизме природных популяций видов этой группы.

К настоящему времени имеются данные об инверсионном полиморфизме для более чем 50-ти популяций *Chironomus plumosus*, исследованных разными авторами из разных частей ареала – от Швейцарии и Дании на западе до Братского водохранилища на востоке и от юга Болгарии до устья р. Печора на севере. Эти данные представлены на рис. 1. Уровень инверсионного полиморфизма охарактеризован двумя показателями: числом гетерозиготных инверсий на особь (рис. 1, а) и долей личинок с гетерозиготными инверсиями (от общего числа) (рис. 1, б). Из графика следует, что уровень гетерозиготности различных популяций сильно колеблется от очень низкого (как в краевых, так и в центральных популяциях – залив Балтийского моря, район Одессы, озера на Валдайской возвышенности и озеро Искрецкое в Вологодской обл.) до высоких значений, отмеченных для популяций из Валдайского озера и ряда водохранилищ: Рыбинского, Можайс-

кого. Учинского и из района Урала. При этом не обнаруживается какой либо зависимости уровня инверсионного полиморфизма от географического положения изученных популяций.

В одном и том же регионе популяции из разных водоемов выявляют различный уровень гетерозиготности. Так, в озерах Валдая уровень полиморфизма колебался от 18% в оз. Короцкое до 92% в Валдайском, причем уровень гетерозиготности увеличивался с глубиной обитания личинок Ильинская, 1989). Эти данные находятся в соответствии с данными Педерсена (Pedersen, 1978, 1986), полученными для популяций *Chironomus plumosus* из трех озер Дании. Они свидетельствуют о том, что для хирономид, личинки которых длительно развиваются в водоемах, а имаго не нуждаются для размножения в дополнительном питании, и относительно эфемерны, отбор (который очень интенсивен на ранних личиночных стадиях и особенно при линьках) идет на приспособленность к конкретным условиям водоема, тогда как климатический фактор играет не столь существенную роль как у имеющих иную биологию малярийных комаров или дрозофил. Результаты сравнения данных, полученных при повторных исследованиях уровня инверсионного полиморфизма, проведенных для ряда популяций (из озер Валдайской возвышенности, из Рыбинского, Можайского, Беловского и Братского вдхр.) (Ильинская и др., 1988; Кикнадзе и др., 1987, 1991), указывают с одной стороны, на значительную стабильность во времени уровня инверсионного полиморфизма этих популяций, (результаты, полученные для популяции из Братского водохранилища разными авторами с интервалом в 14 и даже 20 лет практически совпадают), а с другой – позволяют выявить наличие сезонных колебаний (Pedersen, 1978; Ильинская и др., 1988) (рис.1, а).

Исследование инверсионного полиморфизма, характеризующегося числом гетерозиготных инверсий на особь и числом личинок с гетерозиготной инверсией (в % к общему числу) недостаточен, так как не позволяет судить о том, с какой частотой меняются в пределах ареала определенные последовательности дисков и их сочетания в разных популяциях данного вида. Хотя у *Chironomus plumosus* выявлено к настоящему времени до 16 инверсионных типов и, соответственно, последовательностей дисков, для анализа мы выбрали только те, которые встречались с частотой, превышающей 5% и были характерны для многих популяций. Анализ был ограничен плечами А, В, С, D, поскольку в плече F инверсии редки, а в плече E очень часто наблюдается расхождение гомологов без видимого различия в последовательности дисков и оно еще требует дальнейшего анализа.

В большинстве изученных популяций значительная часть особей характеризовалась стандартной последовательностью дисков хромосом. Такие популяции были отмечены по всему ареалу. Во многих популяциях из разных географических зон, среди которых преобладали популяции из водохранилищ, стандартная последовательность дисков в плече В (В11) замещалась на альтернативную (В22) при наличии значительного числа особей гетерозиготных по инверсии (Шобанов, 1994) (табл.).

В центральных, юго-западных и южных европейских популяциях, которые обитают на периферии ареала отмечается доминирование особей гомозиготных по инверсии А22 (табл.). При этом на юге Украины (Шобанов, 1994), последовательности дисков в других плечах остаются стандартными. В центре Европы инверсия А22 сочетается с инверсией С22 (Венгрия), или с инверсией D22 (Чехия, Словакия) (Michailova, Matena, 1990; Michailova, Petrova, 1991). В самой северной из изученных популяций (район устья реки Печоры) (Шобанов, 1994) в трех плечах происходит замена стандартной последовательности на альтернативную, гомозиготную В22, С22 и D22 (табл.).

Замена стандартной последовательности в плече D на гомозиготную обнаружена в части популяций на юго-западном крае ареала в Чехии и Болгарии (Michailova, Matena, Fischer, 1990; Michailova, Petrova, 1991). В гомозиготном состоянии эта инверсия присутствует также у значительной доли особей в районе Чернобыля (Петрова, 1991) и других южных районах России (Белянина, 1993; Жиров, 1994; Ильинская, 1988; Ильинская, Петрова, и др., 1988; Кикнадзе, Керкис и др., 1987).

Наконец, в самой западной популяции (из озера Нашател, Швейцария) (Michailova, Petrova, 1991) произошла замена стандартных последовательностей во всех четырех плечах и инверсионно-гомозиготные (табл.), при этом в другом озере – Волензее, отмечена стандартная последовательность дисков в этих плечах (табл.).

В плече D, в этих популяциях, в отличие от популяции из района Печоры, где доминируют особи с инверсией D22, выявлена иная последовательность – D44, которая в гетерозиготном состоянии присутствует у значительной доли особей не только в юго-западных краевых популяциях, но также в районе Чернобыля (Петрова, 1991), под Саратовым (Белянина, Логинова, 1993) и на юге Сибири (Кикнадзе и др., 1987). Таким образом, в пределах ареала *Ch. plumosus* с запада на восток не выявлено клинальной изменчивости ни по частотам инверсионных вариантов в хромосомах, ни по уровню инверсионного полиморфизма, тогда как с юга на север об-

наруживается тенденция к замене одних последовательностей на другие, альтернативные A11 на A22 через гетерозиготные инверсии. Если не учитывать широко распространенную и, несомненно, связанную с условиями обитания в каждом конкретном водоеме, инверсию B12, для природных популяций *Ch. plumosus* выявляются как гомозиготизация периферийных популяций, так и известная для двукрылых закономерность снижения уровня инверсионного полиморфизма к краям ареала.

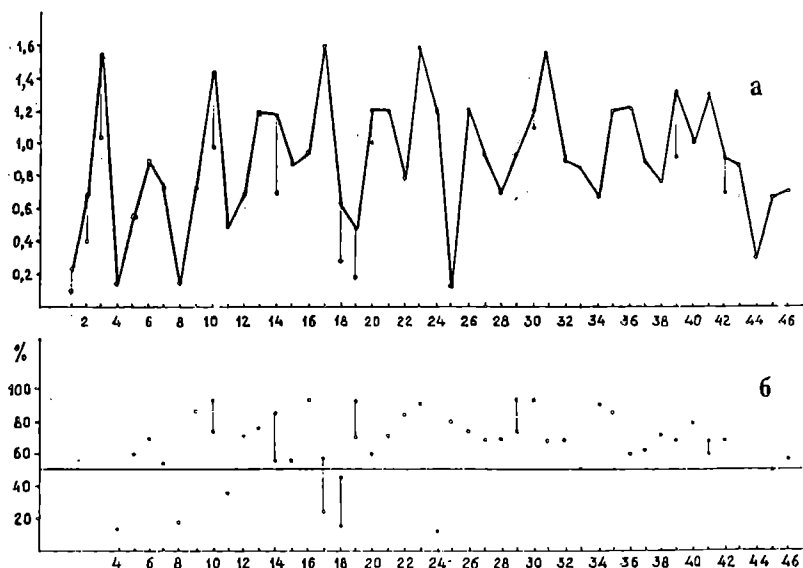


Рис.1. Изменчивость уровня инверсионного полиморфизма природных популяций *Chironomus plumosus* с запада на восток (на графике - слева направо).

а) число гетерозиготных инверсий на особь (по горизонтали);

б) доля личинок с гетерозиготными инверсиями в популяциях (по по-

Продолжение подписи под рисунком.

горизонтальными линиями соединены минимальные и максимальные показатели, обнаруженные в разные годы и разные сезоны; цифрами по вертикали обозначены популяции *Chironomus plumosus*:

- 1-3 озеро Дании (Kattinge, Tisso, Tystrup, Pedersen, 1978)
- 4 Залив Заалер-Бадден, Германия, (Шобанов, 1994)
- 5 Куршский залив, Калининградская обл. (Максимова, 1980)*
- 6 Зельвинское вдх., Гродненская обл. Беларусь (Шобанов, 1994)
- 7 Бочаг у р. Западнй Буг, Украина (Шобанов, 1994)
- 8 Канал у озера Ялпуг у Одессы (Шобанов, 1994)
- 9 озеро Осыно, Псковская обл. (Максимова, 1979)
- 10 пруд у дер. Монкино, Псковская обл. (Жиров, 1994)
- 11 Озеро Большой Окуненок, Ленинградская обл. (наши данные)
- 12 Озеро Красное, Ленинградская обл. (наши данные)
- 13 Пруд, Старый Петергоф, Ленинградская обл. (наши данные)
- 14 Пруд в Усть-Ижоре, Санкт-Петербург (Максимова, 1979)
- 15 Река Псел, Киевская обл., Украина (наши данные)
- 16 Водоем-охладитель в Чернобыле, Украина (наши данные)
- 17 Озеро Валдайское, Новгородская обл. (Ильинская, 1989)
- 18 Озеро Брезгово, Новгородская обл. (наши данные)
- 19 Озеро Короцкое, Новгородская обл. (наши данные)
- 20 Можайское вдх., Московская обл. (Кикнадзе и др., 1991)
- 21 Пойма р. Москва в Строгино, Москва (Кикнадзе и др., 1987)
- 22 Рузское вдх., Московская обл. (Максимова, 1979)
- 23 Учинское вдх., Московская обл. (Кикнадзе и др., 1987)
- 24 Иваньковское вдх., Тверская обл. (Максимова, 1980)
- 25 Озеро Искрецкое, Ярославская обл. (Шобанов, 1994)
- 26 Пруд в д. Григорово, Ярославская обл. (Шобанов, 1994)
- 27 Пруд в п. Борок, Ярославская обл. (Шобанов, 1994)
- 28 Канал у Рыбинского вдх., Ярославская обл. (Шобанов, 1994)
- 29 Обвалованный водоем в п. Борок, Ярославская обл. (Шобанов, 1994)
- 30 Рыбинское вдх. бывш. русло Волги, Ярославская обл. (Максимова, 1979)
- 31 Рыбинское вдх. бывш. русло Волги, Ярославская обл. (Шобанов, 1994)
- 32 Озеро Кубенское, Вологодская обл. (Шобанов, 1994)

Продолжение подписи под рисунком.

- 33 Цимлянское вдх., Волгоградская обл. (Максимова, 1980)
- 34 Озеро Голодная губа в устье р.Печора, Архангельская обл. (Шобанов, 1994)
- 35 Волчинское вдх. у р.Чусовая, Средний Урал (Филинкова, 1992)
- 36 Верхне-Исетское вдх., Екатеринбургская обл. (Филинкова, 1992)
- 37 Озеро Тавтагуй, Средний Урал (Филинкова, 1993)
- 38 Пойменный пруд в Краснодарском крае (Шобанов, 1994)
- 39 Пруд в г.Бердске, Новосибирская обл. (Кикнадзе и др., 1987)
- 40 Искитимский пруд, Новосибирская обл. (Кикнадзе и др., 1987)
- 41 Озеро Монатка, Томская обл. (Кикнадзе и др., 1991)
- 42 Беловское вдх., Кемеровская обл. (Кикнадзе и др., 1987)
- 43 Братское вдх., Иркутская обл. (Максимова, 1979)
- 44 Братское вдх., залив Одисса, Иркутская обл. (наши данные)
- 45 Братское вдх., Иркутская обл. (Кикнадзе и др., 1987)
- 46 Братское вдх. залив Одисса, Иркутская обл. (Шобанов, 1994)

* Примечание: Из работ, выполненных до 1983 г., мы использовали только данные Максимовой (1979, 1980), поскольку могли по предоставленным нам постоянным препаратам убедиться в принадлежности личинок этих популяций к виду *Chironomus plumosus*.

Распространение популяций *Chironomus plumosus* L.
с различными гомозиготными инверсиями в
плечах A, B, C, D по ареалу

Зиготические сочетания плеч	Распространение
A11, B11, C11, D11	От Германии, Дании и Швейцарии (Волензее) до Братского водохранилища и Краснодарского края
A11, B22, C11, D11	От Куршского залива до Кемеровской обл., включая почти все водохранилища.
A11, B22, C22, D22	Север России (р-н Печоры)
A22, B11, C11, D11	Юг Украины (р-н Одессы)
A22, B11, C22, D11	Венгрия
A22, B11, C11, D22	Чехия, Словакия
A11, B11, C11, D22	Болгария (София, Пловдив)
A22, B22, C11, D22	Болгария (Дуранкулак), Чехия, Словакия,
	(часть личинок из Чернобыля)
A22, B22, C22, D22	Швейцария (Нашател)

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1993. Кадастр хромосомных последовательностей видов *Chironomus* группы *plumosus*. I. Кариофонд *Chironomus plumosus* L. // Цитология. Т.35, N 8. С.65-70.

Жиров С.В. 1994. Хромосомный и геномный полиморфизм в популяциях хирономид Псковской области: Автореф. канд.дис. Спб. 16 с.

Ильинская Н.Б. 1989. Морфологическая изменчивость политенных хромосом личинок хирономид в естественных условиях обитания: Автореф. докт дис. Л. 38 с.

Ильинская Н.Б., Петрова Н.А., Демин С.Ю. 1988. Сезонная динамика хромосомного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1988. Т. 24, N 8. С. 1393-1399.

Кикнадзе И.И., Керкис И.Е., Филиппова М.А. 1987. Хромосомный полиморфизм в природных сибирских популяциях *Chironomus plumosus* // Зоол. журн. Т. 64, вып. 6, С. 877-882.

Кикнадзе И.И., Филиппова М.А., Извекова Э.И. 1991. Кариологическая характеристика видов-близнецов группы *plumosus* из Можайского водохранилища (Diptera, Chironomidae) // Сиб. биол. журн. Вып.6. С. 9-18.

Максимова Ф.Л. 1979. Структурная организация политенных хромосом личинок *Chironomus plumosus* L. в связи с полиморфизмом вида: Канд. дисс. Л.: Ин-т Цитологии АН СССР. 224 с.

Максимова Ф.Л. 1980. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Chironomus plumosus* // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Л. : Наука. С. 31-39.

Петрова Н.А. 1991. Хромосомные перестройки трех видов хирономид из зоны Чернобыля (Diptera, Chironomidae) // Генетика. Т. 27, N5 С. 836-848.

Стегний В.Н. 1992. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров // Изд. Томского ун-та, Томск. 137 с.

Филинкова Т.Н. 1992. Кариотип *Chironomus plumosus* L. из водоемов Среднего Урала. // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). ЗИН РАН, Спб. С.186-188.

Шобанов Н.А. 1994. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм // Цитология 1994. Т.36, N11. С. 1129-1145.

Anderson W.W., Arnold J., Baldwin D.G., et al. 1991. Four decades of inversion polymorphism in *Drosophila pseudoobscura* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 88. P. 10367-10371.

Cunha Da A.B., Dobzhansky Th., Spassky B. 1959. Genetics of natural populations. 28. Supplementary data on the chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni* in its relation to the environment // Evolution. Vol. 13. P. 398-404.

Dobzhansky Th. 1951. Genetics and origin of species // New York: Columbia Univ. Press. 364 p.

Michailova P., Matena, Fischer J. 1990. The classification of different *Chironomus plumosus* L. populations after the homozygous inversion types of polytene chromosomes // Abstr. 2nd. Intern. Congr. Dipterology, Bratislava, August 27- Sept. 1. P. 155.

Michailova P., Petrova N.A. 1991. Chromosome polymorphism in geographically isolated populations of *Chironomus plumosus* L. (*Chironomidae*, *Diptera*) // Cytobios. Vol. 67. P. 161-175.

Pedersen B. V. 1978. Comparison of the inversion polymorphism in three Danish populations of the midge *Chironomus plumosus* L (*Diptera*, *Chironomidae*) // Hereditas. Vol. 89. P. 151-162.

Pedersen B. V. 1986. On microgeographic differentiations of a chromosomal polymorphism in *Chironomus plumosus* L. from lake Tystrup-Bavelse, Denmark (*Diptera*: *Chironomidae*) // Hereditas. Vol. 105. P. 209-220.

Н. А. Петрова*, П. В. Михайлова**

ТРЕХЛЕТНЕЕ ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *CHIRONOMUS BALATONICUS* ИЗ ЗОНЫ ЧЕРНОБЫЛЯ (1987-1989)

* Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

** Институт зоологии БАН, София, Болгария

Цитогенетический контроль природных популяций хирономид, собранных на протяжении нескольких лет из одного и того же водоема, позволяет выяснить не только какие изменения и с какой частотой возникают в хромосомах изучаемых видов, но и проследить судьбу этих перестроек в течение нескольких генераций.

Подобный контроль проведен на популяции *Ch. balatonicus*, собранной на протяжении трех лет в водоеме-охладителе Чернобыльской атомной станции (табл. 1). В настоящее время этот вид наряду с *Ch. plumosus*, интенсивно исследуется как модельный. В результате хорошо изучены особенности кариотипа *Ch. balatonicus*, состояние кариофонда многих популяций Европы и Сибири и составлены цитологические карты политенных хромосом (Devai et al., 1983; Кикнадзе, Керкис, 1986; Кикнадзе и др., 1986; Michailova, 1989; Кикнадзе и др., 1991; Белянина, Логинова, 1983).

Использовались обычные методики окраски политенных хромосом и перевод временных препаратов в постоянные.

Имеющиеся цито-популяционные данные в значительной степени облегчают работу с этим видом. *Ch. balatonicus* имеет $2n = 8$, относится к цитоккомплексу *thummi*: AB, CD, EF и G. Центромеры локализованы, хромосома IV с двумя Кольцами Бальбиани и ядрышком.

За три года цитогенетического мониторинга в популяции обнаружены изменения как в морфологии, так и структуре политенных хромосом из клеток слюнных желез (Петрова, 1991; Петрова и др., 1994; Michailova, Petrova, 1994).

Наиболее распространенным типом аберраций оказались инверсии. Уровень инверсионного полиморфизма популяции чрезвычайно высок - 88,0-89,0%. В 1987 и 1989 годах отмечено по 11 типов инверсий, в 1988г. - 15 типов. Среднее число инверсий на особь колеблется от 1,25 (июнь 1987г.) до 1,97 (июнь 1989г.) (см. табл.).

Время сбора, число исследованных особей и уровень гетерозиготности популяций *Ch. balatonicus* из водоема-охладителя Чернобыльской атомной станции

Дата сбора	Число исследованных личинок	Частота особей (в %) с гетерозиготными инверсиями	Число инверсий на особь
VI 1987 г.	56	98,2	1,25
VI 1988 г.	66	88,0	1,48
VIII 1988 г.*	49	89,8	1,59
IX - XI 1988 г.*	146	87,7	1,57
VI 1989 г.	33	97,0	1,97

* - материал обработан И.Е. Керкис и О. Иванченко

Гетерозиготная инверсия A12 стойко поддерживается в популяции из года в год с частотой 38,2-50,0%. Также постоянно присутствуют особи как со стандартной последовательностью A11, так и инверсионно-гомозиготной A22. При этом, если в июне 1987г. личинки с инверсией A22 встречались с частотой 20,0%, то к июню 1989г. этот показатель снизился до 3,0% (рис.).

В плече В, как правило, сохранялась стандартная последовательность B11. И только в июне 1989г. появляется гетерозиготная инверсия B15 у 27,3% особей, не встречавшаяся ни в 1987, ни 1988 годах. Особо следует обратить внимание на перicenрическую инверсию в хромосоме I. Она постоянно присутствовала у особей чернобыльской популяции из года в год с частотой, которая постепенно повышалась от 3,6% в 1987г. до 27,2% в 1989 г. (рис.).

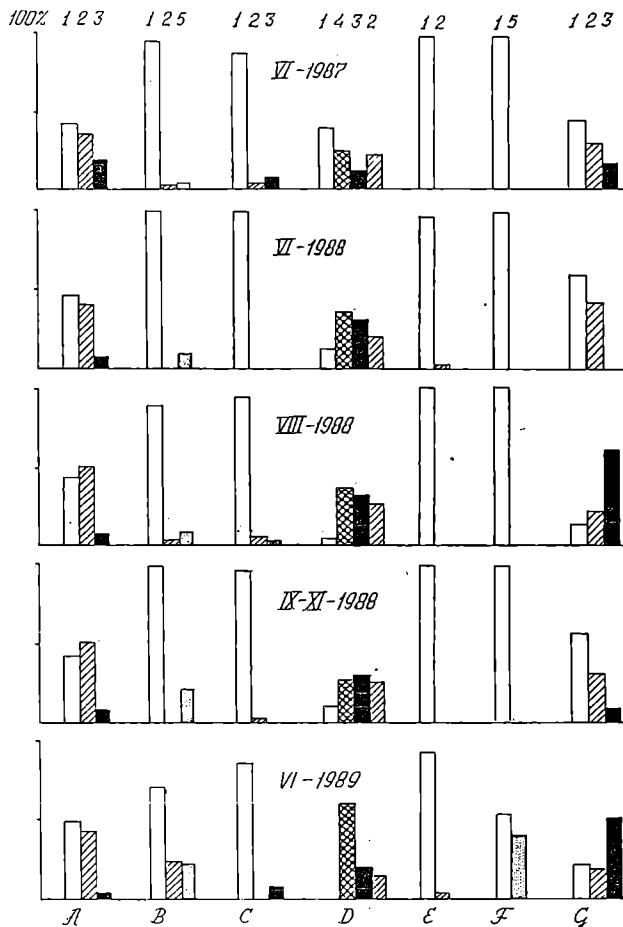


Рис. Частоты встречаемости инверсий в плечах хромосом I, II, III и IV *Ch. balatonicus* на протяжении 1987-1989 гг. в зоне Чернобыля.

В плече С обнаружены три инверсии (C12, C16, C17) с разными частотами, как правило, не превышающими 3,6%. Гетерозиготная инверсия C12 отмечена у части личинок в гомозиготном состоянии (в июне 1987 г. - 3,1%, августе 1988 г. - 2,1% и июне 1989 г. - 9,0%) (рис.).

Наиболее полиморфно плечо D (рис.). В нем отмечено 10 гетерозиготных инверсий, две из которых D12 и D15 постоянно присутствовали в популяции. При этом оказалось, что доля особей со стандартной последовательностью D11 уменьшилась с 40,0% в июне 1987 г. до 0% в июне 1989г. и соответственно, доля особей с инверсионной гомозиготой D 22 увеличилась с 11,0% в июне 1987г. до 31,5% осенью 1988г. и 21,0% в июне 1989г. Остальные гетерозиготные инверсии периодически возникают и исчезают в популяции в разные годы.

Плечи E и F - мономорфны. В плече E отмечены только 2 гетерозиготные инверсии (Y12 - 1,5%, E13 - 3,0%). В июне 1989г. почти половина особей выборки (42,2%) характеризовалась наличием перичентрической инверсии, которая не отмечена в первые два года (рис.).

В плече G постоянно присутствует система G11-G12-G22, соотношение частот встречаемости личинок с этими последовательностями различно в разные годы (рис.). Таким образом найдено 10 новых для вида инверсий: B15, C16, C17, D6, D7, D1.14, D1.15, E12, E13, G13.

Из других хромосомных перестроек следует отметить две транслокации: гетерозиготную транслокацию плеча A на плечо E и гомозиготную - хромосомы IV на плечо A, встреченные у единственных особей в 1987 и 1988 годах соответственно. Выборка июня 1988 г. была насыщена микроделециями, хроматидными и хромонемными (порциальными) разрывами (Key1, ???), микротранслокациями гетерохроматина на теломеры хромосом. Эти перестройки характеризовались мозаичным проявлением. В исследованной популяции впервые для вида отмечены особи с добавочными В-хромосомами: в июне 1987 г. - с частотой 5,4%, в июне 1988 г. - 2,1% и июне 1989 г. - 3,0%. Можно предполагать, что возникновение этой геномной мутации непосредственно связано с условиями обитания личинок, а именно с повышением фона радиации.

Теломеры политенных хромосом *Ch. balatonicus* из черныбыльской популяции приобретают ярко выраженное свойство эктопической конъюгации. Чаще других в такие контакты вступали теломеры плеч F, B и C, реже D и A, еще реже E и очень редко теломеры G плеча. С наибольшей частотой возникали эктопические ассоциации теломер следующих плеч: B-F, C-F, B-C, D-F и A-F.

Выборка июня 1989 г. отличалась тем, что политенные хромосомы имели "плохую" морфологию и характеризовались многочисленными функционально-структурными отклонениями от стандартного кариотипа. Гетерозиготность по пuffed и дискам, в том числе центромерным, была типична и встречалась почти у каждой второй личинки. Кроме того, активация отдельных участков хромосом, которая влекла за собой разрыхление и размытость многих дисков, чрезвычайно затрудняла получение четких картин. У одной личинки хромосома III была полностью вакуолизирована.

В заключении необходимо отметить следующие особенности популяции Чернобыля.

1. На третий год обитания личинок в зараженном радиоактивном районе пораженными оказались чрезвычайно важные участки хромосом, а именно центромерные участки. К июню 1989г. частоты встречаемости особей с перичентрическими инверсиями в хромосомах I и III оказались значительными: 27,2% и 42,4% соответственно. У большей части личинок без перичентрических инверсий центромерные диски были в гетерозиготном состоянии.

2. Отмечено полное исчезновение личинок со стандартной последовательностью плеча D (D11) и соответственно увеличение доли личинок гетерозиготных (D12) и гомозиготных (D22) по этому плечу.

3. В популяции обнаружены, хотя и значительно реже, чем инверсии, транслокации, дефишенсы, гаплоидные и хромонемные разрывы хромосом, а также В-хромосомы.

4. В популяции из года в год с высокой частотой присутствуют особи гетерозиготные по пuffed и дискам. Изменение морфологии дисков и "разрыхленность" хромосом типично для особей, собранных в июне 1989г.

Таким образом, отмеченные цитологические особенности хромосом указывают на наличие процессов, которые могут привести к дестабилизации генома *Ch. balatonicus*, длительно обитающему в условиях радиоактивного заражения.

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1983. Кадастр хромосомных последовательностей видов *Chironomus* группы *plumosus*. I Кариофонд *Chironomus balatonicus* Devai, Wuelker, Scholl // Цитология. 1993. Т.35, N 4. С. 87-92.

Кикнадзе И.И., Керкис И.Е. 1986. Сравнительная характеристика рисунка дисков политенных хромосом сибирских видов-близнецов *Chironomus balatonicus* и *Chironomus muratensis* // Цитология. Т.28, N 4. С. 430-436.

Кикнадзе И.И., Керкис И.Е., Филиппова М.А. 1986. Сравнительный анализ рисунка дисков группы *plumosus* из Западной Сибири // Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск: ИГиГ. С.50-64.

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас. Наука, Сибирск. отд. 112 С. 112.

Петрова Н.А. 1991. Хромосомные перестройки трех видов хирономид из зоны Чернобыля (*Diptera*, *Chironomidae*) // Генетика. Т. 27, N 5. С. 836-848.

Петрова Н.А., Иванченко О.В., Керкис И.Е. 1994. Цитогенетическая структура популяций комара-звонца *Chironomus balatonicus* // Цитология. Т. 36, N 5. С. 469-478.

Devai G., Wuelker W., Scholl A. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. (*Diptera*). IX. *C. balatonicus* sp.n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zool. Acad. Scient. Hung. Vol. 29. P. 357-374

Keyl H.-G Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus limnii*. II. Strukturveränderungen an den Speicheldrüsen-Chromosomen nach Röntgenbestrahlung von Embryonen und Larven. Chromosoma. Bd. 9. S.441-483.

Michailova P. 1989 The polytene chromosomes and their significance to the systematics of the family *Chironomidae*, *Diptera*. // Acta Zool. Fenn. N 189. 107 p.

Michailova P., Petrova N. 1994. Cytogenetic characteristics of *Chironomus balatonicus* Devai, Wuelker, Scholl (*Diptera*, *Chironomidae*) from the Chernobyl region. // Cytobios. Vol. 79 P. 15-29.

В. Ф. Вюлкер

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ *CHIRONOMUS*Биологический институт I (зоологии) при университете
Альберта Людвигса, Фрайбург, Германия,

Знания о роде *Chironomus* расширялись в России в соответствии с включением в исследования цитотаксономических методов. Сибирь была, судя по высокому инверсионному полиморфизму большинства населяющих ее видов *Chironomus*, центром эволюции рода. Основательные цитотаксономические исследования послужили ключом к пониманию соответствующих данных из других частей света.

Сибирь и Западная Европа близки зоогеографически. К примеру, большинство сибирских видов группы *plumosus* представлены также на Западе (рис.1). Так *C. plumosus*, *C. muratensis* и *C. nudiventris* (которые впервые описанные на Западе) *C. borokensis*, *C. balatonicus*, и *C. entis* известны из обоих регионов (обсуждаются только цитологические результаты).

Кроме группы *plumosus*, можно привести другие виды с более или менее циркумполярным распространением (рис.2): *C. fundatus*, *C. wuelkeri* (Филинкова, Беянина, 1993) и менее ограниченные *Ch. beljaninae* (Wuelker, 1991a) и виды группы *riihimakiensis* (Kiknadze et al., 1994). Заслуживает также упоминания *C. satatilis*; однако, его отличия от *C. holomelas* недостаточно ясны, что может дать повод для сомнений его видовой самостоятельности. Другие узловые виды, подобные *C. melanescens*, *C. obtusidens* и *C. (Chaetolabis) masahi* не ограничены севером.

Голарктическое распространение обнаруживается не только для *C. entis* (Вюлкер, 1992), но также для *C. longistylus* и *C. tenuistylus* (Wuelker, 1991b). Однако о находках в России последних двух видов еще не сообщалось.

Этот конспект явно не полный. Поскольку он основан на цитотаксономических данных, то отражает в большей степени распределение семейства исследователей, владеющих цитотаксономической техникой (или соответственно, людей способных присылать правильно фиксированных личинок), чем настоящее распределение видов!

Сравнительные исследования в Сибири и Фенноскандии внесли весомый вклад в знания о примитивных видах *Chironomus*, которые отличаются базовыми последовательностями дисков, в большинстве случаев "плохой" структурой хромосом и наличием гетерохроматиновых блоков в центромерах. Эти данные оживляют вопрос, действительно ли *thummi*-комплекс положил начало эволюции рода в северном полушарии и является ли он в эволюционном плане более старым, чем *pseudothummi*-complex.

ЛИТЕРАТУРА

Вюлькер В. 1992. Проблемы кариосистематики рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Информ. бюл. Биол. внутр. вод. Вып. 93. С. 57-62.

Филинкова Т.Н., Белянина С.И. 1993. Новый вид рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из водоемов полярного Урала // Зоол. журн. Т. 72. С. 113-123.

Kiknadze I.I, Siirin M.T., Wuelker W. 1994. Siberian species of the *rithimakienensis*-group in the genus *Chironomus*. 2. Inversion polymorphism and cytophylogeny // Spixiana. Suppl. 20. P. 115-125.

Wuelker W. 1991a. *Chironomus fraternus* sp.n. and *C. beljaninae* sp.n., sympatric sister species of the *aberratus* group in Fennoscandian reservoirs // Entomol. Fennica. Vol. 2. P. 97-109.

Wuelker W. 1991b. Chromosomal, morphological and biological differences between *Chironomus tenuistylus* Brundin and *C. longistylus* Goetghebuer (Diptera: Chironomidae) in Fennoscandia and the USA // Ent. scand. Vol. 14. P. 231-240.



Рис.1, (Пояснения в тексте).

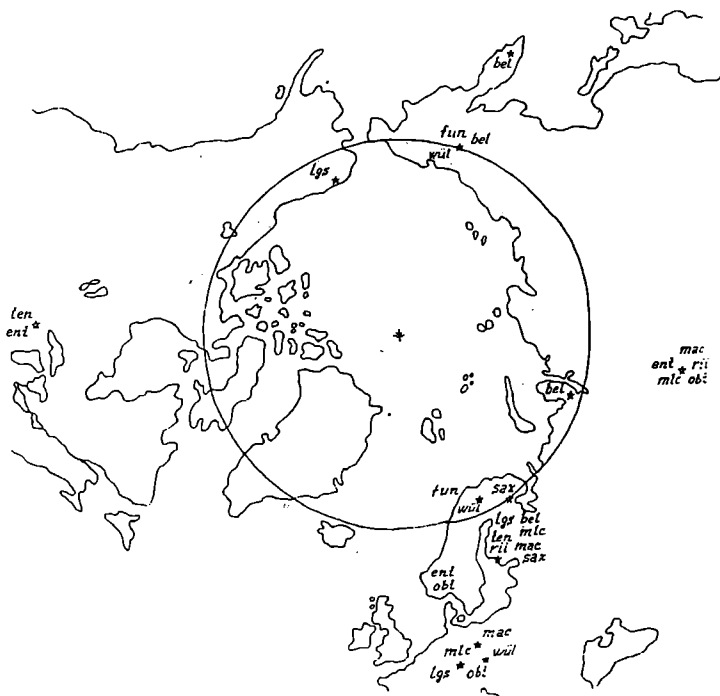


Рис. 2. (Пояснения в тексте).

А. И. Шилова, Н. А. Шобанов

КАТАЛОГ ХИРОНОМИД РОДА *CHIRONOMUS* MEIGEN 1803
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE) РОССИИ И БЫВШИХ РЕСПУБЛИК СССР

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок

Ареал рода *Chironomus* Meig., процветающего ныне и наиболее крупного по объему, охватывает все континенты (пока не известны находки только из Антарктиды). Его представители заселяют преимущественно эвтрофные и мезотрофные водоемы: озера, пруды, лужи, водохранилища, эстуарии и слабопроточные участки рек, живут в море и в горных водоемах на высоте до 4000 м. Велико значение личинок *Chironomus* в функционировании водных экосистем: они являются одним из наиболее ценных кормовых объектов рыб, птиц и ряда беспозвоночных, общеизвестна их роль в естественном самоочищении водоемов.

Chironomus – один из самых первых признанных родов семейства, но на видовом уровне один из самых запутанных. В XIX в. в его состав по Линдебергу (по: Ashe, 1983) входило 1300 видов. Позже выяснилось, что многие из них не только не относятся к роду *Chironomus*, но принадлежат к другим подсемействам. В результате объем рода сократился в 20 раз. Геттебюром (Goetghebuer, 1937) для подродов *Chironomus* s. str. и *Camp-tochironomus* было указано 30 видов; в роде *Chironomus* (*Tendipes*) он выделял 9 подродов, 7 из которых в современной номенклатуре хирономид рассматриваются как самостоятельные роды. Впервые наиболее полные данные о составе и распространении хирономид рода *Chironomus* Европы представлены в "Лимофауне Европы" (Fittkau, Reiss, 1978) – 59 видов. Линдеберг и Видерхольм (Lindeberg, Wiederholm, 1979) в сводке по таксономии европейских хирономид подрода *Chironomus* s. str., указали 46. В каталоге палеарктических двукрылых указано 85 видов (Ashe, 1983).

Сведения о составе хирономид рода *Chironomus* России и бывших республик СССР в перечисленных сводках далеко неполные: в "Лимофауне Европы" (Fittkau, Reiss, 1978) приведено 11 видов, в статье по таксономии (Lindeberg, Wiederholm, 1979) – 7, в каталоге (Ashe, 1983) – 26 видов, а в обзоре кариотипов хирономид подсемейства *Chironominae* мировой фауны (Петрова, 1990) указан 31 валидный вид.

В каталог палеарктических хирономид (Ashe, Cranston, 1990) не включены описанные в основном после его публикации 15 видов: *Chironomus* (*Camptochironomus*) *obscurus** Filinkova et Beljanina 1994, *Ch.* (*Chaetolabis*) *globulus* Filinkova et Beljanina 1993, *Ch.* (*Lobochironomus*) *montuosus* Ryser et al. 1985, *Chironomus* s.str.: *Ch. agilis* Schobanov et Djomin 1988, *Ch. beljaninae* Wuelker 1991, *Ch. borokensis* Kerkis et al. 1988, *Ch. brevisetis* Shilova 1989, *Ch. curabilis* Beljanina et al. 1990, *Ch. entis* Schobanov 1989, *Ch. fundatus* Filinkova et Beljanina 1993, *Ch. novosibiricus* Kiknadze et al. 1993, *Ch. pankratovae* Grebenjuk et al. 1989, *Ch. tuvanicus* Kiknadze et al. 1993 (1992), *Ch. usenicus* Beljanina et Loginova 1994, *Ch. wuelkeri* Filinkova et Beljanina 1993. Не указаны для России и республик бывшего СССР 18 видов *Chironomus* s. str.: *Ch. aberratus* Keyl, *Ch. aprilinus* Meig., *Ch. balatonicus* Devai et al., *Ch. bernensis* Kloetzly, *Ch. commutatus* Keyl, *Ch. lacunarius* Wuelker, *Ch. muratensis* Ryser et al., *Ch. nuditaris* Keyl, *Ch. nudiventris* Ryser et al., *Ch. piger* Strenzke, *Ch. pseudotummi* Strenzke, *Ch. riihimakiensis* Wuelker.

Таким образом, в каталоге хирономид Палеарктики не доставало сведений более чем для половины видов фауны России и бывших республик СССР.

Последние два десятилетия в нашей стране ведутся интенсивные исследования систематики рода: только с 1988 по 1994 гг. опубликованы первоописания 13 видов, уточнен статус и получены новые данные по распространению многих ранее известных видов. Изложенное выше обуславливает необходимость сведения материала по составу и распространению рода в России.

В предлагаемом каталоге приводится 59 видов, обитающих на территории бывшего Советского Союза (что составляет около 1/3 от мировой фауны) и относящихся к 4 под родам: *Camptochironomus* Kieff., *Chaetolabis* Townes, *Chironomus* s.str. и *Lobochironomus* Ryser et al. Мы используем эту под родовую систему, принятую в определителе хирономид Голарктики (Cranston et al., 1989), но считаем, что статус под рода *Camptochironomus* нуждается в уточнении. *Camptochironomus* включает группу видов с очень характерным комплексом признаков на морфологическом и этологическом уровнях, значимость и таксономический вес которых значительно больше, чем комплексы признаков *Chaetolabus* и *Lobochironomus*.

Каталог составлен по обычному принципу: род, автор, год, источник, стр., типовой вид, синонимы; подрод, автор, год, источник, стр., типовой вид; вид, автор, год, источник, стр., типовое местонахождение, распространение: в России по административному делению, далее республики бывшего СССР; синоним, автор, год, источник, стр. (если синоним не предоставляет валидное название или является результатом неправильного определения, то следующая за ним информация заключена в скобки); впервые приведенные в настоящем каталоге синонимы отмечены звездочкой (*), синонимы, заимствованные из каталога двукрылых Северной Америки (Sublette, Sublette, 1965), отмечены двумя звездочками (**), остальные синонимы взяты из каталога палеарктических двукрылых и первоописаний.

Распространение в России и республиках бывшего СССР дано преимущественно по материалам коллекции хирономид лаборатории биологии и систематики ИБВВ РАН, а также исходя из данных С.И. Беяниной, Н.Б. Ильинской, И.Ф. Керкис, И.И. Кикнадзе, Н.А. Петровой, В.И. Провиз, которым авторы выражают сердечную благодарность.

Для *Ch. annularius* и *Ch. dorsalis* синонимы не приводятся, так как мы принимаем эти виды в понимании Штрэнцке (Strenzke, 1959), значит и Кейла (Keyl, 1959), описавшего кариотипы слюнных желез личинок этих видов по материалам Штрэнцке.

Род *CHIRONOMUS* Meigen 1803

Meigen 1803: Mag. Insectenk. 2: 260.

Тип пода: *Tipula plumosa* Linnaeus 1758: Syst. Nat., Ed. 10, 1: 587 (des Latreille, 1810: Consid. generales nak. animaux: 442).

Tendipes Meigen 1800: Nouve. Class.: 17. Тип пода: *Tipula plumosa* Linnaeus 1758: Syst. Nat., Ed. 10, 1: 587 (des Coquillett, 1910: Proc. U.S. natn. Mus., 37: 612. Запрещено кодексом Зоологической номенклатуры: 1963: Bull. Zool. Nom., 20: 339, Заключение 678)

Holstedahlia Kieffer 1922: Rep. scient. Results Norw. Exped. Nova Zemlya, 2: 5. Тип пода: *Holstedahlia borealis* Kieffer, там же, типовое местонахождение.

Camptochironomus Kieffer 1918: см. ниже как подрод.

Chaetolabis Townes 1945: см. ниже как подрод.

Kieffer 1918: Mitt., 45. Типовой вид: *Chironomus aprilius* Kieffer.: Goetghebuer in Goetghebuer and Lenz, 1937: 13c. *Tendipedidae* - *Tendipedinae*, Fliegen pal. Reg., 3(2):21, nec Meigen 1830: Syst. Besch. 6: 245 (= *Chironomus tentans* Fabricius 1805) (JCN, правило требующее сохранения неверно определенного типового вида) (JCN, правило 70с).

1. **obscurus** Filinkova et Beljanina 1994: Зоол.ж., 73,6:61 (*Camptochironomus*). Типовое местонахождение: Ямало-Ненецкий национальный округ, г.Лабытнанги, протока Вылпосл, нижнее течение р.Оби, Россия. - Распр.: Азия: Россия: Ямало-ненецкий национальный округ.

2. **pallidivittatus** (Malloch) 1915: Bull. [1]. St. Lab. nat. Hist.10: 445 (*Tendipes*, как вариегат *tentans* Fabricius 1805). Типовое местонахождение: Гавана, Илл. (США). - Распр.: Широко распространен в Палеарктике, в Неарктике: Канада, США; в России: Московская, Ярославская, Саратовская, Волгоградская, Астраханская, Воронежская, Иркутская, Читинская обл.; Украина, Молдавия, Каракалпакия, Казахстан.

3. **setivalva** (Shilova) 1957: Энтотол. обзор. 36: 228 (*Tendipes* (*Camptochironomus*)). Типовое местонахождение: Казахстан, Кокчетавская обл., Боровое. - Распр.: Азия, Казахстан.

4. **tentans** Fabricius 1803: Syst. antl: 38 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Копенгаген, Дания. - Распр.: Широко распространен в Палеарктике, в Неарктике: Канада, США. В России: Калининградская, Ленинградская, Московская, Рязанская, Ярославская, Новосибирская, Нижегородская, Саратовская, Псковская, Иркутская обл.; Сев. Казахстан, Армения, Киргизия.

adbominalis Meigen 1818: Syst. Besch., 1: 32.

atrofasciatus Kieffer 1921: Bul. Soc. ent. Fe., 26: 7.

grandivaiva (Shilova) 1957: Энтотол. обзор. 36:226 (*Tendipes* (*Camptochironomus*)).

*hungaricus** Szito et Ferenc 1969: Acta biol. Szeged, 15: 111.

subaprilinus Kieffer 1918: Ent. Mit., 7: 45.

vernalis Meigen 1804: Klass. Besch., 1: 13.

Townes, 1945: Am. Midl. Nat. 34: 114 (как подрод *Tendipes* Meigen, 1800). Типовой вид: *Tendipes (Chaetolabis) atroviridis* Townes, 1945: Am. Midl. Nat. 34: 114 (первоописание); в Палеарктике не известен.

1. **globulus** Filinkova et Beljanina 1993: Зоол. ж., 72, 4:80 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Полярный Урал, мелкий водоем, 101-й км Северной железной дороги Лабитнанги – Воркута. – Распр.: Россия, Полярный Урал.

2. **macani** Freeman 1948. Ent. mon. Mag., 84: 50 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Ланкашир, небольшие горные озера, Англия. – Распр.: Европа, Англия, Германия, Швеция, Финляндия, Япония; Россия: Ярославская обл. (Верхняя Волга), Иркутская обл.: Иркутское водохранилище, залив р. Олха. Украина (у оз. Свистязь).

Подрод *CHIRONOMUS* Meigen 1803

1. **aberrabus** Keyl 1961: Arch. Hydrobiol. 58: 4 (*Chironomus*). Типовое местонахождение не указано (Германия). – Распр.: Европа: Швейцария, Германия. Россия: Ярославская обл. нес. *aberratus* Keyl (Белянина 1989: Цитология., 31, 7: 854).

2. **agilis** Schobanov et Djomin 1988: Зоол. ж., 67, 10:1489 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища Ярославской обл., Россия. – Распр.: Европа: Россия: Вологодская обл.: оз. Белое; оз. Кубенское, озера Дарвинского заповедника, Новгородская, Ленинградская, Ярославская обл.: Рыбинское водохранилище. Азия: Новосибирская обл.: оз. Бердское. Иркутская обл.: оз. Байкал, Хабаровский край: оз. Удыль, оз. Чля, оз. Болонь.

*plumosus** (Максимова, Петрова, 1978: Зool. журн. 57, 12: 1820; Максимова, 1979: Структурная и функциональная организация политенных хромсом личинок природных популяций *Chironomus plumosus*... Автореф. канд. дисс. Л.: 9,13; Белянина и др., 1983: Мотыль *Chironomus plumosus*, М.: 88; Петрова и др., 1986: Система интеграции вида. Вильнюс: 142; Провиз, 1984: Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Иркутск: 140; Провиз, 1988: Эколого-морфологическая и кариотипическая характеристика *Chironomus plumosus*... Автореф. канд. дисс. Иркутск: 15).

f. 1. *reductus** (Шобанов, 1986: Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск: 95).

3. *anchialicus* Michailova 1974: Zool. Beitr., 20:349 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Помори, Болгария. - Распр.: Европа: Болгария, Украина: Крым близ г. Евпатория.

4. *annularius* s. Strenzke 1959: Arch. Hydrobiol. 56: 1/2: 15 (*Chironomus*) (см. Linderg and Wiederholm, Ent. scand, 10:105). Типовое местонахождение: Западная Германия. - Распр.: по-видимому, широко распространенный палеарктический вид: в России: Ярославская, Саратовская, Челябинская, Новосибирская, Иркутская обл.; Киргизия: оз. Иссык-Куль.

5. *anthracinus* Zetterstedt 1860: Dipt. Scand: 6499 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Рингсбон, Швеция. - Распр.: Голарктика. В России: Калининградская, Ленинградская, Московская, Ярославская, Свердловская, Читинская обл., Забайкалье, Карелия, в озерах и на больших глубинах водохранилищ Верхней Волги. Киргизия: оз. Иссык-Куль.

bathophylus (Kieffer) 1912: Bull. Soc. ent. Fr., 1912: 52 (*Tendipes*).

liebeli (Kieffer) 1911: Bull. Sjc. Hist. nat. Metz, 27: 28 (*Tendipes*).

*meredionalis*** Johanssen 1908: Bull. N.Y. St. Mus. 124: 277.

*rempeitii*** Thienemann 1941: Arch. Hydrobiol. 17: 234.

6. *aprilinus* Meigen 1830: Sust. Besch. 6:245 (*Chironomus*). Типовое местонахождение не указано. - Распр.: Широко распространен в Западной Европе, Азия: Ливан. В России: Балтийское море, Украина: Одесская, Николаевская обл.; Таджикистан, Курган-Тюбинская обл., озера Железкуль, Гуликовское, Тухлое, Халкогуль.

halophilus Kieffer 1913: Bull. Soc. Hist. nat. Metz, 28: 20.

obscurus Geothebuer 1921: Bull. Soc. ent. Belg., 3: 171.

7. *balatonicus* Devai et al. 1983: Acta zool. hung., 29: 359 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: оз. Балатон, Венгрия. - Распр.: юг Чехословакии, Венгрия. В России: Ленинградская, Московская, Калининская, Ярославская, Самарская, Саратовская, Волгоградская, Астраханская, Пермская, Пензенская, Новосибирская, Омская, Томская, Иркутская обл., Украина: Чернобыль, Литва: Куршский залив.

*plumosus** (Максимова, Петрова, 1978: Зоол. ж. 57, 12:1819; Максимова, 1979: Структурная и функциональная организация политенных хромосом личинок природных популяций *Chironomus plumosus* в связи с полимор-

физмом вида. Автореф. канд. дисс. Ленинград: 9.13; Белянина и др., Мотыль *Chironomus plumosus*, М.: 86).

8. **behningi** Geotghebuer 1928: Русск. Гидробиол. ж. 7:257 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Сев. Казахстан, оз. Чалкар, 70 км юго-восточнее деревни Уральск. - Распр.: Азия: Казахстан, Узбекистан: Аральское море и стоячие водоемы его бассейна, Восточная Сибирь, Дальний Восток: Приморский край: оз. Ханка.

9. **beljaninae** Wuelker 1991: Ent. Fenn. 2: 99 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Хирвиярви, Финляндия. - Распр.: Европа: Финляндия, Азия: Россия: Полярный Урал, п/о Ямал, Камчатка, озера.

10. **bernensis** Kloetzly in Wuelker and Kloetzly 1973: Arch. Hydrobiol. 72, 4: 482 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Wohlensee, Берн, Швейцария. - Распр.: Европа: Швейцария; Италия, Украина: р. Тисса, Азия: Ливия.

11. **borokensis** Kerkis, Filippova, Shobanov, Gunderina et Kiknadze 1988: Цитология, 30, 11: 1364 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: пруд в д. Григорово, Борок, Ярославской обл., Россия. - Распр.: Европа: Швеция, Финляндия, Литва: оз. Лукштис, Россия: Ярославская, Вологодская, Новосибирская обл., Бурятия, долина р. Баргузин, Хабаровский край, оз.Удиль, Чля, Украина: Западный Буг.

*plumosus** (Провиз, 1988: Эколога - морфологический и кариотипическая характеристика *Chironomus plumosus*... Автореф. канд. дисс. Иркутск: 10).

12. **bonus** Shilova et Dzvarsheishvili 1974: Биол. внутр. вод: информ. бюлл. 24: 39 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: оз. Паравани, Вост. Грузия. - Распр.: Кавказ: Грузия.

13. **brevisetis** Shilova 1989: Зоол. ж., 68, 11: 144 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Восточный Памир, м.Харгуш, 70км к югу от оз. Яшиль-Куль, Таджикистан. - Распр.: Азия: Таджикистан.

14. **cingulatus** Meugen 1830: Syst. Bechr., 6: 245 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: не указано. - Распр.: Широко распространен по всей Западной Европе. В России: Калининградская, Ленинградская, Московская, Ярославская, Саратовская, Иркутская области. Киргизия: оз. Иссык-Куль.

angustiforceps Kieffer in Thienemann and Kieffer 1916: Arch. Hydrobiol. Suppl., 2: 505.

atripes Kieffer 1909: Bull. Soc. Hist. nat. Metz, 26: 54.

microtrix Kieffer in Thienemann and Kieffer 1916: Arch. Hydrobiol. Suppl., 2: 528.

memoralis Zetterstedt 1850: Dipt. Scad., 9: 3498.

sanguineus Kieffer 1909: Bull. Soc. Hist. nat. Metz, 26: 54.

subulatus (Kieffer) 1911: Bull. Soc. Hist. nat. Metz, 27: 32 (*Tendipes*).

versicolor Kieffer 1909: Bull. Soc. Hist. nat. Metz, 26: 54.

15. **commutatus** Keyl 1960: Arch. Hydrobiol. 57: 193 (*Chironomus*).

Типовое местонахождение: Lehmdermoor близ Ольденбурга, Германия. - Распр.: Европа: Швейцария, Германия, Финляндия. В России: Тверская, Саратовская обл.

16. **curabilis** Beljanina, Sigareva et Loginova 1990: Зоол.ж. 69,5: 60 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: пруд в г.Саратове, Россия. - Распр.: Европа: Россия: Саратовская обл.

17. **dorsalis** s. Strenzke 1959: Arch. Hydrobiol. 56, 1/2: 23 (*Chironomus*). - Распр.: по-видимому широко распространен в Голарктике. В России: Калининградская, Московская, Ярославская, Псковская, Саратовская обл.; Молдавия: Дубоссарский р-н. пс. *dorsalis* Meigen 1918: Syst. Besch.: 1, 25: 10; Константинов 1956: Тр. Сарат. отд. ВНИОРХ, 4: 164; Шилова 1958: Энт. обозр. 27, 2: 445; Линевич, Ербаева, 1971: Изв. биолого-геогр. инст. Иркутск, 25: 161.

18. **entis** Schobanov 1989: Биол. систем. и функциональная морф. пресноводных животных. Л.: 270 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: оз. Валгута-Мустъярв, Эстония. - Распр.: Европа: Эстония, Россия: Большеземельная тундра, Вологодская (пруд в г. Белозерске, оз. Моткозеро; Дарвинский Заповедник, озера Подберезное и Белое), Ленинградская (пруд в пгт Усть-Ижора), Московская, Новгородская, Саратовская, Челябинская, Свердловская обл., Азия: Россия: Тюменская, Новосибирская, Курганская, Иркутская обл., Хабаровский край; Неарктика: США.

plumosus* (Бухтеева, 1974: Цитология, 16, 3: 358; Максимова, 1979: Структурная и функциональная организация полиплоидных хромосом личинок природных популяций *Chironomus plumosus*... Автореф. канд. дисс. Л.: 9, 13; Белянина и др., 1983: Мотыль *Chironomus plumosus*. М.: 88; Провиз, 1988: Эколого-морфологическая и кариотипическая характеристика *Chironomus plumosus*... Автореф. канд. дисс. Иркутск: 13).

19. **fundatus** Filinkova et Beljanina 1993: Зоол.ж. 72, 10: 113 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Полярный Урал, мелкий водоем близ п. Красный камень, Россия. - Распр.: Россия: Полярный Урал.

sp. 1 (Wulker, 1985 Entomol. Gener. 10, 2: 125).

20. **heterodontatus** Konstantinov, 1956: Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ. 4: 166 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: р. Волга близ Саратова, Россия. - Распр.: Европа: Россия, Саратовская и Астраханская обл.

21. **lacunarius** Wueiker 1973: Arch. Hydrobiol. 72, 4: 475 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Лунц, Австрия. - Распр.: Европа: Австрия, Швейцария, Германия, Россия: Саратовская обл.

22. **leucopterus** Linevich et Erbaeva 1971: Изв. биолого-географ. Инст. Иркутск. 25: 155 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: старица р. Олхи, притока р. Иркут, окрестности г. Иркутска, Россия. - Распр.: Азия: Россия: Иркутская обл.

23. **luridus** Strenzke 1959: Arch. Hydrobiol. 56, 1/2: 26 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: пруд Dorfteich Totenweg im Stadtrand - Gebiet von Wilhelmshaven, Германия. - Распр.: Европа: Швейцария, Германия, Англия, Россия: Калининградская, Ленинградская, Ярославская обл., Украина: Зап. Буг.

semicinctus Strenzke 1959: Arch. Hydrobiol., 56: 27.

24. **markosjani** Shilova 1983: Зоол.ж. 62, 2: 245 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: оз. Севан, Армения. - Распр.: Кавказ: Армения.

25. **melanescens** Keyl 1961: Chromosoma, 12: 39 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: не указано. - Распр.: Швейцария, Германия, Россия: Ленинградская, Рязанская обл., пруды рыбхоза Пара.

26. **melanotus** Keyl 1961: Arch. Hydrobiol. 58: 4 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: не указано. - Распр.: Европа: Швейцария, Германия, Россия: Ярославская, Псковская, Воронежская обл., малые реки со слабым течением.

27. **muratensis** Ryser, Scholl et Wuelker 1983: Revue suisse Zool., 90: 301 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: оз. Муртен, Швейцария. - Распр.: Европа: Швейцария, Венгрия, Россия: Ленинградская, Новгородская, Вологодская, Московская, Ярославская, Саратовская, Воронежская, Псковская, Новосибирская обл.; Белоруссия: Гродненская обл.; Украина: Волынская, Закарпатская, Одесская обл.

plumosus* (Максимова, Петрова, 1987: Зоол.ж. 57, 12: 1818; Максимова, 1979: Структурная и функциональная организация политенных хромосом личинок природных популяций *Chironomus plumosus*... Автореф. канд. дисс. Л.: 9, 13; Беянина и др., 1983: Мотыль *Chironomus plumosus*. М.: 88).

sp.3 (Geiger et al., 1978: Mitt. naturf. Ges. Bern, N.F.35: 89-106; Ryser et al., 1980: Chironomidae. Ed. Murray D.A. Oxford, Pergamon Press: 20; Scholl et al., 1980: Chironomidae. Ed. Murray D.A. Oxford, Pergamon Press: 25).

*kiknadzeae** Michailova et Beljanina 1984: Reichenbachia. 22: 79.

sp.* (Шилова, Шобанов, 1984: Тр. Всес. Совещ.-семинара по модельным видам водных беспозвоночных. Паланга, 10-15 окт., 1983 г. Деп. в ВИНТИ 28.05.84:90).

*plumosulus** Golubev 1987: Latvijas Entomologs. 30:43.

28. **nigrifrons** Linevich et Erbaeva 1971: Изв. биолого-географ. института. Иркутск. 5: 160 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: цементный бассейн п.Б.Коты (оз.Байкал), Россия. - Распр.: Азия: Россия: Иркутская обл.: мелкие водоемы на берегу оз.Байкал и Иркутское водохранилище.

29. **nigrocaudata** Erbaeva 1968: Биол. и троф. связи пресноводных беспозвоночных и рыб: Л.: Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. 17: 148 (*Chironomus*). Линевич, Ербаева, 1971. Изв. биолого-географ. научно-исследоват. института, Иркутск. 25: 153 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: р. Олха, приток р. Иркут, район Иркутского водохранилища, Россия. - Распр.: Азия: Россия: Иркутская, Псковская обл.

30. **novosibiricus** Kiknadze, Siirin, Kerkis et Aimanova 1993: Цитология. 35,1:46 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: реки Тувы, Россия. - Распр.: Азия: Россия: Тува, Новосибирская обл., Горный Алтай.

Camptochironomus sp. (Кикнадзе и др., 1991: Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: 90).

31. **nuditarsis** Keyl 1961: Arch. Hydrobiol. 58:4 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: не указано. - Распр.: Европа: Швейцария, Германия, Англия, Россия: Псковская обл.

32. **nudiventris** Ryser, Scholl et Wuelker 1983: Revue suisse Zool., 90: 303 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: оз. Муртен, Швейцария. - Распр.: Европа: Ленинградская, Новосибирская обл.; Украина: Закарпатская обл. у г. Хуст, Львовская обл., Зап. Буг; Белоруссия: оз. Белое.

*plumosus** (Петрова, Максимова, 1978: Генетика. 14, 7:1201; Максимова, 1979: Структурная и функциональная организация полигенных хромосом личинок природных популяций *Chironomus plumosus* в связи с полиморфизмом вида. Автореф. канд. дисс. Ленинград: 7).

sp.7 (Ryser et al., 1980: Chironomidae. Ed. Murray D.A. Oxford, Pergamon Press: 20; Scholl et al., 1980: Chironomidae. Ed. Murray D.A. Oxford, Pergamon Press: 25).

*f.l.reductus** (Kiknadze, Kerkis, 1984: Цитология, 26, 6: 736).

33. **obtusidens** Goetghebuer 1921: Mem. Mus. r. Hist. nat. Belg., 8: 151 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: "a Destelbergen et a Grand", Бельгия. - Распр.: Европа: Англия, Бельгия, Голландия, Германия, Норвегия, Швеция, южная Финляндия, Россия: Ленинградская, Ярославская (р.Латка, малый приток Рыбинского водохранилища), Воронежская (р.Айдар, пруд в г.Борисовка), Иркутская (залив Провал, оз.Байкал) области.

34. **palidus** Linevich et Erbaeva 1971: Изв. биолого-географ. института. Иркутск. 25: 151 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Иркутское водохранилище, окрестности г. Иркутска, Россия. - Распр.: Азия: Россия: Иркутская обл.

35. **parathummi** Keyl 1961: Arch. Hydrobiol. 58: 2 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Гессен, Германия. - Распр.: Европа: Германия, Россия: Ярославская обл. р.Латка; Украина: Одесская обл., лиман, оз. Ялпуг.

36. **pankratovae** Grebenjuk, Kiknadze et Beljanina 1989: Зоол.ж. 68, 1: 76 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: р. Латка, малый приток Рыбинского водохранилища, Ярославской обл., Россия. - Распр.: Европа: Россия.

37. **piger** Strenzke 1958: Arch. Hydrobiol. 56, 1/2: 29 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Германия, Dagast (Friesland). - Распр.: Европа: Германия, Англия, Голландия, Южная Финляндия, Россия: Калининградская, Ярославская, Ленинградская, Псковская, Саратовская обл.; Украина, Молдавия, Армения.

38. **pilicornis** Fabricius 1787: Mantissa insect. 2: 324 (*Tipula*). Типовое местонахождение: Киль, Германия. - Распр.: Европа: Германия, Англия, Ирландия, Бельгия, Голландия, Дания, Швеция, Финляндия, Россия: Калининградская, Ленинградская, Новгородская, Ярославская обл.; Азия: Россия: Восточная Сибирь.

*conformis*** Malloch 1923: N. Am. Fauna. 46: 172.

dolens Walker 1856: Inst. Brit., Dipt., 3: 178.

moerens Waker 1842: List. Dipt. Brit. Mus., 1: 18.

niveipennis Fabricius 1805: Syst. antl.: 42.

obscurus Zetterstedt 1822: Insecta Lapp.: 815.

- ridir* Zetterstedt, 1838: *Insecta Lapp.*: 809.
- polaris* Kirby 1824** (по: Sublette, Sublette, 1965: U.S. Dept. Agric. Handb., 276: 166).
- tristis* Weidemann in Meigen, 1818: *Syst. Besch.*, 1: 48.
39. **plumosus** (Linnaeus) 1758. *Syst. Nat.*, Ed. 10. 1: 587 (*Tipula*). Типовое местонахождение: не указано. - Распр.: Широко распространенный в Европе вид, а также в Европейской и Азиатской частях России: Калининградская, Ленинградская, Новгородская, Псковская, Воронежская, Московская, Ярославская, Нижегородская, Саратовская, Ульяновская, Самарская, Волгоградская, Пензенская, Новосибирская, Кемеровская, Томская, Вологодская, Иркутская обл., Краснодарский край. Эстония, Литва, Белоруссия, Украина, Молдавия, Грузия, Армения, Казахстан, Узбекистан, Киргизия, Афганистан, Монголия, Северная Африка: Марокко, Неварктика: Канада, С.Ш.А.
- annularia* (De Geer) 1766: *Mem. Ins.*, 6: 379 (*Tipula*).
- cristatus*** Fabricius 1805: *Systema antliatorum secundum ordines, genera, species. Brunsvigae*: 39.
- diplostis* Kieffer 1815: *Broteria, Ser. zool.*, 13: 47.
- ferrugineorittatus* Zetterstedt, 1850: *Dipt. Scand.*, 9: 3492.
- fluminialis* Kieffer 1915: *Broteria, Ser. zool.*, 13: 80.
- grandis* Meigen 1818: *Syst. Besch.*, 1: 21.
- hebesceus* Walker 1856: *Inst. Brit., Dipt.*, 3: 177.
- imperator*** Walley 1926 (по: Sublette, Sublette, 1965: U.S. Dept. Agric. Handb., 276: 166).
- intermedius* Staeger 1839: *Naturh. Tidsskr.*, 2: 559.
- pilipes* Meigen 1818: *Syst. Besch.*, 1: 26.
- prasinus* Meigen 1818: *Klass. Besch.*, 1: 12.
40. **pseudothummi** Strenzke 1959: *Arch. Hydrobiol.* 56: 27 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: канава в сосновом бору (Кнуфаузер Вальдес Кр. Виттмунд), Германия. Распр.: Европа: Англия, Ирландия, Германия, Швейцария, Южная Финляндия, Россия: Калининградская, Ярославская (р. Латка, малый приток Рыбинского водохранилища), Саратовская, Воронежская, Новосибирская (мелкие водоемы Академгородка, р. Иня) обл.; Эстония, Молдавия.
41. **riihimakiensis** Wuelker 1973: *Arch. Hydrobiol.* 72: 370 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Риихимяки, Финляндия. - Распр.: Европа: Финляндия, Россия: Ярославская, Иркутская обл., Тува.

42. **riparius** Meigen 1804: Klass. Beschr. 1: 13 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: не указано. - Распр.: Зап. Европа: повсеместно, Россия: Ярославская, Саратовская, Челябинская, Новосибирская обл.; Казахстан: п/о Мангышлак, Ливия, Непарктика: Канада.

albistria** Walker 1848 (по: Sublette, Sublette, 1965: U.S. Dept. Agric. Handb., 276: 166).

bifilis Kieffer in Thienemann and Kieffer 1916: Arch. Hydrobiol., Suppl., 2: 529.

curtibarba Kieffer 1922: Annls Soc. Scient. Brux., 42: 78.

curtiforceps Kieffer in Thienemann, Kieffer, 1916: Arch. Hydrobiol., Suppl., 2: 508.

dichromocerus (Kieffer) 1911: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 27: 34 (Tendipes).

drsalis (Константинов, 1956: Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ, 4: 164, 173; Константинов, 1957: Зоол. журн. 36, 6: 888; Константинов, 1958: Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ, 5: 239, 252, 257).

gregarius Kieffer 1909: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 26: 54.

halochaeres Kieffer in Thienemann, 1915: Arch. Hydrobiol. Suppl., 2: 450.

ichthyobrota (Kieffer) 1911: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 27: 36 (Tendipes).

indivisus (Kieffer) 1911: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 27: 34 (Tendipes).

interruptus Kieffer 1909: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 26: 54.

kochianus Kieffer in Kieffer, Thienemann, 1919: Ent. Mitt., 8: 46

militaris** Johannesen 1937: Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn., 210: 46.

pentatomus Kieffer 1909: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 26: 54.

rhyparobius (Kieffer) 1911: Bull. soc. nat. Metz., 27: 33.

serus** Malloch 1915 (по: Sublette, Sublette, 1965: U.S. Dept. Agric. Handb., 276: 166).

subproducus (Kieffer) 1911: Bull. Soc. Hist. nat., Metz., 27: 36.

subtriparius Kieffer 1918: Ent. Mitt., 7: 44.

thummi (Kieffer) 1911: Bull. Soc. Hist. nat. Metz., 27: 36 (Tendipes).

zonulus Zetterstedt 1838: Insecta Lapp.: 810.

43. **salinarius** Kieffer in Thienemann, 1915. Arch. Hydrobiol. suppl. 2: 451 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Сассендорф. Хорс-

тель, Германия. - Распр.: в Европе широко распространен. В России возможен в литорали Балтийского моря; Украина: литораль Черного моря, Николаевская, Одесская обл.

нес. *salinarius* Kieffer in: Линевич, Ербаева, 1971: Изв. биолого-географ. института. Иркутск, 25: 156.

44. *saxatilis* Wuelker, Ryser et Scholl 1981: Sevue suisse Zool. 88: 910 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: биостанция Твярминне, Финляндия. - Распр.: Европа: Финляндия. Азия: Россия: Якутия, Усть-Ленский заповедник.

45. *solitus* Linevich et Erbaeva 1971: Изв. биолого - географ. инст. Иркутск. 25: 150 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Иркутское водохранилище, Россия. - Распр.: Россия: Верхняя Волга, Иркутская обл.

46. *tuvanicus* Kiknadze, Siirin et Wuelker 1993 (1992): Netherl. Journ. Aquatic Ecol. 26 (2-4): 163 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Тува, р.Енисей, протока близ г. Кызыл, Россия. Распр.: Азия: Россия: Тува.

47. *uliginosus* Keyl 1960: Arch. Hydrobiol. 57: 191 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Schestedter Moor, Германия. - Распр.: Европа: Швейцария, Германия, Россия: Ярославская обл. р. Латка, малый приток Рыбинского водохранилища.

48. *usenicus* Loginova et Beljanina 1994: Зоол. журн. 73, 11: 93 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: р. Узень у г. Новоузенска, Саратовской обл. Россия. - Распр.: Европа: Россия: Саратовская обл.

49. *valkanovi* Michailova 1974: Zool. Beitr. 20: 43 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Помори, Болгария. - Распр.: Европа: Болгария, Украина: Крым близ г. Евпатория.

50. *wuelkeri* Filinkova et Beljanina 1993: Зоол.ж. 72, 10: 119 (*Chironomus*). Типовое местонахождение: Полярный Урал, мелкий водоем близ п. Красный Камень, Россия. - Распр.: Россия, Полярный Урал.

sp. 2 (Wulker, 1985: Entomol. Gener. 10, 2: 125).

Подрод *LOBOCHIRONOMUS* Ryser, Wuelker et Scholl, 1985

Ryser, Wuelker und Scholl, 1985. Revue suisse Zool., 92, 2: 386. Типовой вид *Chironomus (Lobochironomus) montuosus* Ryser et al., 1985, там же: 386. Только в Палеарктике. В каталоге палеарктических хироно-

мид (Ashe, Cranston, 1990: 276) виды этого подрода ошибочно включены в род *Einfeldia* Kieffer.

1. **longipes** (Staeger) 1839: Naturh. Tidsskr., 2: 570 (*Einfeldia*). Типовое местонахождение: не указано (Дания). - Распр.: в Западной Европе почти повсеместен, в России: Калининградская, Воронежская, Ярославская обл., Забайкалье; Украина: Волынская обл. оз.Свитязь; в Неарктике: США.

begualtiii Goetghebuer 1921: Mem. Mus. r. Hist. Nat. Belg., 8: 134 (*Chironomus*).

2. **montuosus** Ryser, Wulker et Scholl 1985: Revue suisse Zool., 92, 2: 387 (*Chironomus* (*Lobochironomus*)). Типовое местонахождение: Гриндельвальд, Берское нагорье, Швейцария (Grosse Scheidegg, Grindelwald, Berner oberland). - Распр.: Европа: Швейцария, Россия: Воронежская обл., клюквенное болото.

ЛИТЕРАТУРА

Петрова Н.А. 1990. Характеристика кариотипов (*Diptera, Chironomidae*) мировой фауны. II. Подсем. *Chironomidae* // Энтомол. обозр. Т. 69, №1. - С. 193-214.

Ashe F. 1983. A catalogue of chironomid genera and subgenera of the world including synonyms (*Diptera, Chironomidae*) // Ent. scand. suppl. 17. p. 3-68.

Ashe F., Cranston S. 1990. Family *Chironomidae*. P. 113-355. in Soos A. (Ed.) Catalogue of Palaearctic Diptera // Trans from Hung. Vol. 2. Psychodidae, Chironomidae. Budapest, Acad. Kladio. 449p.

Cranston P.S., Dillon M.E., Pinder L.C.V., Reiss F. 1989. The adult males of Chironominae - Keys and diagnoses, p. 353-502; in Wiederholm T. (Ed.) Chironomidae of the Holarctic region, part. 3 // Ent. scand. Suppl. 34.

Fittkau J., Reiss F. 1978. Chironomidae // Illies J. (Ed.) Limnologia Europaeva, G. Fischer Verlag, Stuttgart. P. 404-440.

Goetghebuer M. 1937. Subfamilie Tendipedinae (*Chironominae*) // Lindner (Ed.). Die Fliegen der Palaearktischen Region. Vol. 107, 13c. P. 73-128.

Keyl H.G. 1962. Chromosomen evolution bei Chironomus. II. Chromosomen umbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma

13. S. 464-514.

Lindeberg B., Wiederholm T. 1979. Notes on taxonomy of European species of Chironomus (Diptera: Chironomidae) // Ent. scand. Suppl. 10. p. 99-116.

Strenzke K. 1959. Revision der Gattung Chironomus Mg. I. Die Imagines von 15. norddeutschen Arten und Unterarten // Arch. f. Hydrobiol. 56. 1/2. S. 1-42.

Sublette J.E., Sublette M.S. 1965. Tendipedidae / A catalog of Diptera of North America // U. S. Dept. Agric. Hand. 276. P. 142-181.

Работа выполнена при финансовой поддержке Международного Научного Фонда Дж. Сороса.

Н. А. Шобанов*, А. Н. Шилова*, С. И. Белянина**

ОБЪЕМ И СТРУКТУРА РОДА *CHIRONOMUS* MEIGEN (DIPTERA, *CHIRONOMIDAE*): ОБЗОР МИРОВОЙ ФАУНЫ

* Институт биологии внутренних вод РАН, Борок

** Медицинский университет, Саратов

Род *Chironomus* относится к трибе *Chironomini* подсемейства *Chironominae* — самого продвинутого среди семейства хирономид. Ареал рода, наиболее крупного по объему, охватывает все континенты кроме Антарктиды. Его представители заселяют самые разнообразные водоемы: озера, пруды, лужи, водохранилища, эстуарии и слабoproточные участки рек, живут в море и в горных водоемах на высоте до 4000 м. Широкая распространенность, высокая численность и экологическая значимость рода вызывают повышенное внимание к нему со стороны гидробиологов, экологов, энтомологов. Видовое разнообразие, наличие политенных хромосом и особенности внутри- и межвидовой изменчивости кариотида делают эту группу животных уникальным объектом для исследования закономерностей эволюционных и видообразовательных процессов. Приведенное выше служит основой для интенсивных исследований систематики рода. Действительно, только за последние 30 лет опубликовано около 90 работ с описаниями новых видов и ревизиями рода по региональным материалам. В то же время, ориентация внутри рода *Chironomus* весьма затруднена в связи с его разнообразием и разобщенностью информации.

Настоящая работа представляет анализ изученности мировой фауны рода и, как надеются авторы, должна служить своеобразным "путеводителем", облегчающим определение видов и информативный поиск по роду *Chironomus* и наиболее близким к нему родам (*Baeotendipes* и *Kiefferulus*), которые порой рассматриваются как подроды рода *Chironomus*.

ОБЪЕМ И СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ

В XIX веке было описано около 1300 видов рода (Ashe, 1983). В середине XX века род *Chironomus* был разделен на множество других, и его объем сократился почти в 20 раз. После работ Кейла (Keyl, 1957, 1962;

Keyl. Keyl, 1959) и Штрэнке (Strenzke, 1959) в систематике рода стал широко использоваться кариологический метод, что позволило надежно различать морфологически сходные виды и послужило причиной описания новых видов на основе комплексного анализа морфологии и кариотипа. В результате количество видов стало вновь увеличиваться. В настоящий момент об объеме рода можно судить по следующим каталогам и сводкам (в нижеприведенном перечне помимо авторов и года публикации указаны количество видов рода *Chironomus* и подродов, которые он включает в данном каталоге, а также характер информации и географический регион): Sublette, Sublette, 1965 [2 вида - подрод *Chaetolabis*; 24 вида - подрод *Chironomus*, включая *Ch. (Camptochironomus) tentans*. В качестве подродов рода *Chironomus* указаны также *Cryptochironomus* (53 вида), *Dicrotendipes* (11), *Einfeldia* (1), *Endochironomus* (7), *Kiefferulus* (1), *Nilodorum* (1), *Tribelos* (6), *Wirthiella* (1), *Xenochironomus* (6). Вид, автор, год, распространение, синонимика. Северная Америка]; Lindeberg, Wiederholm, 1979 [46 валидных видов - подрод *Chironomus*; для 33 из них указана личиночная форма, для 31 - цитокомплекс. Приведен список из 32 названий, включающий сомнительные виды (? = nomina dubia), nomina nuda, nomina dubia и синонимы. Вид, автор, год, степень изученности. Европа]; Freeman, Cranston, 1980 [17 видов - род *Chironomus*. Вид, автор, год, распространение, синонимика. Афротропический регион]; Wuelker, Devai, Devai, 1989 [70 видов - подрод *Chironomus*, 19 из них не валидны (указаны рабочие названия). Указаны вид, последовательность дисков в хромосомных плечах А, Е и F. Мировая фауна]; Петрова, 1990 [3 вида - подрод (в оригинале - род) *Camptochironomus* - один из них (*C. sp.*) впоследствии описан как *Chironomus novosibiricus* Kiknadze et al., 1993. 101 вид - род *Chironomus*, среди которых - 2 - *Kiefferulus*, 2 - синонимы, 23 - не валидные названия. Вид, автор, цитокомплекс, распространение, особенности кариотипа. Мировая фауна]; Ache, Cranston, 1991 [5 видов - подрод *Camptochironomus*, из них 2 - синонимы; 1 вид - подрод *Chaetolabis*; 74 названия - подрод *Chironomus*, среди них 72 валидные виды, 2 - подвиды, 1 - синоним (*Ch. kiknadzeae* Michailova et Belyanina 1984 = *Ch. muratensis* Ryser et al, 1983). Список nomina dubia - 63 названия, 1 nomen nudum. Вид, автор, год, типовое местобитание, распространение, синонимика. Палеарктика].

В указанных публикациях лишь фрагментарно отражена фауна рода Австралии и Южной Америки, а также не указаны виды, описанные в коч-

80-х и в начале 90-х годов. С учетом этого можно заключить, что объем рода в настоящий период значительно превышает 100 видов.

Возможности ориентации в этом разнообразии определяются объемом и качеством имеющихся определителей и сводок с видовыми диагнозами (приведенный ниже список содержит работы, включающие информацию о 5 и более видах): Константинов, 1956 [8 видов рода *Chironomus*. Личинки, куколки - описания, определительные таблицы. Имаго самцы (3 вида), яйцекладки (6 видов) - описания. СССР]; Шилова, 1957 [5 видов подрода *Camptochironomus*. Имаго самцы - описания и определительная таблица. СССР]; Шилова, 1958: 7 видов подрода *Chironomus*. Личинки, куколки, имаго самцы - описания, определительные таблицы. Европейская часть СССР]; Strenzke, 1959 [14 видов подрода *Chironomus*, 1 подвид. Имаго самцы - описания, определительная таблица. Германия]; Keyl, Keyl, 1959 [14 видов подрода *Chironomus*. Кариотипы - рисунки, фотографии, определительная таблица. Германия]; Шилова, 1969 [14 видов рода *Chironomus*. Имаго самцы - определительная таблица. Европейская часть СССР]; Линевич, Ербаева, 1971 [18 видов рода *Chironomus*. Личинки, имаго самцы, яйцекладки (12 видов) - описания, определительные таблицы. Куколки - описания. Восточная Сибирь (Прибайкалье)]; Geiger, Ryser, Scholl, 1978 [8 видов рода *Chironomus*. Личинки - определительная таблица. Европа]; Pinder, 1978 [18 видов *Chironomus* (как род); 2 вида *Camptochironomus* (как род). Имаго самцы - определительная таблица. Британия]; Родова, 1978 [8 видов рода *Chironomus*. Имаго самки - описания, определительная таблица. СССР]; Sasa, 1978 [12 видов рода *Chironomus*. Имаго самцы, имаго самки, куколки, личинки - описания. Япония]; Lindeberg, Wiederholm, 1979 [42 вида рода *Chironomus*. Имаго самцы - определительная таблица (4 тезы приводят к группам из 2-9 видов). Европа]; McLachlan, 1979 [10 видов подрода *Chironomus*. Личинки, куколки - определительные таблицы. Центральная Африка]; Wuelker, Butler, 1983: 6 пресноводных видов рода *Chironomus* с личинками типа *salinarius*. Кариотипы - описания, определительная таблица. Арктика и Субарктика]; Панкратова, 1983 [21 вид рода *Chironomus*. Личинки, куколки (19 видов) - описания, определительные таблицы. СССР. Север Голарктики]; Webb, Scholl, 1985 [26 видов рода *Chironomus*. Личинки - определительная таблица. Европа]; Michailova, 1989 [19 видов рода *Chironomus*. Кариотипы - описания, фотографии. Европа]; Шобанов, 1989; Shobanov, 1989: 7 видов *Chironomus* из группы *plumosus*. Личинки - описания, определительная таблица. Палеарктика]; Кикнадзе, Шилова, Керкис, Шобанов, Зеленцов, Гребенюк, Исто-

мина. Прасолов, 1991 [22 вида *Chironomus* (как род); 2 вида *Camptochironomus* (как род). Личинки - описания. СССР. Там же: 25 видов *Chironomus*; 3 вида *Camptochironomus* (*C. sp.* позднее описан как *Chironomus novosibiricus* Kiknadse et al., 1993). Кариотипы - описания, фотокарты. СССР].

Приведенные выше данные позволяют прийти к следующим выводам: 1) ни один каталог или сводка не отражает полного объема рода - они составлены либо для конкретной географической области, либо (если представлена информация о мировой фауне) содержат информацию о кариотипически изученных видах; 2) количество видов в работах с определительными таблицами и диагнозами значительно ниже количества известных на сегодняшний день видов; 3) как в каталогах, так и в определительных пособиях встречаются несоответствия родовой и подродовой номенклатуры.

СТРУКТУРА

При таксономических исследованиях рода *Chironomus* используют несколько классификаций, основанных на признаках различных уровней: таксономическая (подродовая система), кариотипическая (по комбинациям хромосомных плеч), по личиночным формам (по наличию или отсутствию, размерам и строению латеральных и вентральных отростков на VII и VIII сегментах тела личинки) и группам видов.

Подроды

В настоящей работе формально принято подродовое деление, представленное в трехтомнике "Хиرونимиды Голарктического региона" (Pinder, Reiss, 1983, 1986; Cranston, Dillon, Pinder, 1989): *Chironomus* s. str.; *Camptochironomus* Kieffer, 1918; *Chaetolabis* Townes, 1945; *Lobochironomus* Ryser, Wuelker, Scholl, 1985. Авторы настоящей работы имеют определенные соображения, позволяющие им расценивать *Camptochironomus* как самостоятельный род (см. соответствующий комментарий к подроду в разделе "Каталог").

Цитокомплексы

Все виды рода *Chironomus* характеризуются практически идентичным количеством хромосомного материала. Межвидовые различия кариотипов состоят в изменчивости последовательности гетерохроматиновых дисков в гомеологичных плечах хромосом (результат пара- и перичентрических перестроек)

ся по принципу относительного сходства. В настоящий момент можно выделить 5 таких групп, в которые входят от 2 до 10 видов:

группа **aberratus** (Wuelker, 1991);

группа **decorus** (Wuelker, Sublette, Martin, 1991);

группа **plumosus** (Ryser, Scholl, Wulker, 1983; Петрова, Кикнадзе, Михайлова, 1986; Kiknadze, 1987; Шобанов, Демин, 1988; Керкис, Филиппова, Шобанов, Гундерина, Кикнадзе, 1988; Kerkis, Kiknadze, Filippova, Gunderina, 1989; Керкис, Кикнадзе, Истомина, 1989; Шобанов, 1989, 1990; Shobanov, 1989; Демин, Шобанов, 1990);

группа **riihimakiensis** (Kiknadze, Siirin, Wuelker, 1992);

группа **staegeri** (Wuelker, Martin, 1971; Wuelker, Sublette, Sublette, Martin, 1971).

КАТАЛОГ

Настоящий раздел включает все обнаруженные нами в литературных источниках виды родов *Chironotus*, *Baeotendipes*, *Kiefferulus* и сведения о комбинации хромосомных плеч, личиночной форме и распространению.

Система "каталога": вид, автор, год, [синоним (источник)], цитоккомплекс (источник), личиночная форма (источник), распространение (источник). Источники информации о цитоккомплексе, личиночной форме и распространению закодированы цифрами, авторы и годы издания соответствующих работ указаны в конце списка (+ - неопубликованные данные).

Сокращения.

Личиночные формы: bat - *bathophilus*, flu - *fluviatilis*, hal - *halophilus*, plu - *plumosus*, plu-red - *plumosus-reductus*, red - *reductus*, sal - *salinarius*, sem - *semireductus*, thu - *thummi*.

Распространение: Af - Африка, Ala - Аляска, As - Азия, Au - Австралия, CAf - Центральная Африка, CAm - Центральная Америка, Chi - Китай, EEu - Восточная Европа, Eu - Европа, Grl - Гренландия, Haw - Гавайи, HOL - Голарктика, Ind - Индия, Isl - Исландия, Jpn - Япония, Kau - Кавказ, LAS - Малая Азия, MAS - Средняя Азия, NAm - Северная Америка, NEA - Неарктика, NEu - Северная Европа, NUr - Северный Урал, NZe - Новая Зеландия, PAL - Палеарктика, SAM - Южная Америка, Sib - Сибирь, Ur - Урал, Waf - Западная Африка, WEu - Западная Европа.

GENUS *CHIRONOMUS* Meigen, 1803

Subgenus *CHIRONOMUS* s. str.

Валидные виды

- aberratus** Keyl, 1961
 - AB, CD, EF, G (35) - thu (84) - Eu (84)
- accuminatus** Freeman, 1957
 - Af (20)
- acerbiphilus** Tokunaga, 1939
 - plu (65) - Jpn (65)
- acerbus** Hirvenoja, 1962
 - NEu (29)
- acidophilus** Keyl, 1960 [*meigeni* (Kieffer, 1921c)]
 - AE, BF, CD, G (35) - thu (45) - Eu (35)
- acutiventris** Wuelker Ryser et Scholl, 1983
 - AB, CD, EF, G (94) - flu (94) - Eu (94)
- agilis** Schobanov et Djomin, 1988 [*plumosus* (Maximova, Petrova, 1978; Beljanina et al., 1983; Petrova et al., 1986; Proviz, 1984, 1988)]
 - AB, CD, EF, G (31, 38, 74) - red (38, 73, 74) - As (31)
 EEu (74)
- alluaudi** Kieffer, 1913
 - AE, BF, CD, G (52, 85) - bat (85) - Af (24, 85)
- analís** Freeman, 1959
 - NZe (21)
- anchialicus** Michailova, 1974
 - AB, CD, EF, G (56) - sal (56) - Eu (56)
- annularius** auctt. [*absconditus* (Kieffer, 1926a), *horni* (Kieffer, 1918b)]
 AB, CD, EF, G (38) - plu (38) - Eu (1)
 - As (1)
 - Af (1)
- anonymus** Williston, 1896
 - AE, BF, CD, G (96) - plu (96) - NAM (96)
- anthracinus*** Zetterstedt, 1860 [*bathophilus* (Kieffer, 1912), *liebeli* (Kieffer, 1911a), *meredionalis* (Johanssen, 1908), *rempelii* (Thienemann, 1941)]

- brevisetis** Shilova, 1989
- As (71)
- brunneipennis** Johannsen, 1905
- NAM (75)
- caffrarius** Kieffer, 1914 [*?longicornis* (Kieffer, 1908); *?apricus* (Kieffer, 1908); *capensis* (Kieffer, 1914)]
- Af (22)
- calipterus** Kieffer, 1908 [*hexastictus* (Kieffer, 1925a); *niliacus* (Kieffer, 1922 - *Calochironomus*); *tavetae* (Kieffer, 1913)]
- AE BF CD G (99) - plu (55) - Af (1, 22)
As (1)
Eu (1)
- calligraphus** Goeldi, 1905 [*aversa* (Roback, 1962)]
- plu (15) - SAM (15)
- callichirus** Kieffer, 1911 [*albomarginatus* (Kieffer, 1924); *?anictalis* (Kieffer, 1908); *nivalis* (Freeman, 1954); *seychellaeus* (Kieffer, 1911)]
- plu (55) - CAf (22)
- carus** Townes, 1945
- AD, BE, CF, G (85) - CAM (85)
- chelonina** Townes, 1945
- NAM (75)
- cingulatus** Meigen, 1830 [*angustiforceps* (Thienemann, Kieffer, 1916), *atripes* (Kieffer, 1909a), *microtrix* (Thienemann, Kieffer, 1916), *neomoralis* (Zetterstedt, 1850), *sanguineus* (Kieffer, 1909a), *subulatus* (Kieffer, 1911a), *versicolor* (Kieffer, 1909a)]
- AB, CD, EF, G (35, 38) - plu (38, 45, 59) - Eu (35)
- circumdatus** (Kieffer), 1916 [*basitibialis* (Tokunaga, 1936)]
- plu (65) - As (1, 65)
- clarus** Hirvenoja, 1962
- NEU (29)
- cloacalis** Atchley et Martin, 1971
- AE, BF, CD, G (51, 52) - Au (51, 52)
- columbiensis** Wuelker, Sublette, Morath et Martin, 1989 [*"calligraphus"* (Krieger-Wolf, Wuelker, 1971; Martin et al., 1974)]
- AG, BF, CD, E (96) - plu (96) - SAM (96)
- commutatus** Keyl, 1960
- AD, BC, FEG (33, 52) - thu (45) - Eu (33)

congolensis Goetghebuer, 1936

- Af (22)

crassicaudatus Malloch, 1915

- AB, CD, FEG (52)

- Nam (97)

crassimanus Strenzke, 1959

- AE, BF, CD, G (36, 52)

- Eu (36)

cucini Webb, 1969

- AB, CD, EF, G (88)

- sal (88)

- Nam (88)

curabilis Beljanina, Sigareva et Loginova, 1990

- AB, CD, EF, G (5)

- plu (5)

- EEu (5)

decumbensis Malloch, 1934

- Nam (75)

dorsalis auctt. [*alpestris* (Goetghebuer, 1934); *atrolineatus* (Goetghebuer, 1928b); *brevibarba* (Kieffer, 1922a); *decksbachi* (Goetghebuer, 1930); *discolor* (Santos-Abreu, 1918); *islandicus*, (Goetghebuer, Lindroth, 1931) - Junior primary homonym of *Ch. islandicus* Kieffer, 1913; *nigroviridis* (Macquart, 1834); *parvulus* (Santos-Abreu, 1918); *rectilobus* (Kieffer, 1921c); *viridicollis* (van der Wulp, 1858); *waldheimi*, (Gimmerthal, 1847); *zernyi* (Goetghebuer, 1931)]

- AE, BF, CD, G (36, 38)

- plu (38)

- Eu (36)

Nam (75)

EAs (79)

Naf (1)

duplex Walker, ?

- AEG, BF, CD (51, 52)

- Au (52)

enteromorpha Tokunaga, 1936

- Jpn (1)

entis Schobanov, 1989 [*plumosus* (Buchteeva, 1974; Beljanina et. al., 1983; Proviz, 1988)]

- AB, CD, EF, G (12, 32, 38)

- sem (38, 73)

- EEu (73)

Sib (32)

Nam (103)

eximius Johannsen, 1946

- Nam (64)

formosipennis Kieffer, 1908 [*linea* (Kieffer, 1925a); *palustris* (Kieffer, 1913); *iricolor* (Kieffer, 1914); *nivicola* (Kieffer, 1922); *oxytaxis* (Kieffer, 1922); *pictiventris* (Kieffer, 1925)]

- plu (55)

- Af (1, 22)

- fraternus** Wuelker, 1991
 - AB, CD, EF, G (87) - plu (87) - WEu (87)
- frommeri** Atchley et Martin, 1971
 - AB, CD, EF, G (97) - thu (97) - NAM (97)
- fundatus** Filinkova et Beljanina, 1993
 - AF, BE, CD, G (14) - thu (14) - NUr (14)
- gigas** Reiss, 1974
 - plu (61) - SAm (61)
- harpi** Sublette, 1991
 - AB, CD, EF, G (90) - plu (95) - NAM (95)
- hawaiiensis** Grimshaw, 1901
 - Haw (27)
- heterodentatus** Konstantinov, 1957
 - AB, CD, EF, G (2) - thu (42, 59) - Eu (2)
- heteropificornis** Wuelker, 1996? (in press)
 - AB, CD, EF, G (103) - thu (103) - NEu (103)
- holomelas** Keyl, 1961
 - AE, BF, CD, G (52, 93) - thu (81) - Eu (1)
- hyperboreus** Staeger, 1845
 - AB, CD, EF, G (88) - sal (83) - NAM (1)
 - NEU (1)
- imicola** Kieffer, 1913 [*palpalis* (Goetghebuer, 1934); *reginae* (Goetghebuer, 1936)]
 - plu (55) - Af (55)
- inermifrons** Goetghebuer, 1921
 - WEu (1)
- islandicus** Kieffer, 1913
 - AB, CD, EF, G (88) - sal (88) - Isl (88)
- javanus** Kieffer, 1924
 - As (1)
 - Au (1)
- jonmartini** Lindeberg, 1979 [*neglectus* (Lindeberg, 1960) - a junior primary homonym of *Ch. neglectus* Kieffer, 1911]
 AE, CD, EF, G (84) - plu (44) - Eu (44)
- kiiensis** Tokunaga, 1936
 - plu (65) - Jpn (65)
- lacunarius** Wuelker, 1973 [*"alpestris"* (Thienemann, 1936)]
 - AD, BC, EF, G (89) - hal (89) - WEu (89)

latistylus Reiss, 1974

- plu (61) - SAm (61)

leucochlorus Kieffer, 1923

- plu (55) - Af (22)

- neocorax** Wuelker et Butler, 1983
 - AB, CD, EF, G (88) - sal (88) - NEu (88)
- nepeanensis** Martin, 1966
 - AE, BF, CD, G (53) - Au (53)
- nigricans** Goethgebuer, 1927
 - AE, BF, CD, G (3) - plu (46) - MAS (3)
 - Sib (46)
- nigrifrons** Linevitsh et Erbaeva, 1971
 - bat (46) - Sib (46)
- nigrocaudatus** Erbaeva, 1971
 - bat (46) - Sib (46)
- nippodorsalis** Sasa, 1979 [strenzkei (Sasa, 1978) - a junior primary homonym of *Ch. strenzkei* Fittkau, 1968]
 - plu (65) - Jpn (65)
- nipponensis** Tokunaga, 1940
 - plu (65) - Jpn (65)
- novosibiricus** Kiknadze, Siirin, Kerkis et Aimanova, 1993 [*Camptochironomus* sp. (Kiknadze, Shilova, Kerkis et al., 1991)]
 - AB, CF, DEG (40) - bat (40) - Sib (40)
- nuditarsis** Keyl, 1961
 - AB, CD, EF, G (35) - plu (23) - WEu (60)
 As (1)
- nudiiventris** Ryser, Scholl et Wuelker, 1983
 - AB, CD, FEG (38, 62) - red (38, 62, 73) - PAL (60)
- obtusidens** Goethgebuer, 1921
 - AB, CD, EF, G (38, 94) - flu (38, 94) - PAL (60)
- occidentalis** Skuse, ?
 - AEG, BF, CD (53) - Au (53)
- oppositus** Walker, ?
 - AE, BF, CD, G (53) - Au (53)
- palidus** Linevich et Erbarva, 1971
 - bat (46) - Sib (46)
- pankratovae** Grebenyuk, Kiknadze, Belyanina, 1989
 - AE, BF, CD, G (26) - thu (26) - EEU (26)
- paragigas** Reiss, 1974
 - plu (61) - SAM (61)
- parathummi** Keyl, 1961
 - AC, BF, DE, G (34, 35, 38) - plu (38) - Eu (34)

- paulfreemani** Sawedal, 1981 [*brunneus* (Freeman, 1954)]
- SAF (19, 67)
- peringueyi** Kieffer 1923
- plu (55) - Af (25)
- piger** Strenzke, 1959
- AB, CD, EF, G (34, 38) - thu (38) - PAL (60)
- pilicornis** (Fabricius), 1787 [*conformis* (Malloch, 1923); *dotens* (Walker, 1856); *moerens* (Walker, 1848); *niveipennis* (Fabricius, 1805); *obscurus* (Zetterstedt, 1838) - a junior primary homonym of *Ch. obscurus* Meigen, 1804; *potaris* (Kirby, 1824); *ridis* (Zetterstedt, 1838); *tristis* (Weidemann, Meigen, 1818)]
- AB, CD, EF, G (103) - plu (103) - Eu (59, 103)
NAM (75)
- plumatisetigerus** ?
- AE BF CD G (99) - Ind (99)
- plumosus** (Linnaeus), 1758 [*annularia* (De Geer, 1766); *cristatus* (Fabricius, 1805); *diplosis* (Kieffer, 1915a); *fluminalis* (Kieffer, 1915a); *grandis* (Meigen, 1818); *hebesens* (Walker, 1856); *intermedius* (Staeger, 1839); *pilipes* (Meigen, 1818); *prasinus* (Meigen, 1818); *ferrugineorittatus* (Zetterstedt, 1850); *imperator* (Walley, 1926)]
- AB, CD, EF, G (35, 38) - plu (38, 73) - HOL (1)
sem (38, 73)
- prior** Butler, 1982
Ala (8)
- pseudothummi** Strenzke, 1959
- AE, BF, CD, G (35, 38) - plu (38) - PAL (60)
- pulcher** Wiedemann, 1830 [*nairobi* (Kieffer, 1913); *sensuatis* Kieffer, 1914); *schwetz* (Goetghebuer, 1936) *tripunctatus* (Kieffer, 1908)]
- plu (55) - Af (22)
- pungens** Townes, 1945
- NAM (75)
- rempeli** Thienemann, ? (53)
- riihimakiensis** Wuelker, 1973
- AB, CD, EF, G (84) - plu (84) - PAL (84)
- riparius** Meigen, 1804 [*albistris* (Walker, 1848); *bifilis* (Thienemann, Kieffer, 1916); *curtibarba* (Kieffer, 1922b); *curtiforceps* (Thienemann, Kieffer, 1916); *dichromocerus* (Kieffer, 1911a); *dorsalis* (Konsantinov, 1956, 1958); *gregarius* (Kieffer, 1909a); *halochares* (Thie-

- nemann, 1915); *ichthyobrota* (Kieffer, 1911); *indivisus* (Kieffer, 1911); *interruptus* (Kieffer, 1909a); *kochianus* (Kieffer, Thienemann, 1919); *militaris* (Johannsen, 1937); *pentatomus* (Kieffer, 1909a); *rhyparobius* (Kieffer, 1911a); *serus* (Malloch, 1915); *subproductus* (Kieffer, 1911a); *subriparius* (Kieffer, 1918b); *thummi* (Kieffer, 1911a); *zonulus* (Zetterstedt, 1838)]
 - AB, CD, EF, G (35, 38) - thu (38) - HOL (60)
salinarius Kieffer, 1915
 - AB, CD, EF, G (56) - sal (45) - HOL (60)
samoensis Edwards, 1928 [*flavipilum* (Tokunaga, 1940; Sasa, 1978)
 - plu (65) - As (1)
sancticaroli Freitas et al., 1985
 - AE, BF, CD, G (60) - SAM (60)
satchelli Freeman, 1957.
 - Saf (20)
saxatilis Wulker, Ryser et Scholl, 1981
 - AE, BF, CD, G (93) - thu (93) - WEu (93)
 - Sib
scotti Kieffer, 1911 [*bellus* (Goetghebuer, 1936); *duboisii* (Goetghebuer, 1936); *guineensis* (Kieffer, 1918); *tangae* (Kieffer, 1913); *vane-yeni* (Goetghebuer, 1936)]
 - plu (55) - Caf (21, 55)
setonis Tokunaga, 1936
 - As (78)
seydeli Goetghebuer, 1936 [*rostrifer* (Freeman, 1955)]
 - Waf (22)
sinuosus Guha et Chaudhuri, 1984
 - Chi (79)
solitus Linevich et Erbaeva, 1971
 - AB, CD, EF, G (7) - bat (40) - Sib (46)
sollicitus Hirvenoja, 1962
 - NEu (1)
sororius Wuelker, 1973
 AB, CD, EF, G (84) - thu (84) - WEu (84)
staegeri Lundbeck, 1898 [*fasciventris* (Malloch, 1915)]
 AE, CD, FEG (90, 97) - plu (90, 97) - Nam (90, 97)
stigmaterus Say, 1823 [*glaucurus* (Wiedemann, 1828)]
 - AB, CD, EF, G (54) - plu (54) - Nam (76)

- strenzkei** Fittkau, 1968
 - AE, BF, CD, G (92) - plu (16) - SAm (16)
- striatus** Strenzke, 1959
 - AB, CD, EF, G (36) - hal (23, 45) - WEu (36)
- subantarcticus** Sublette et Wirth, 1980
 - sal (77) - NZe (77)
- tardus** Butler, 1982
 - AB, CD, EF, G (88) - sal (88) - Ala (88)
- tenuistylus** Brundin, 1949
 - AB, CD, EF, G (85) - plu (45) - NEu (85)
 - NAm (102)
- tepperi** Skuse, ?
 - AE, BF, CD, G (52, 53) - WEu (52)
- tetraleucus** Kieffer, 1914 [*?africanus* (Kieffer, 1908); *?schultzei* (Kieffer, 1908); *biclavatus* (Kieffer, 1923)
 - plu (55) - Af (21)
- transvaalensis** Kieffer, 1923
 - AE, BF, CD, G (52) - plu (55) - CAf (55)
- trinigrivittatus** Tokunaga, 1940
 - As (1)
- tuberculatus** Fabricius, 1805
 - NAm (75)
- tuvanicus** Kiknadze, Siirin et Wuelker, 1992
 - AB CD FEG (41) - sal (41) - Sib (41)
- tuxis** Curran, 1930
 - NAm (75)
- uliginosus** Keyl, 1960
 - AE, BF, CD, G (35, 38) - plu (81) - Eu (60)
- usenicus** Loginova et Beljanina, 1994
 - AB, CD, EF, G (47) - plu (47) - EEu (47)
- utahensis** Malloch, 1915
 - AB, CD, EF, G (95) - thu (95) - NAm (95)
- uttarpradeshensis** Singh et Kulshrestha, 1976
 - thu (48) - Ind (48)
- valkanovi** Michailova, 1974
 - AB, CD, EF, G (56, 57) - sal (56) - MEu (57)
- vancouveri** Michailova et Fischer, 1986
 - AB, CD, EF, G (58) - plu (58) - NAm (58)

venustus Staeger, 1839

- Eu (1)

whitseli Sublette et Sublette, 1974

- AF, BE, CD, G (91)

- Nam (91)

wuelkeri Beljanina et Filinkova, 1993

- AF, BE, CD (14) - thu (14)

- Nur (14)

yoshimatsui Martin et Sublette, 1972

- AE, BF, CD, G (52) - thu (65)

- Jpn (65)

zealandicus Hudson, 1892

- NZe (21)

* При сравнении морфологических и кариологических характеристик *Ch. anthracinus* Zetterstedt в различных работах можно найти значительные расхождения. Так, в одних публикациях указывается на наличие латеральных отростков на VII брюшном сегменте личинок (Wuelker, 1973; Lindeberg, Wiederholm, 1979), в других (Линевич, Ербаева, 1971; Панкратова, 1983; Кикнадзе, Шилова, Керкис и др., 1991) говорится об их отсутствии; в одних случаях длина ventральных отростков оказывается меньше ширины брюшных сегментов (*f. l. bathophilus* - Линевич, Ербаева, 1971), в других - больше (Кикнадзе, Шилова, Керкис и др., 1991). При описании дискоидальных последовательностей плеч хромосом отмечаются различия в картировании (к примеру - Wuelker, Devai, Devai, 1989 и Кикнадзе, Шилова, Керкис и др., 1991). Эти факты позволяют допускать, что в различных работах под названием *Ch. anthracinus*, были изучены разные (но морфологически и генетически сходные) виды.

Синонимы

Поскольку внутри рода *Chironotus* содержится большое количество синонимов, могут возникнуть трудности в установлении валидного названия вида. В связи с этим мы сочли полезным представить алфавитный список синонимов и соответствие их валидному виду.

Синоним

Валидное название

absconditus (Kieffer, 1926a)

- **annularius** Meigen, 1818

africanus (Kieffer, 1908)

- **tetraleucus** Kieffer 1914

albistris (Walker, 1848)

- **riparius** Meigen, 1804

- albomarginatus* (Kieffer, 1924) - *callichirus* Kieffer, 1911
alpestris (Goetghebuer, 1934) - *dorsalis* Meigen, 1818
"alpestris" (Thienemann, 1936) - *lacunarius* Wuelker, 1973
anicalis (Kieffer, 1908) - *callichirus* Kieffer, 1911
annularia (De Geer, 1766) - *plumosus* (Linnaeus), 1758
angustiforceps (Thienemann, Kieffer, 1916) - *cingulatus* Meigen, 1830
apricus (Kieffer, 1908) - *cafrarius* Kieffer, 1914
atripes (Kieffer, 1909a) - *cingulatus* Meigen, 1830
atrolineatus (Goetghebuer, 1928b) - *dorsalis* Meigen, 1818
attenuatus (Walker, 1848) - *maturus* Johannsen, 1908
aversa (Roback, 1962) - *calligraphus* Goeldi, 1905
basitibialis (Tokunaga, 1936) - *circumdatus* (Kieffer), 1916
bathophilus (Kieffer, 1912) - *anthracinus* Zetterstedt, 1860
bellus (Goetghebuer, 1936) - *scotti* Kieffer, 1911
biclavatus (Kieffer, 1923) - *tetraleucus* Kieffer 1914
bifilis (Thienemann, Kieffer, 1916) - *riparius* Meigen, 1804
bifimbriatus (Kieffer, 1922b) - *maturus* Johannsen, 1908
brevibarba (Kieffer, 1922b) - *dorsalis* Meigen, 1818
brunneus (Freeman, 1954) - *paulfreemani* Sawedal, 1981
"calligraphus" (Martin et al., 1974) - *columbiensis* Wuelker, Sublette,
rath et Martin, 1989
capensis (Kieffer, 1914) - *cafrarius* Kieffer, 1914
cayugae (Tilbury, 1913) - *maturus* Johannsen, 1908
cristatus (Fabricius, 1805) - *plumosus* (Linnaeus), 1758
conformis (Malloch, 1923) - *pilicornis* (Fabricius), 1787
cristatus (Fabricius, 1805) - *plumosus* (Linnaeus), 1758
curtibarba (Kieffer, 1922b) - *riparius* Meigen, 1804
curtiforceps (Thienemann, Kieffer, 1916) - *riparius* Meigen, 1804
decksbachi (Goetghebuer, 1930) - *dorsalis* Meigen, 1818
decorus (Johannsen, 1905) - *maturus* Johannsen, 1908
dichromocerus (Kieffer, 1911a) - *riparius* Meigen, 1804

- diplosis* (Kieffer, 1915a) - **plumosus** (Linnaeus), 1758
discolor (Santos-Abreu, 1918) - **dorsalis** Meigen, 1818
distinguendus (Kieffer, 1917) - **maturus** Johannsen, 1908
dolens (Walker, 1856) - **pilicornis** (Fabricius), 1787
dorsalis (Konstantinov, 1956; 1958; Shilova, 1958; Pankratova, 1983)
 - **riparius** Meigen, 1804
duboissi (Goetghebuer, 1936) - **scotti** Kieffer, 1911
fasciventris Malloch, 1915) - **staegeri** Lundbeck, 1898
februarius - **alternans "a"** (Martin, Lee, 1984)

ferrugineorittatus (Zetterstedt, 1850)
 - **plumosus** (Linnaeus), 1758
fluminalis (Kieffer, 1915a) - **plumosus** (Linnaeus), 1758
flaviplumus (Tokunaga, 1940; Sasa, 1978)
 - **samoensis** Edwards, 1928
glaucurus (Wiedemann, 1828) - **stigmaterus** Say, 1823
grandis (Meigen, 1818) - **plumosus** (Linnaeus), 1758
gregarius (Kieffer, 1909a) - **riparius** Meigen, 1804
guineensis (Kieffer, 1918) - **scotti** Kieffer, 1911
halochares (Thienemann, 1915a) - **riparius** Meigen, 1804
halophilus (Kieffer, 1913a) - **aprilinus** Meigen, 1838
hebeszens (Walker, 1856) - **plumosus** (Linnaeus), 1758
hexastictus (Kieffer, 1925a) - **calipterus** Kieffer, 1908
horni (Kieffer, 1918b) - **annularius** Meigen, 1818
ichthyobrota (Kieffer, 1911a) - **riparius** Meigen, 1804
imperator (Walley, 1926) - **plumosus** (Linnaeus), 1758
indivisus (Kieffer, 1911a) - **riparius** Meigen, 1804
intermedius (Staeger, 1839) - **plumosus** (Linnaeus), 1758
interruptus (Kieffer, 1909a) - **riparius** Meigen, 1804
iricolor (Kieffer, 1914) - **formosipennis** Kieffer, 1908
islandicus (Goetghebuer, Lindroth, 1931)
 - **dorsalis** Meigen, 1818
kiknadzeae (Michailova, Belyanina, 1984)
 - **muratensis** Ryser et al., 1983
kochianus (Kieffer, Thienemann, 1919)
 -
riparius Meigen, 1804
lasiopus (Walker, 1848) **maturus** Johannsen, 1908
leptogastrus (Kieffer, 1911) - **linearis** Kieffer, 1911

- liebeli* (Kieffer, 1911a) - *anthracinus* Zetterstedt, 1860
linea (Kieffer, 1925a) - *formosipennis* Kieffer, 1908
longicornis (Kieffer, 1908) - *cafferarius* Kieffer, 1914
meigeni (Kieffer, 1921c) - *acidophilus* Keyl, 1960
meredionalis (Johannsen, 1908) - *anthracinus* Zetterstedt, 1860
microtrix (Thienemann, Kieffer, 1916) - *cingulatus* Meigen, 1830
militaris (Johannsen, 1937) - *riparius* Meigen, 1804
moerens (Waker, 1848) - *pilicornis* (Fabricius), 1787
nairobi (Kieffer, 1913) - *pulcher* Wiedemann, 1830
neglectus (Lindeberg, 1960) - *jonmartini* Lindeberg, 1979
nemoralis (Zetterstedt, 1850) - *cingulatus* Meigen, 1830
nigroviridis (Macquart, 1834) - *dorsalis* Meigen, 1818
niliacus (Kieffer, 1922) - *calipterus* Kieffer, 1908
nivalis (Freeman, 1954) - *callichirus* Kieffer, 1911
niveipennis (Fabricius, 1805) - *pilicornis* (Fabricius), 1787
nivicola (Kieffer, 1922) - *formosipennis* Kieffer, 1908
obscurus (Goetghebuer, 1921b) - *aprilinus* Meigen, 1838
obscurus (Zetterstedt, 1838) - *pilicornis* (Fabricius), 1787
oxylabis (Kieffer, 1922) - *formosipennis* Kieffer, 1908
palustris (Kieffer, 1913) - *formosipennis* Kieffer, 1908
palpalis (Goetghebuer, 1934) - *imicola* Kieffer, 1913
parvulus (Santos-Abreu, 1918) - *dorsalis* Meigen, 1818
pentatomus (Kieffer, 1909a) - *riparius* Meigen, 1804
pictiventris (Kieffer, 1925) - *formosipennis* Kieffer, 1908
pilipes (Meigen, 1818) - *plumosus* (Linnaeus), 1758
plumosus (Полубев, 1987) - *muratensis* Ryser, Scholl et Wuelke
1983
plumosus (Максимова, Петрова, 1978; Белянина и др., 1983; Петрова
др., 1986; Провиз, 1984, 1988) - *agilis* Schobanov et Djomin, 1988
plumosus (Максимова, Петрова, 1978; Белянина и др., 1983) - *balatonicus* Devai, Wuelker et Scholl
1983
plumosus (Провиз, 1988) - *borokensis* Kerkis, Filippova, Stedje
ov, Gunderina et Kiknadze, 1988
plumosus (Бухтеева, 1974; Белянина и др., 1983; Провиз, 1988) - *entis* Schobanov, 1989

- plumosus* (Максимова, Петрова, 1978; Белянина и др., 1983)
 - *muratensis* Ryser, Scholl et Wuelker, 1983
- polaris* (Boheman, 1865)
 - *lugubris* Zetterstedt, 1850
- polaris* (Kirby, 1821)
 - *pilicornis* (Fabricius), 1787
- prasinus* (Meigen, 1818)
 - *plumosus* (Linnaeus), 1758
- pseudooppositus* ?
 - *alternans* "b" (Lentzios et al., 1980)
- rectilobus* (Kieffer, 1921c)
 - *dorsalis* Meigen, 1818
- redeus* (Walker, 1856)
 - *maturus* Johannsen, 1908
- reginae* (Goetghebuer, 1936)
 - *imicola* Kieffer, 1913
- rempelti* (Thienemann, 1941)
 - *anthracinus* Zetterstedt, 1860
- rhyparobius* (Kieffer, 1911a)
 - *riparius* Meigen, 1804
- ridis* (Zetterstedt, 1838)
 - *pilicornis* (Fabricius), 1787
- rostrifer* (Freeman, 1955)
 - *seydelli* Goetghebuer, 1936
- rostratitorceps* (Kieffer, 1923)
 - *linearis* Kieffer, 1911
- sanguineus* (Kieffer, 1909a)
 - *cingulatus* Meigen, 1830
- schultzei* (Kieffer, 1908)
 - *tetraleucus* Kieffer 1914
- schwetz* (Goetghebuer, 1936)
 - *pulcher* Wiedemann, 1830
- semicinctus* (Strenzke, 1959)
 - *luridus* Strenzke, 1959
- sensualis* Kieffer, 1914)
 - *pulcher* Wiedemann, 1830
- serus* (Malloch, 1915)
 - *riparius* Meigen, 1804
- seychelleanus* (Kieffer, 1911)
 - *callichirus* Kieffer, 1911
- similis* (Johannsen, 1905)
 - *maturus* Johannsen, 1908
- spitzbergenensis* (Kieffer, Thienemann, 1919)
 - *lugubris* Zetterstedt, 1850
- strezkei* (Sasa, 1978)
 - *nippodorsalis* Sasa, 1979
- subproductus* (Kieffer, 1911a)
 - *riparius* Meigen, 1804
- subriparius* (Kieffer, 1911a)
 - *riparius* Meigen, 1804
- subulatus* (Kieffer, 1911a)
 - *cingulatus* Meigen, 1830
- tangae* (Kieffer, 1913)
 - *scotti* Kieffer, 1911
- tavetae* (Kieffer, 1913)
 - *calipterus* Kieffer, 1908
- thummi* (Kieffer, 1911a)
 - *riparius* Meigen, 1804
- tripunctatus* (Kieffer, 1908)
 - *pulcher* Wiedemann, 1830
- tristis* (Weidemann, Meigen, 1818)
 - *pilicornis* (Fabricius), 1787
- vaneyeni* (Goetghebuer, 1936)
 - *scotti* Kieffer, 1911

versicolor (Kieffer, 1909a) - *cingulatus* Meigen, 1830
viridicollis (van der Wulp, 1858)
 - *dorsalis* Meigen, 1818
waldheimii (Gimmerthal, 1847) - *dorsalis* Meigen, 1818
zernyi (Goetghebuer, 1931) - *dorsalis* Meigen, 1818
zonulus (Zetterstedt, 1838) - *riparius* Meigen, 1804

Итого: 131 синоним.

Nomina dubia

aegyptius (Kieffer, 1913c)
albidus Konstantinov, 1956
androgyna Kieffer, 1918b
angustatus Kieffer (in: Thienemann, Kieffer, 1916)
balticus (Kieffer, 1925b)
ethsaiidae (Kieffer, 1915c)
bicornutus (Kieffer, 1913a)
binodulus (Kieffer, 1922b)
biuncus (Kieffer, 1924a)
borealis (Kieffer, 1922c)
breviantennatus Konstantinov, 1956
cavazzi Kieffer, 1913d
citrinellus (Kieffer, 1913a)
coracellus Kieffer, 1922c
corax Kieffer, 1911a
corniger Goetghebuer, 1921b
crassicornis (Kieffer, 1922c)
dahlbomi Zetterstedt, 1860
dendrophila (Zvereva, 1950)
diakonoffi (Krusemann, 1949)
distans Kieffer, 1909a
elatior Kiefer (in: Thienemann, 1915)
flaveolus Meigen, 1818
flavicollis Meigen, 1818
frisionus (Kieffer, 1912)
galilaeus (Kieffer, 1914)
grisescens Goetghebuer, 1921b

hirtimanus Kieffer (in: Kieffer, Thienemann, 1908)
ignotus Zavrel, 1932
komensis Zvereva, 1950
lacustris (Kieffer, 1913a)
lenzi Kieffer, 1922b
longiforceps Kieffer, 1918b
meinerti Kieffer, 1915b
melanopus Kieffer (Thienemann, 1916)
nigricans Goetghebuer, 1927
noctuabundus Kieffer, 1911b
nocturnalis Kieffer, 1911b
ochrocoma Kieffer, 1922b
perangustatus Goetghebuer, 1952
percurrans Kieffer, 1909a
ploenensis (Kieffer, 1922a)
polaris Kirby (in: Parry, 1821)
prasinellus Kieffer, 1912
pseudovulpes (Krusemann, 1933)
restrictus Kieffer, 1922b
rusticus Meigen, 1838
saxonicus Lenz, 1921
sieberti Kieffer, 1921a
sordidatus Kieffer, 1913a
stricticornis (Kieffer, 1911a)
subrectus (Kieffer, 1922a)
subreductus Zavrel, 1932
subviridis Kieffer, 1918b
tenuicaudatus Goetghebuer, 1950
trifilis Kieffer, 1915b
triseta Kieffer (in: Thienemann, Kieffer, 1916)
turfaceus Kieffer, 1929
viridellus Kieffer, 1918b
viridipes Macquart, 1826
vulpes Kieffer, 1924a
winthemi Goetghebuer, 1931
zavreli Kieffer, 1922b

langebrueckii Thienemann, 1909b
tchernovsky Beljanina, 1986

Виды с невалидными (рабочими) названиями

В ряде публикаций дается карiotипическая характеристика видов неустановленным таксономическим статусом, которым авторы дают номерное или рабочее название. Количество таких видов, не имеющих валидного названия и морфологического описания (если таковое имеется, то неполное), но у которых охарактеризован карiotип, к настоящему времени достигло значительного количества.

alternans "a" [*februarius*] (Martin, Lee, 1984)

- AE BF CD G - Au

alternans "b" [*pseudooppositus*] (Lentzlos, Stocker, Martin, 1980)

- AE BF CD G - Au

"decorus" (Wuelker, Devai, Devai, 1989)

maturus-complex Europa spec.1 (Wuelker, 1985)

- AF BE CD G - Eu

maturus-complex Europa spec.2 (Wuelker, 1985)

- Eu

"samoensis" (Wuelker, Devai, Devai, 1989)

sp.A11 (Kiknadze, Siirin, Wuelker, 1992)

- AB CD EF G - plu - Sib

sp.Am1 (Kiknadze, Aimanova, Butler, Cooper, 1993)

- BAG CD(F23f)EF [BAG CDEF] - NAM

sp.BAG CDEF (Martin, Wuelker, Sublette, 1974)

- BAG CDEF

sp.J. (Kiknadze, Shilova, Kerkis, Shobanov, Zelentsov, Grebenyuk, Is
tomina, Prasolov, 1991)

- AB CD EF G - red - Sib

sp.Sib1 (Kiknadze, Aimanova, Butler, Cooper, 1993)

- BA(B28kD24k)CD (F23f)EGEGF [BACD FEG] - Ur

sp.Tu1 (Kiknadze, Siirin, Wuelker, 1992)

- AB CD EF G - plu - Sib

spec.aaa (Wuelker, Devai, Devai, 1989)

spec. Apple Valley (Wuelker, 1980)	- NAM
- AE BF CD G	
spec. Arkansas (Wuelker, Devai, Devai, 1989)	
spec. Cali (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AE BF CD G	
spec. Coyote Creek . (Wuelker, Morath, 1989)	- NAM
- AE BF CD G	
spec. Las Brisas (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AB CD EF G	
spec. Meerenberg A (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AE BF CD G	
spec. Meerenberg B (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AE BF CD G	
spec. Michigan A (Wuelker, Devai, Devai, 1989)	
spec. Michigan B (Wuelker, Devai, Devai, 1989)	
spec. Rio de Janeiro A (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AE BF CD G	
spec. Rio de Janeiro B (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AE BF CD G	
spec. "tentans" Blaylock (Wuelker, Devai, Devai, 1989)	
spec. Villa Paz . (Wuelker, Morath, 1989)	- SAM
- AE BF CD G	
spec. WOC . (Wuelker, Morath, 1989)	- NAM
- AE BF CD G	
zealandicus "a" (Martin, Lee, 1984)	- NZe
- AE, BF, CD, G (48)	
zealandicus "b" (Martin, Lee, 1984)	- NZe
- AEG, BF, CD	

Subgenus CAMPTOCHIRONOMUS Kieffer, 1918

Был дважды описан одним и тем же автором (Kieffer, 1918a, c) как подрод рода *Chironomus*. Во втором описании указан типовой вид - *Camptochironomus flavofasciatus* Kieffer, 1918. Однако, он не может рассматриваться в качестве типового в соответствии с параграфом 69 (a, i) Кодекса зоологической номенклатуры. Выделение Геттебюром (Goetghebuer, Lenz, 1937) в качестве типового вида *C. tentans* Fabricius, 1805 не

противоречит правилам зоологической номенклатуры. Различные авторы разному оценивают таксономический статус *Camptochironomus*. Большое сходство морфологии личинок и куколок между *Chironomus s. str.* и *Camptochironomus* не позволяют считать эти таксоны как самостоятельные роды - таково наиболее распространенное мнение (Saether; 1977; Wiederholm 1979; Ashe, 1983). Учитывая авторитет названных ученых и позднейшие фундаментальные сводки (Wiederholm, 1983 etc.; Ashe, Cranston, 1993) в настоящей работе *Camptochironomus* формально представлен как подрод. Однако, мы придерживаемся иной точки зрения. *Camptochironomus* включает группу видов с очень характерным и четко отличающимся от других типом гениталий: очень длинные нижние придатки, которые почти достигают вершины гоностия; своеобразные верхние придатки; X тергит с лопастями по обе стороны анального отростка; отсутствие анально-медиальных (am) выростов на IX тергите. Судя по строению ног, все виды *Camptochironomus* спариваются на субстрате, а не в воздухе, как подавляющее большинство видов *Chironomus*. Для личинок характерно обитание в мелководье, в иле, богатом органическими остатками; они хорошо переносят промерзание, дефицит кислорода. Личинки *Camptochironomus* действительно во многом сходны с таковыми *Chironomus s. str.*, но имеют характерную "прогонистость" тела (длина сегментов значительно превосходит их ширину). Таким образом, имея голарктическое распространение, виды *Camptochironomus* характеризуются единым типом строения имаго и личинок, сходством брачного поведения имаго и экологии личинок. Значимость и таксономический вес указанных особенностей *Camptochironomus* значительно больше, чем комплексы признаков *Chaetotablis* и *Lobochironomus* (гениталии отличаются от *Chironomus s. str.* только строением верхних придатков, брачное поведение обычное для большинства хирономид, в том числе и для подрода *Chironomus s. str.*). Указанное выше позволяет нам рассматривать *Camptochironomus* как самостоятельный род.

grandivalva Shilova, 1957

- EEu (68)

obscurus Filinkova et Belyanina, 1994

- AB, CF, DE, G (101) - plu (101) - NEu (101)

pallidivittatus Malloch, 1915

- AB, CF, DE, G (47) - plu (63) - PAL (55)

setivalva Shilova, 1957

- MAS (63)

tentans Fabricius, 1805 [*abdominalis* (Meigen, 1818); *atrofasciatus* (Kieffer, 1921b); *apritinus* (Meigen, 1830 - sensu Kieffer ???); *grandivalva* (Shilova, 1957); *hungaricus* (Szito, Ferenc, 1969); *subapritinus* (Kieffer, 1918b); *vernalis* (Meigen, 1818)]
 - AB, CF, DE, G (47) - plu (63) - HOL (55)

Nomina dubia (приведено по: Ashe, Cranston, 1991):

clarinervis (Kieffer, 1924b)
flavofasciatus Kieffer, 1918a

Описания и рисунки *C. flavofasciatus* в работе Шиловой (1957) являются кампильацией к статье Киффера (Kieffer, 1918a)

Subgenus CHAETOLABIS Townes, 1945

Типовой вид - *Chaetolabis atroviridis* Townes, 1945. Выделение *Chaetolabis* в качестве подрода в роде *Chironomus* (Townes, 1945) было признано справедливым и в более поздних работах (Saether, 1977; Wiederholm, 1979; Ashe, 1983). Мы присоединяемся к этому мнению.

atroviridis Townes, 1945

- NAM (70)

globulus Filinkova et Beljanina, 1993

- AB, CD, EF, G (13)

- thu (13)

- NUR (13)

macani Freeman, 1948

- AB, CD, FEG (81)

- thu (54, 77)

- Eu (77)

- Sib (41)

- NAM (75)

ochreateus Townes, 1945

- NAM (75)

Subgenus LOBOCHIRONOMUS Ryser, Wuelker et Scholl, 1985

Типовой вид - *Chironomus (Lobochironomus) montuosus* Ryser et al., 1985. Выделение *Lobochironomus* как подрода рода *Chironomus* (Ryser, Wu-

elker, Scholl, 1985) признается справедливым в определителе хироном Голарктики (Pinder, Reiss, 1983, 1986; Cranston et al., 1989). В каталоге палеарктических хирономид (Ashe, Cranston, 1990) этот таксон указан ни под каким видом. Мы считаем подродовой статус *Lobochironomus* очевидным.

longipes (Staeger, 1839 - *Einfeldia*) [*bequaertii* (Goetghebuer, 1921c)]

- plu (64)	- Eu (54)
	Sib (54)
	NAm (21)

mendax Stora, 1937

- AB, CD, EF, G (58)	- plu (58)	- NEu (58)
----------------------	------------	------------

montuosus Ryser et al., 1985

- AB, CD, EF, G (58)	- plu (58)	- WEu (58)
----------------------	------------	------------

storai Goetghebuer, 1937 [*luctuosus* (Stora, 1937)]

- AB, CD, EF, G (58)	- plu (58)	- Eu (58)
----------------------	------------	-----------

GENUS *BAEOTENDIPES* Kieffer, 1913

[*Hallietta* Kieffer, 1911 - младший синоним *Hallietta* Ulrich, 1891]

При изучении политенных хромосом слюнных желез личинок *Baeotendipes noctivaga* (*B. taurica* - Кикнадзе, Сиирин, Керкис, 1991) была обнаружена гомология нескольких районов с хромосомами рода *Chironomus*. В связи с этим было высказано предположение о возможности включения *Baeotendipes* в качестве подрода в род *Chironomus*. В этом случае цитологическим критерием "подрода" может служить наличие гомологии плеч политенных хромосом, а критерием "рода" - отсутствие такой гомологии. Однако, по морфологии преимагинальных стадий (особенно личинки), гениталиям самцов, экологии и распространению *Baeotendipes* четко отделен от *Chironomus*. Личинка отличается от представителей рода *Chironomus* строением и окраской ментума (он светлый, срединный зубец шире трех первых боковых, 6-й боковой зубец едва развит), эпифаренгиальный гребень по переднему краю с многочисленными игольчатыми выростами (у *Chironomus* чаще всего 10-15 зубцов). Гениталии самца отличаются строением гоностилия, анального отростка и верхних придатков. Указанные призна-

соответствуют родовому уровню. Все систематики-морфологи считают *Baeotendipes* самостоятельным родом (Ashe, 1983; Pinder, Reiss, 1983, 1986; Cranston et al., 1939; Ashe, Cranston, 1990). Мы присоединяемся к их мнению.

noctivaga Kieffer, 1911 [*brevicornis* (Kieffer, 1913c), *brevimana* (Kieffer, 1918a), *caspersi* (Strenzke, 1950), *taurica* (Chernovskij, 1949; Kiknadze, Siirin, Kerkis, 1991), *tibialis* (Kieffer, 1918a)]
 AB, CD, FEG (34) - sal (6, 9) - Naf (17)
 - Eu (1)

ovazzai Freeman, 1957

- Af (21)

Baeotendipes (*Hallitella*) *ovazzai* Freeman, по-видимому, нельзя отнести к роду *Baeotendipes*, так как вид отличается узкими и иной формы гоностиллями, они не расширены (без вздутия) по внутреннему краю и не заострены (судя по рисунку); для гениталий характерны также более короткие не заходящие за вершину X тергита нижними придатками, более узким анальным отростком и короткими пульвиллами. Эти существенные признаки не указаны в первоописании (Freeman, 1957, p. 350), где автор описывает различия следующим образом:

- "1. Передняя лапка без длинных волосков, пульвиллы очень большие..... *H. noctivaga*
2. Передняя лапка покрыта длинными волосками, бородастая; пульвиллы короткие *H. ovazzai*"

В диагнозе рода, приведенном в определителе хирономид Голарктики (Cranston et al., 1989), степень развития пульвилл указана как хороший диагностический признак (пульвиллы длинные). Передняя лапка *B. ovazzai*, покрытая длинными волосками и строение гениталий свидетельствуют о том, что роение и спаривание этого вида происходит в воздухе, тогда как *B. noctivaga* роится на субстрате. Местообитания личинок не указано, а высказано лишь предположение, что они схожи для обоих видов. Приведенные выше данные позволяют высказать предположение о принадлежности *B. ovazzai* к другому роду или, как минимум, подроду.

GENUS KIEFFERULUS Goetghebuer, 1922

Включает два подрода - *Kiefferulus* s. str. и *Wirthiella* Sublette, 1960.

Типовой вид - *K. (Tanytarsus) tendipediformis* Goetghebuer. Мартин (Martin, 1963, 1964), изучая хромосомы из слюнных желез нескольких видов *Kiefferulus*, обнаружил гомологичные участки с таковыми рода *Chironomus*. Это, с его точки зрения, позволяет рассматривать *Kiefferulus* как подрод рода *Chironomus*. Однако, личинки *Kiefferulus* имеют иное строение ментума (срединный зубец с боковыми зарубками, а не тройной); строение антенны (3-й членик почти равен 4-му, у *Chironomus* - значительно короче); характерная, с зазубренным передним краем щетинка под зубцами мандибулы (SSd); хорошо развит и обособлен клипеус (Pinder, Reiss, 1983, fig. 10.36), который у *Chironomus* слит с фронтальным склеритом (Pinder, Reiss, 1983, fig. 10.6). Ряд очень характерных признаков наблюдается у куколки (Pinder, Reiss, 1986, fig. 10.35). Самцы отличаются строением нижних и верхних придатков гениталий и отсутствием лобных штифтов (Cranston et al., 1989, fig. 10.29). В связи с изложенным можно считать справедливым мнение Геттебюра (Goetghebuer, 1922) о самостоятельности рода *Kiefferulus*, которое подтверждается в определителях хирономид Голарктики (Pinder, Reiss, 1983, 1986; Cranston, Dillon, Pinder, 1989).

Subgenus K I E F F E R U L U S s.str.

chloronotus Kieffer, 1911 [*henrardi* (Goetghebuer, 1936); *latilobus* (Kieffer, 1923); *nitoticus* (Kieffer, 1923)]

- Af (21)

dux Johannsen, 1905

- NAm (70)

intertinctus Skuse, 1889

- Au (45)

martinii Freeman, 1961

- Au (10)

opalensis Forsyth, 1975

- NZe (18)

paratinctus Martin, 1964

- Au (45)

tendipediformes Goetghebuer, 1922

- Eu (20)

tainanus Kieffer [*Chironomus* (Sasa, 1979)]

- Jpn (78)

modocensis (Sublette), 1960

- Nam (70)

Перечень закодированных в "каталоге" литературных источников

- (1) - Ashe, Cranston, 1993; (2) - Белянина, 1975; (3) - Белянина, 1979; (4) - Белянина, Колосова, 1979; (5) - Белянина, Сигарева, Логина, 1990; (6) - Botnariuc, Albu, 1958; (7) - Бухтеева, 1979; (8) - Butler, 1982; (9) - Черновский, 1949; (10) - Cranston, Dillon, Pinder, Reiss, 1989; (11) - Devai, Wuelker, Scholl, 1983; (12) - Демин, Шобанов, 1990; (13) - Филинкова, Белянина, 1993а; (14) - Филинкова, Белянина, 1993б; (15) - Fittkau, 1965; (16) - Fittkau, 1968; (17) - Fittkau, Reiss, 1978; (18) - Forsyth, 1975; (19) - Freeman, 1954; (20) - Freeman, 1957; (21) - Freeman, 1959; (22) - Freeman, Cranston, 1980; (23) - Geiger, Ryser, Scholl, 1978; (24) - Goetghebuer, 1922; (25) - Goldhammer, Wright, Blackwood, Ferrington, 1992; (26) - Гребенюк, Кикнадзе, Белянина, 1989; (27) - Grimshaw, 1901; (28) - Hare, Carter, 1987; (29) - Hirvenoja, 1962; (30) - Керкис, Филиппова, Шобанов, Гундерина, Кикнадзе, 1988; (31) - Kerkis, Kiknadze, Kiknadze, Filippova, Gunderina, 1989; (32) - Керкис, Кикнадзе, Истомина, 1989; (33) - Keyl, 1960; (34) - Keyl, 1961; (35) - Keyl, 1962; (36) - Keyl, Keyl, 1959; (37) - Kiknadze, 1987; (38) - Кикнадзе, Шилова, Керкис, Шобанов, Зеленцов, Гребенюк, Истомина, Прасолов, 1991; (39) - Кикнадзе, Сиирин, Керкис, 1991; (40) - Кикнадзе, Сиирин, Керкис, Айманова, 1993; (41) - Kiknadze, Siirin, Wuelker, 1992; (42) - Константинов, 1956; (43) - Lindeberg, 1959; (44) - Lindeberg, 1960; (45) - Lindeberg, Wiederholm, 1979; (46) - Линевич, Ербасова, 1971; (47) - Логинова, Белянина, 1994; (48) - Maheshwari, 1989; (49) - Martin, 1963; (50) - Martin, 1964; (51) - Martin, 1969; (52) - Martin, 1979; (53) - Martin, Lee, 1984; (54) - Martin, Wuelker, 1974; (55) - McLachlan, 1971; (56) - Michailova, 1974; (57) - Michailova, 1989; (58) - Michailova, Fischer, 1986; (59) - Панкратова, 1983; (60) - Петрова, 1990; (61) - Reiss, 1974; (62) - Ryser, Scholl, Wuelker, 1983; (63) - Ryser, Wuelker, Scholl, 1985; (64) - Saether, Sublette, Wilassen, 1984; (65) - Sasa, 1978; (66) - Sasa, 1979; (67) - Sawedal, 1981; (68) - Шилова, 1957; (69)

Шилова, 1958; (70) - Шилова, 1983; (71) - Шилова, 1989; (72) - Шилова
 Гребенюк, 1985; (73) - Шобанов, 1989 + Shobanov, 1989; (74) - Шобанов
 Демин, 1988; (75) - Sublette, Sublette, 1965; (76) - Sublette, Sublette,
 1974; (77) - Sublette, Wirth, 1980; (78) - Tokunaga, 1936; (79) -
 Wang, Zheng, 1992; (80) - Webb, Martin, Wuelker, 1987; (81) - Webb
 Scholl, 1985; (82) - Wiederholm, 1979; (83) - Wuelker, 1957; (84) - Wuelker,
 1973; (85) - Wuelker, 1980; (86) - Wuelker, 1987; (87) - Wuelker,
 1991a; (88) - Wuelker, Butler, 1983; (89) - Wuelker, Kloetzli,
 1973; (90) - Wuelker, Martin, 1971; (91) - Wuelker, Martin, 1974; (92)
 - Wuelker, Morath, 1989; (93) - Wuelker, Ryser, Scholl, 1981; (94) -
 Wuelker, Ryser, Scholl, 1983; (95) - Wuelker, Sublette, Martin, 1991;
 (96) - Wuelker, Sublette, Morath, Martin, 1989; (97) - Wuelker, Sublette,
 Sublette, Martin, 1971; (98) - Zbarakh, 1971. (99) - Saxena,
 1995; (100) - Martin, Cranston, 1995; (101) - Филинкова, Белянина,
 1994; (102) - Wuelker, 1991b; (103) - Wuelker, 1996? (in press); (104)
 - Вулькер, 1992; (105) - Шобанов, Петрова, 1995? (в печати)

Приведенный каталог позволяет сделать ряд обобщений. Анализ соотношения цитоконплексов и личиночных форм (табл.1) показывает отсутствие скоррелированности между этими комплексами признаков. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в цитоконплексах *thummi* (51 вид, из них 45 - подрод *Chironotus*) и *pseudothummi* (36 видов, все подроды *Chironotus*). Подрод *Chironotus* характеризуется наибольшим разнообразием цитоконплексов (15) и личиночных форм (8). Виды прочих подродов относятся к одной личиночной форме и 1-2 цитоконплексам (причем, если цитоконплексов 2, то один из них является модификацией другого - т.е. образован за счет тандемного слияния хромосом). Обращает на себя внимание тот факт, что подроды *Chaetolabis* и *Lobochironotus* включают только виды цитоконплекса *thummi* или его модификации. А виды *Camplochironotus* имеют специфичную комбинацию хромосомных плеч (известен лишь один вид подрода *Chironotus* который по сочетанию хромосомных плеч можно отнести к цитоконплексу *modified pallidivittatus*). Этот факт, с нашей точки зрения, может также свидетельствовать о родовой самостоятельности *Camplochironotus*.

Структура рода *Chironomus* (соотношение подродов, личиночных форм и цитоккомплексов)*

Подрод, цитоккомплекс	Личиночная форма									
	bat	flu	hal	plu	red	sal	sem	thu	?	int
<i>Camptochironomus</i>	*****									
AB CF DE G				3						3
<i>Chaetolabis</i>	*****									
AB CD EF G								2		2
AB CD FEG								1		1
<i>Chironomus</i>	*****									
AB CD EF G	1	2	1	19	2	9	3	9	2	48
AB CD FEG				1	1	2			1	5
AB CF DEG	1									1
AC BF DE G				1						1
AD BC EF G			1					1		2
AD BC FEG								1		1
AD BE CF G									1	1
AE BF CD G	2		1	9				4	20	36
AEG BF CD									3	3
AF BE CD G								1	3	4
AF BEG CD								1		1
AG BF CD E				1						1
BAG CD EF				1						1
BAG CDEF									2	2
BACD EGF									1	1
?	5			18	1	2		3		29
<i>Lobochironomus</i>	*****									
AB CD EF G				3						3
?				1						1
int	9	2	3	57	4	13	3	23	33	147

* ? комбинация хромосомных плеч или личиночная форма не установлена;
 int общее количество видов, имеющих данную комбинацию хромосомных
 плеч или личиночную форму; в пересечении этих граф указано общее коли-
 чество видов с установленными комбинацией хромосомных плеч и (или) ли-
 чиночной формой. Обозначения личиночных форм см. в "Сокращениях" к
 "Каталогу".

Распространение

Распространение подродов рода *Chironomus* кратко можно отразить следующим образом:

Camptochironomus - Палеарктика, Неарктика ориентальная (Fittkau, Reiss, 1978; Johannsen, 1932; Ashe et al., 1987);

Chaetolabis - Палеарктика, Неарктика (Wiederholm, 1979; Ashe et al., 1987);

Chironomus - всеветно (кроме Антарктиды) (Pinder, Reiss, 1983; Ashe et al., 1987);

Lobochironomus - Палеарктика (Ryser et al., 1985).

Интересную картину представляет географическое распространение видов подрода *Chironomus* (табл. 2). Из нее следует, что в Северном полушарии превалируют виды цитокompлекса *thummi*; обилие видов цитокompлекса *pseudothummi* здесь в 3-4 раза меньше. В Южном полушарии наблюдается явное доминирование видов цитокompлекса *pseudothummi* (в Австралии и Африке обнаружены только виды, относящиеся к цитокompлексам *pseudothummi* и *modified pseudothummi*). Приведенные данные отражают также изученность рода в различных географических регионах, но не видовое разнообразие. Априори можно сказать, что Азия, занимая огромную площадь и имея разнообразнейшие ландшафтно-климатические условия, должна быть заселена значительно большим количеством видов, нежели Европа. Вряд ли будет несправедливым предположение, что при дальнейших исследованиях в Африке, Центральной и Южной Америке мы столкнемся с новыми проявлениями изменчивости (в том числе и хромосомной) рода *Chironomus*.

Таблица 2

Распространение цитокмплесков подрода *Chironomus* s. str.*

Цитокмплеск	Количество видов с известными цитокмплесами в соответствующих географических регионах					
	Eu	As	Af	Au+NZe	NA	SA
AB CD EF G	38(64)	18(64)			17(61)	1(9)
AB CD FEG	1(2)	2(7)			3(11)	
AB CF DEG		1(4)				
AC BF DE G	1(2)					
AD BC EF G	2(3)	1(4)				
AD BC FEG	1(2)					
AD BE CF G						1(9)
AE BF CD G	11(19)	6(21)	3(100)	8(73)	4(14)	8(73)
AEG BF CD				3(27)	1(4)	
AF BE CD G	2(3)				1(4)	
AF BEG CD	1(2)					
AG BF CD E						1(9)
BAG CD EF	1(2)					
BAG CDEF					2(7)	
BACD EGF	1(2)					
Int	59	28	3	11	28	11

* Eu - Европа, As - Азия, Af - Африка, Au+NZe - Австралия и Новая Зеландия, NA - Северная Америка, SA - Южная Америка; int - общее количество видов с установленной комбинацией хромосомных плеч в данном географическом регионе; первая цифра в графе - установленное количество видов соответствующего цитокмплеска в данном географическом регионе; вторая цифра (в скобках) - относительное количество видов соответствующего цитокмплеска в % к общему количеству видов с установленной комбинацией хромосомных плеч в данном географическом регионе.

Белянина С.И. 1975. О хромосомном наборе *Chironomus plumosus-reduc-tus* (Diptera, Chironomidae) // Тр. компл. эксп. Саратов. ун-та по изуч. Саратов. и Волгоград. водох анилищ. Вып.4. Саратов. С. 96-98.

Белянина С.И. 1979. Кариотипы хирономид озера Иссык-Куль // Карио-систематика беспозвоночны животных. Ленинград: ЗИН АН СССР. С. 36-39.

Белянина С.И. 1986. Современное состояние кариофондов хирономид, водоемах СССР // Эволюция, видообразование и систематика хирономид, Новосибирск. С. 45-49.

Белянина С.И., Максимова Ф.Л., Бухтеева Н.М., Ильинская Н.Б., Петрова Н.А., Чубарева Л.А. 1983. Кариотип // Соколова Н.Ю. (ред.) / *Chironomus plumosus* L. Морфология, экология, продукция. Ленинград: Наука. С. 61-95.

Белянина С.И., Колосова Т.А. 1979. Кариотип *Chironomus behningi* из Асальского моря // Цитология. Т.21, N21. С. 1103-1106.

Белянина С.И., Сигарева Л.Е., Логинова Н.В. 1990. Новый вид *Chironomus curabilis* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. Т.69. С. 60-70.

Бухтеева Н.М. 1974. Характеристика кариотипа и инверсионного полиморфизма *Chironomus plumosus* L. из Восточной Сибири // Цитология. Т. 16. С. 358-361.

Вюлькер В. 1992. Проблемы кариосистематики рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Информ. бюл. Биология внутр. вод. Вып. 93. С. 57-62.

Демин С.Ю., Шобанов Н.А. 1990. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР // Цитология. Т. 32, N 10. С. 1046-1054.

Голубев Б.Л. 1987. Новый вид-двойник хирономид *Chironomus plumosus* sp.n. из Латвии // Latvijas Entomologs. Vol.30. P. 43-39.

Гребенюк Л.П., Кикнадзе И.И., Белянина С.И. 1989. Новый вид комара-звонца рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из водоемов СССР // Зоол. журн. Т.67, N 1. С. 76-82.

Калугина Н.С. 1974. Изменение подсемейственного состава хирономид (Diptera, Chironomidae) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя // Бюл. Мос. о-ва испыт. природы, отд. биол. Т.79, N 6. С. 45-56.

Керкис И.Е., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. 1989. Сравнительный анализ кариотипов трех видов-близнецов хирономид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Цитология. Т. 31, N 6. С. 713-720.

Керкис И.Е., Филиппова М.А., Шобанов Н.А., Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. 1988. Кариологическая и генетико-биохимическая характеристика *Chironomus borokensis* sp.n. из группы *plumosus* // Цитология. Т. 30, N 11. С. 1364-1372.

Кикнадзе И.И., Айманова К.Г., Батлер М., Купер К. 1993. Пути редукции числа хромосом в кариотипической эволюции хирономид // Цитология. Т. 35, N 11/12. С. 96-104.

Кикнадзе И.И., Сиирин М.Т., Керкис И.Е. 1991. Политенные хромосомы хирономиды *Baeotendipes taurica* Tschernovsky (Diptera, Chironomidae) // Цитология. Т. 33, N 1. С. 100-106.

Кикнадзе И.И., Сиирин М.Т., Керкис И.Е., Айманова К.Т. 1993. Необычный цитологический комплекс у хирономид // Цитология. Т. 35, N 1. С. 46-52.

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.А., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. 1991. Кариология и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас. Новосибирск: Наука. 115с.

Константинов А.С. 1956. К систематике рода *Chironomus* Mg. // Тр. Сапрат. отд-я ВНИИ озерного и речного рыб.хоз-ва. Т. 4. С. 155-192.

Линевич А.А., Ербаева Э.А. 1971. К систематике рода *Chironomus* Meig. из водоемов Прибайкалья и Западного Забайкалья // Изв. Биол.-геогр. ф. НИИ при Иркут.ун-те. Т. 25. С. 127-190.

Липина Н.Н. 1928. Личинки и куколки хирономид. Экология и систематика. Изд. ин-та рыбн. хоз-ва. М. 179 с.

Логинова Н.В., Белянина С.И. 1994. Новый вид *Chironomus* из группы *plumosus* - *Chironomus usenicus* sp.n. (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. Т. 73, N 11. С. 93-105.

Максимова Ф.Л., Петрова Н.А. 1978. Географическая изменчивость кариотипа *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. Т. 57, N 12. С. 1816-1826.

Панкратова В.Я. 1983. Личинки и куколки комаров подсемейства *Chironomidae* фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л.: Наука. 296 с.

Панкратова В.Я., Чубарева Л.А., Петрова Н.А. 1980. К систематике видов рода *Chironomus* (Chironomidae) озера Севан // Новые данные по

систематике двукрылых насекомых Л.: Наука. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 95. С. 50-54.

Петрова Н. А. 1990. Характеристика кариотипов хирономид (*Diptera, Chironomidae*) мировой фауны. II. Подсемейство *Chironomidae* // Энтомол. обзор. Т. 69, N 1. С. 193-214.

Петрова Н. А., Кикнадзе И. И., Михайлова П. В. 1986. Видовая интеграция на примере *plumosus*-группы хирономид // Система интергации вида. Вильнюс. С. 138-160.

Провиз В. И. 1984. Кариотип *Chironomus plumosus* L. forma *larvalis reductus* (*Diptera, Chironomidae*) из Посольского сора // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск. С. 140-145.

Провиз В. И. 1988. Эколого-морфологическая и кариотипическая характеристика *Chironomus plumosus* L. (*Diptera, Chironomidae*) из прибрежно-соровой зоны Байкала.: Автореф. канд. дис. Иркутск. 24 с.

Родова Р. А. 1978. Определитель самок комаров-звонцов трибы *Chironomini*. Л.: Наука. 140 с.

Филинкова Т. Н., Белянина С. И. 1993а. Новый вид рода *Chironomus* (*Diptera, Chironomidae*) из водоемов Полярного Урала и Ямала // Зоол. журн. Т. 72, N4. С. 80-87.

Филинкова Т. Н., Белянина С. И. 1993б. Характеристика двух северных видов рода *Chironomus* (*Chironomidae, Diptera*) // Зоол. журн. Т. 72, N10. С. 113-123.

Филинкова Т. Н., Белянина С. И. 1994. Новый вид рода *Camptochironomus* (*Diptera, Chironomidae*) из Заполярья // Зоол. журн. Т. 73. С. 61-67.

Черновский А. А. 1949. *Haliella taurica* Tshernovskij, sp.n. - массовый вид тендипедид (*Diptera*) в соленых озерах Крыма // Энтомол. обзор. Т. 30, N 3-4. С. 250-252.

Шилова А. И. 1957. Палеарктические виды подрода *Camptochironomus* Keff. рода *Tendipes* Mg. (*Diptera, Chironomidae*) // Энтомол. обзор. Т. 36, N 1. С. 224-230.

Шилова А. И. 1958. К систематике рода *Tendipes* Mg. (*Diptera, Chironomidae*) // Энтомол. обозрение. Т. 37, N 8. С. 434-451.

Шилова А. И. 1969. Сем. *Chironomidae* (*Tendipedidae*) - звонцы // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 5. С. 163-201.

Шилова А. И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. 232 с.

- Шилова А.И. 1980. К систематике род *Einfeldia* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Т. 41(42). С. 162-131.
- Шилова А.И. 1983. Новый вид рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из озера Севан // Зоол. журн. Т. 62, N 2. С. 245-251.
- Шилова А.И. 1989. Новый вид рода *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae) из высокогорного озера Памира // Зоол. журн. Т. 69. N 11. С. 141-147.
- Шилова А.И., Гребенюк Л.П. 1985. К систематике *Chironomus obtusidens* Goetgh. (Diptera, Chironomidae) // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука. С. 91-104.
- Шобанов Н.А. 1989. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 250-279.
- Шобанов Н.А. 1990. Систематика и биология рода *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae). Сестринские виды группы *plumosus*. Автореф. канд. дис. Л. 22 с.
- Шобанов Н.А., Демин С.Ю. 1988. *Chironomus agilis* - новый вид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. Т. 67, N 10. С. 1489-1497.
- Шобанов Н.А., Петрова Н.А. 1995? (в печати) Об особенностях карิโอ-типа *Chironomus saxatilis* (Diptera, Chironomidae) из Сибирского Запо-лярья и возможном возникновении неоцентромер // Цитология. В печати.
- Зверева О.С. 1950. Новые формы личинок *Tendipedidae* (Diptera) из рек Печеры и Вычегды // Энтомол. обзор. Т. 31. С. 262-284.
- Ashe P., Cranston P.S. 1990. Family Chironomidae // In Soos A. and Paapp L. (eds.) Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol.2. Budapest. Acad. Klado. P. 113-441.
- Ashe P., Murray D.A., Reiss F. 1987. The zoogeographical distribu- tion of Chironomidae (Insecta, Diptera) // Annls Limnol. Vol. 23 (1). P. 27-60.
- Boheman C.H. 1865. Spetsbergens Insect-Fauna // Oefvers. K. Vetensk Acad. Foern. Vol. 22. P. 563-577.
- Botnariuc N., Albu P. 1958. *Hallliella taurica* Tshernovskij, eine Zirkumpontische Art (Diptera, Chironomidae) // Beitr. Ent. Bd.8. S.697-710.

- Butler M. 1982. Morphological and phenological delimitation of *Chironomus prior* sp.n. and *C. tardus* sp.n. (Diptera, Chironomidae), Sibling Species from Alaska // Aquatic Insects. Vol.4, N 4. P.219-235.
- Cranston D.R., Dillon M.E., Pinder L.C.V., Reiss F. 1989. The adult males of Chironominae (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic region - Keys and diagnoses // Wiederholm T. (Ed.): The adult males of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic region - Keys and diagnoses / Ent. scand. Suppl.34. P.353-502.
- De Geer C. 1776. Memoires pour servir a l'histoire des insectes. Vol. 6. P.394-400.
- Devai Gy., Wuelker W., Scholl A. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp.n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. Vol.29, N 4. P. 357-374.
- Fabricius J.G. 1805. Systema antliatorum secundum ordines, genera, species. Brunsvigae. 373 p.
- Fittkau E. 1965. Revision der von E. Goeldi aus dem Amasonasgebiet beschriebenen *Chironomiden* (Diptera). Chironomidenstudien X // Beitrage zur Neotropischen Fauna. B.4, H.3. S. 209-226.
- Fittkau E. 1968. *Chironomus strenzkei* n.sp. (Chironomidae, Diptera), ein neues Laboratoriumstier // Z.Morph.Tiere. B.63. S. 239-250.
- Fittkau E.J., Reiss F. 1978. Chironomidae // Illies J. (ed.). Limnofauna Europaea, 2.Aufl. G.Fischer, Stuttgart; Swets & Zeitlinger, Amsterdam. P.404-440.
- Freeman P. 1954. Chironomidae (Diptera) from vestern Cape Province III // Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) 23. P. 17-25.
- Freeman P. 1955. Chironomidae (Diptera, Nematocera). Explor. Parcnath. Upemba Miss. G.F. dewitte 35. P. 95-101.
- Freeman P. 1957. A study of the Chironomidae (Diptera) of Africa south of the Sahara. Part III. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent) 5. P. 321-426.
- Freeman P. 1959. A study of the New Zealand Chironomidae // Bull. Brit. mus. (nat. hist). Entomology. Fol. 7. N 9. P. 395-437.
- Freeman P., Cranston P. 1980. Family Chironomidae // Crosskey R.V. (ed.) Catalogue of the Diptera of the Afrotropical region. British Museum (Natural History). London. 1437 p.
- Forsyth D.J. 1975. Description of *Kiefferulus opalensis* sp.n. (Diptera, Chironomidae) // N. Z. J. Zool. Vol.2. P. 215-218.

- Geiger H.J., Ryser H.M., Scholl A. 1978. Bestimmungsschlüssel fuer die Larven von 18 Zuckmueckenarten der Gattung *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae) // Mitt. naturf. Ges. Bern, N.F. 35. P.89-106.
- Gimmerthal B.A. 1847. Vierter Beitrag zur Dipterologie Russlands // Bull. Soc. imp. Nat. Moskou. Vol.20. P. 140-208.
- Goetghebuer M. 1921a. Nouvelle contribution a l'étude des Chironomides de Belgique // Bull. Soc. ent. Belg. Vol. 3. P. 167-177.
- Goetghebuer M. 1921b. Chironomides de Belgique et spécialement de la zone des Flandries // Mem. Mus. r. Hist. nat. Belg. Vol. 8. P. 1-211.
- Goetghebuer M. 1922. Nouveaux matériaux pour l'étude de la faune Chironomides Belgique // Ann. Biol. lacustre. Vol. 11. P. 38-62.
- Goetghebuer M. 1928a. Nouveaux matériaux pour l'étude de la faune des Chironomides de Belgique. 3me note // Annls Biol.lacustre. Vol. 15. P. 93-104.
- Goetghebuer M. 1928b. Dipteres (Nematoceres). *Chironomidae*. III. *Chironomariae*. // Faune Fr. Vol. 5. P.1-174.
- Goetghebuer M. 1928c. Note sur un Chironomide nouveau, provenant de S.E. de Russie // Russk. gidrobiol. zhurn. Vol. 7. P. 257-258.
- Goetghebuer M. 1930. Note sur guelgues Chironomides de l'U.R.S.S. // Trudy kosin.biol.Sta. Vol. 11. P. 3-4.
- Goetghebuer M. 1931. Chironomides palearctiques (*Diptera*) conserves au Musee d'Histoire naturelles se Vienne. Annls naturh. Mus. Wien. 1931 Vol. 46. P. 91-115.
- Goetghebuer M. 1934. Catalogue des Chironomides de Belgique // Bul. Anns. r. ent. Belg. Vol.74. P. 391-405.
- Goetghebuer M. 1934. Ceratopogonides et Chironomides nouveaux du Congo belge - 2e Note. // Revue Zool. Bot. afr. 25. P. 191-205.
- Goetghebuer M. 1936. Chironomides du Congo belge. // Revue Zool. Bot. afr. 28. P. 453-492.
- Goetghebuer M. 1950. *Ceratopogonidae* et *Chironomidae* nouveaux ou peu connus d'Europe (quatorzieme note) // Bull.Inst.r.Sci.nat. Belg. Vol.26 (47). P.1-15.
- Goetghebuer M. 1952. Contribution au catalogue des Ceratopogonides et des Chironomides de Belgique // Bull.Inst.r.Sci.nat. Belg. Vol.28 (62). P.1-4.
- Goetghebuer M., Lindroth C.H. 1931. Die Insektenfauna Islands. Fam. *Ceratopognidae* und *Chironomidae* // Zool.Bidr. Upps. Vol.13. P.274-285.

Goldhammer D.S., Wright C.A., Blackwood M.A., Ferrnton L.C., Jr. Composition and phenology of *Chironomidae* from the Nelson Environmental Study Area, University of Kansas // *Neth. Journ. Aquat. Ecol.* Vol. 26, N 2-4. P. 281-291.

Grimshaw P.H. 1901. *Diptera* // David Sharp (ed.). *Fauna Hawaiianensis*. Cambridge University Press. 3(1). P. 1-77.

Haegeler K. 1977. Differential staining of polytene chromosome bands in *Chironomus* by Giemsa banding methods // *Chromosoma*. Vol. 59. P. 207-216.

Hare L., Carter J.C.H. 1987. Deal and seasonal physico-chemical fluctuations in a small natural West African lake // *Freshwat. Biol.* Vol. 14. P. 597-610.

Hirvenoja M. 1962. Materialien zur Kenntnis der Gattung *Chironomus* (Dipt.) // *Ann. Ent. Fenn.* Vol. 28. N 2. S. 63-67.

Johannsen O.A. 1905. Aquatic nematocercous *Diptera* // *Bull. N. Y. St. Mus.* Vol. 86. [Needham I.G., Morton K.I., Johannsen O.A. (eds.) *Mosquitoes and midges of New York*]. P. 76-327.

Johannsen O.A. 1907. New North American *Chironomidae*. // Felt E.P. (ed.). 23rd report of the State Entomologist on injurious and other insects of the State New York. / *Bull. N. Y. St. Mus.* 1908. Vol. 124. P. 264-285.

Johannsen O.A. 1932. *Chironomidae* of the Malayan suture of the Deutsch East Indies // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 11. P. 503-552.

Johannsen O.A. 1937. Aquatic *Diptera*. IV. *Chironomidae*: Subfamily *Chironominae* // *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn.* Vol. 210. P. 3-56.

Kerkis I., Kiknadze I., Filippova M., Gunderina L. 1989. Cytogenetic differentiation of the *Chironomus* species of the plumosus group // *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc.* 2. P. 103-114.

Keyl H.G. 1960. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. II. Diagnosen der Geschlechterarten *Chironomus acidophilus* n.sp. and *Ch. uliginosus* n.sp. // *Arch. Hydrobiol.* B. 57, H. 1/2. S. 187-195.

Keyl H.G. 1961. Chromosomen evolution bei *Chironomus*. I. Strukturwandlungen an Speicheldrüsen-Chromosomen // *Chromosoma*. Bd. 12. S. 26-47.

Keyl H.G. 1962. Chromosomen evolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // *Chromosoma*. Bd. 13. S. 464-514.

Keyl H.G., Keyl I. 1959. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle fuer die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldruesen-Chromosomen // Arch. Hydrobiol. Bd. 56, H. 1-2. S. 43-57.

Kieffer J.J. 1908. *Chironomidae*. // Zoologische und antropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Suedafrika ausgefuehrt in den Jahren 1903-1905. Erster Band: Systematik und Tiergeographie. IV. *Insecta* (Erste Serie). D. *Diptera* (I). Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena. 13. P. 155-162.

Kieffer J.J. 1909a. Diagnoses de nouveaux Chironomides d'Allemagne // Bull. Soc. Hist. nat. Metz. Vol. 26. P. 37-56.

Kieffer J.J. 1911a. Nouvelles descriptions des Chironomides obtenus d'eclosion // Bull. Soc. Hist. nat. Metz. Vol. 27. P. 1-60.

Kieffer J.J. 1911b. Descriptions de nouveaux Chironomides de l'Indian Museum de Calcutta // Rec. Indian. Mus. P. 113-175.

Kieffer J.J. 1911c. The Percy Sladen Trust expedition to the Indian ocean in 1905, under the leadership of J. Stanley Gardiner. Vol. 3. No XV. - *Diptera, Chironomidae* der Seychellen - Inseln, aus der Sammlung von Mr H. Scott. Trans. Linn. Soc. Lond. (2. Zool.). 14. P. 331- 366.

Kieffer J.J. 1912. Description de quatre nouveaux *Tendipes* (Dipt.) // Bull. Soc. ent. Fra. Vol. 17. P. 51-52.

Kieffer J.J. 1913a. Nouveaux Chironomides (*Tendipedides*) d'Allemagne // Bull. Soc. Hist. nat. Metz. Vol. 28. P. 7-35.

Kieffer J.J. 1913b. Nouvelle contribution a la connaissance des *Tendipedides* d'Allemagne // Bull. Soc. Hist. nat. Metz. Vol. 28. P. 37-44.

Kieffer J.J. 1913c. Nouvelle etude sur les Chironomides de l'Indian Museum de Calcutta // Rec. Indian Mus. Vol. 9. P. 119-197.

Kieffer J.J. 1913d. Un nouveau Chironomide des rizieres de Bologne // Boll. Lab. Zool. gen. agr. Fortici. Vol. 7. P. 210.

Kieffer J.J. 1913. *Chironomidae* et *Cecidomidae*. // Result. scient. Voy. Ch. Alluad et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912) (Dipt.). 1. P. 1-43.

Kieffer J.J. 1914a. South African *Chironomidae* (*Diptera*) // Ann. S. Af Mus. 10. P. 259-270.

Kieffer J.J. 1914b. Chironomides du lac Tiberiade // J. Proc. Asiatic Soc. Beng. Vol. 10. P. 369-372.

Kieffer J.J. 1915a. Neue Chironomiden aus Mitteleuropa // Broteria, Ser. zool. Bd. 13. P. 65-87.

Kieffer J.J. 1915b. Ueber Daenische Chironomiden // Ent. Meddr. Vol. 10. P. 280-297.

Kieffer J.J. 1917. Chironomides d'Amerique conservees au Musee National Hongrois de Budapest // Annls hist.-nat. Mus. nath. hung. Vol. 15. P. 252-364.

Kieffer J.J. 1918a. Chironomides d'Afrique et d'Asie conservees au Musee National Hongrois de Budapest // Annls hist.-nat. Mus. nath. hung. Vol. 16. P. 31-136.

Kieffer J.J. 1918b. Beschreibung neuer, auf Lasaretschiffen des oestlichen Kriegsschauplatzes und bei Ingalino in Lituanien von Dr. W. Horn gesammelter Chironomiden, mit Uebersichtstabellen einiger gruppen von palaearktischen Arten (*Dipt.*) // Ent. Mitt. Bd. 7. P. 35-53, 94-110, 163-170, 177-188.

Kieffer J.J. 1921a. Synopse de la tribu des *Chironomaria* (*Dipteres*) // Annls Soc. scient. Brux. Vol. 40. P. 269-276.

Kieffer J.J. 1921b. Notes synonymiques // Bull. Soc. ent. Fra. Vol. 26. P. 7.

Kieffer J.J. 1921c. Neue Chironomiden aus Mitteleuropa // Arch. Hydrobiol. Suppl. 2. P. 785-808.

Kieffer J.J. 1922a. Nouveaux Chironomides a larves aquatiques // Annls Soc. scient. Brux. Vol. 41. P. 355-366.

Kieffer J.J. 1922b. Chironomides nouveaux ou peu connus de la region palearctique // Annls Soc. scient. Brux. Vol. 42. P. 71-128, 138-180.

Kieffer J.J. 1922c. Chironomides de la Nouvelle-Zemble // Rep. scient. Results Norw. Exped. Nova Zemlya. Vol. 2. P. 1-24.

Kieffer J.J. 1922d. Chironomides de l'Afrique equatoriale (2e partie) // Annls Soc. ent. Fr. 91. P. 1-72.

Kieffer J.J. 1923a. Chironomides de l'Afrique equatoriale (3e partie) // Annls Soc. ent. Fr. 92. P. 149-204.

Kieffer J.J. 1923b. Chronomariae de l'Afrique du Sud // Annls. Soc. scient. Brux (Docums C.R.). Vol. 42. P. 382-388.

Kieffer J.J. 1924a. Chironomides nouveaux ou rares de l'Europe centrale // Bull. Soc. Hist. nat. Metz. Vol. 30. P. 11-110.

Kieffer J.J. 1924b. Six nouveaux Chironomides d'Afrique // Annls Soc. scient. Brux. Vol. 43. P. 255-261.

Kieffer J.J. 1925a. Chironomides d'Egypte (Dipt.) // Bull. Soc. ent. Egypte. Vol. 8 (924). P. 244-313.

Kieffer J.J. 1925b. Chironomides captures sur les bords de la Mer Baltique // Annls Soc. scient. Brux. Vol. 44. P. 227-230.

Kieffer J.J. 1926a. Quelques nouveaux Dipters du groupe Chironominae // Annls Soc. scient. Brux. Vol. 45. P. 93-103.

Kieffer J.J. 1929. Zur Kenntnis der Chironomiden (Zuckmücken) des Zehlaubruches // Schr. phys.-oecon. Ges. Königsb. Vol. 66. P. 287-312.

Kieffer J.J., Thienemann A. 1908. Neue und bekannte Chironomiden und ihre Metamorphose. I. Neue und bekannte Chironomiden // Z. wiss. Insekt. Biol. Vol. 4. P. 1-10, 33-39, 78-84.

Kieffer J.J., Thienemann A. 1919. Chironomiden der nördlichen Polarregion // Ent. Mitt. Bd. 8. P. 40-48.

Kiknadze I.I. 1987. Chromosomal polymorphism in natural populations of plumosus species-group of West Siberia // Ent. scand. Suppl. 29. P. 113-121.

Kiknadze I.I., Siirin M.T., Wuelker W. 1992. Siberian species of the rithimakiensis-group in the genus Chironomus (Diptera, Chironomidae). 1. Karyotypes and morphology. // Neth. J. Aquat. Ecol. Vol. 26. N 2-4. P. 163-172.

Kirby W. 1821. Land invertebrate animals // Parry W.E. (ed.) A supplements to the appendix of Captain Parry's voyage for the discovery of a North-West passage, in the years 1819-20. Containing an account of the subjects of natural history. London. 240 p.

Krieger-Wolff E., Wulker W. 1971. Chironomiden (Diptera) aus der Umgebung von Freiburg i.Br. (mit besonderer Berücksichtigung der Gattung Chironomus) // Beitr. naturk. Forsch. SuedwDtl. Bd.30. S. 133-145.

Kruseman G. 1933. Tendipedidae Neerlandicae. I. Genus Tendipes cum generibus finitimis // Tijdschr. Ent. Vol. 76. P. 119-216.

Kruseman G. 1949. Note on Tendipedidae of the Suez Canal // Bijdr. Dierk. Vol.28. P.249-254.

Lentzios G., Stocker A., Martin J. 1980. C-banding and chromosome evolution in some related species of Australian Chironomidae // Genetics. Vol. 54, N 1-3. P. 51-68.

Lenz F. 1921. Chironomiden puppen und -larven. Bestimmungstabellen. // Dt. Ent. Z. (3). P. 148-152.

- Lindeberg B. 1960. Taxonomy, ecology and voltinism of *Chironomus neglectus* n. sp. (Diptera) and some related species // Ann. Ent. Fenn. Vol. 26. P. 69-74.
- Lindeberg B., Wiederholm T. 1979. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Ent. scand. Suppl. 10. P. 99-116.
- Macquart J. 1826. Insectes Dipteres du Nord de la France. I. Tipulaires. Lille. 175 p.
- Macquart J. 1834. Histoire Naturelle des Insectes. Tome 1. 2. Dipteres. Paris. 578 p.
- Maheshwari G. 1989. Redescription of two species of *Chironomus* Meigen from India (Diptera: Chironomidae) with a note on ecological segregation // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 2. P. 253-254.
- Malloch J.R. 1923. Diptera of the Pribilof Islands, Alaska (except Tipulidae, Thyphidae and Calliphoridae) A biological survey of the Pribilof Islands, Alaska) // N. Am. Fauna. Vol. 46. P. 170-227.
- Martin J. 1963. The cytology and larval morphology of the Victorian representatives of the subgenus *Kiefferulus* of the genus *Chironomus* (Diptera, Nematocera) // Aust. J. Zool. Vol. 11. P. 301-322.
- Martin J. 1964. Morphological differences between *Chironomus intertinctus* Skuse and *C. paratinctus* sp. nov., with description and a key to the subgenus *Kiefferulus* (Diptera, Nematocera) // Aust. J. Zool. Vol. 12. P. 279-287.
- Martin J. 1969. The salivary gland chromosomes of *Chironomus oppositus* Walker (Diptera, Nematocera) // Aust. J. Zool. Vol. 17. P. 473-486.
- Martin J. 1979. Chromosomes as tools in taxonomy and phylogeny of Chironomidae (Diptera) // Ent. scand. Suppl. 10. P. 67-74.
- Martin J., Cranston P.S. 1995. Description of *Chironomus maddeni* sp. nov. // Chironomids: from genes to ecosystem. CSIRO Australia. P. 95-100.
- Martin J., Lee B.T.O. 1984. A phylogenetic study of sex determiner location in a group of Australian *Chironomus* species (Diptera, Chironomidae) // Chromosoma. Vol. 90. P. 190-197.
- Martin J., Wuelker W. 1974. A review of genus *Chironomus* (Diptera Chironomidae). VIII. *Chironomus stigmaterus* Say. Cytology // Stud. Nat. Sci. (Portales) Vol. 1. N 11. P. 1-17.

Martin J., Wuelker W., Sublette J.E. 1974. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meigen // Stud. nat. Sci. Vol. 1. N 12. P. 1-12.

McLachlan A.J. Some immature stages of the subgenus *Chironomus* (Meigen) (*Diptera*, *Chironomidae*) from Malawi, Central Africa // Journ. Ent. Vol. 40. N 2. P. 173-178.

Meigen J.W. 1804. Klassifikation und Beschreibung der europaeischen zweifluegeligen Insekten. (*Diptera*, Linn.). Erster Band. Braunschweig.

Meigen J.W. 1818. Systematische Beschreibung der bekannten europaeischen zweifluegeligen Insekten. Erster Teil Aachen.

Michailova P. -1974. Zwei neue Arten der Gattung *Chironomus* (*Diptera*, *Chironomidae*) von der bulgarischen Schwarzmeerkueste // Zoologische Beitraege (Berlin). Neue Folge. B. 20, H. 2. S. 339-356.

Michailova P. 1989. The politene chromosomes and their significance to the systematics and phylogeny of the familiy *Chironomidae*, *Diptera* // Acta Zool. Fenn. Suppl. 186. 107 p.

Michailova P.V., Belyanina S.I. 1984. *Chironomus kiknadzeae* sp.n. from the Ob Sea (USSR) (*Diptera*, *Chironomidae*) // Reichenbachia. Bd. 22. S. 79-85.

Michailova P., Fischer J. 1986. *Chironomus vancouveri* from Canada (*Diptera*, *Chironomidae*) // Reichenbachia. B. 23, N 18. S. 99-106.

Pinder L.C.V. 1978. A key to adult males of the British *Chironomidae* (*Diptera*), the non-biting midges // Freshwat. Biol. Assoc. Sc. Publ. N 37. 169 p. + 189 figs.

Pinder L.C.V., Reiss F. 1983. The larvae of *Chironominae* (*Diptera*, *Chironomidae*) of the Holarctic region - Keys and diagnoses. // Wiederholm T. (Ed.): *Chironomidae* of the Holarctic region - Keys and diagnoses. Part 1. Larvae / Ent. scand. Suppl. 19. P. 293-435.

Pinder L.C.V., Reiss F. 1986. 10. The pupae of *Chironominae* (*Diptera*, *Chironomidae*) of the Holarctic region - Keys and diagnoses // Wiederholm T. (Ed.): *Chironomidae* of the Holarctic region - Keys and diagnoses. Part 2. Pupae. Ent. scand. Suppl. 28. P. 299-456.

Reiss F. 1974. Vier neue *Chironomus*-Arten (*Chironomidae*, *Diptera*) und ihre oecologische Bedeutung fuer die Benthofauna zentralazonischer Seen und Ueberschwemmungswaelder // Amazoniana. B. 5, H. 1. S. 3-23.

Roback S.S. 1962. Some new *Tendipedidae* from the Canal Zone // Notul. Nat. Vol. 355. P. 1-10.

- Rothfels K.W., Fairlie T.W. 1957. The non-random distribution of inversion breaks in the midge *Tendipes decorus* // Can. J. Zool. Vol. 35. P. 221-263.
- Ryser H.M., Scholl A., Wulker W. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera) VII: *C. muratensis* n. sp. und *C. nudiventris* n. sp., Geschwisterarten aus der *plumosus*-Gruppe // Revue suisse Zool. T. 90, Fasc. 2. P. 299-316.
- Ryser H.M., Wulker W., Scholl A. 1985. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). X. *Lobochironomus* n. subg. (*C. montuosus* n. sp. n., *C. storai* Goetgh., *C. mendax* Stora) // Revue suisse Zool. T. 92, Fasc. 2. P. 385-404.
- Saether O.A., Sublette J.G., Wilassen E. 1984. *Chironomidae* (Diptera) from the 2nd Fram Expedition (1898-1902) to Arctic North America described by J.J. Kieffer // Ent. scand. Vol. 15. P. 249-275.
- Santos-Abreu E. 1918. Ensayo de una Monografía de los Tendipedidos de las Islas Canarias // Mem. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona. Vol. 14. P. 159-326.
- Sasa M. 1978. A comparative study of adults and immature stages of nine Japanese species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Res. Rer. nat. Inst. Envir. Stud. 3. 63 p.
- Sasa M. 1979. Taxonomic account on the so-called *Chironomus dorsalis* complex of Japan (Diptera, Chironomidae) // Eiscl. Dobutsu. Vol. 30, N 2. P. 188-191.
- Sawedal L. 1981. *Chironomus paulfreemani* n. nom. for *Ch. brunneus* Freeman, 1954 (Diptera, Chironomidae) // Ent. scand. Vol. 12. P. 230.
- Saxena S. 1995. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera): polytene chromosomes of the three Indian species *C. plumatigaster*, *C. calipterus* and *Chironomus* species // Chironomids: from genes to ecosystem. CSIRO Australia. P. 39-48.
- Shobanov N.A. 1989. The morphological differentiation of *Chironomus* species of *plumosus* group (Diptera, Chironomidae) // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 2. P. 335-344.
- Staeger C. 1839. Systematisk fortegnelse over de i Danmark hidtil fundne Diptera [Systematic listing of Diptera hitherto found in Denmark] // Kroejer; Naturhist. Tidsskr. Vol. 2. P. 549-600.
- Strenzke K. 1959. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten // Arch. Hydrobiol. T. 56, H. 1/2. S. 1-42.

- Sublette J.E., Sublette M.S. 1965. Family Chironomidae (Tendipedidae) // A catalog of the Diptera of America, north of Mexico. U.S. Dept. Agric. Handb. Suppl. 276. P. 142-181.
- Sublette J.E., Sublette M.S. 1974. A review of genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). VII: The morphology of *Chironomus stigmaterus* Say // Stud. nat. Sci. Vol. 1. N 10. 65 p.
- Szito A., Ferencz M. 1969. *Camptochironomus hungaricus*, a new Chironomus species // Acta biol. Szeged. Vol. 15. P. 111-114.
- Thienemann A. 1909a. Die Bauten der Chironomidenlarven // Z. Ausb. EnwLehre 3. S. 138-150.
- Thienemann A. 1909b. *Chironomus thummi*, *Chironomus langebrueckii* und *Chironomus plumosus* // Wschr. Aquar. u. Terrarienk. 6. S. 697.
- Thienemann A. 1915a. Zur Kenntnis der Salzwasserchironomiden // Arch. Hydrobiol. Suppl. 2. S. 443-471.
- Thienemann A. 1915b. Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Mit Beschreibung neuer Arten von Prof. Dr. Kieffer // Verh. Naturh. Ver. preuss. Rheinl. Vol. 72. S. 1-58.
- Thienemann A. 1936. Alpine Chironomiden (Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmisch-Partenkirchen, Oberbayern) // Arch. Hydrobiol. 30. S. 167-262.
- Thienemann A. 1941. Laplaendischen Chironomiden und ihre Wohngewässer. (Ergebnisse von Untersuchungen im Abiskogebiet in Schwedisch-Lappland) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 17. 253 s.
- Thienemann A., Kieffer J.J. 1916. Schwedische Chironomiden // Arch. Hydrobiol. Planktonk. Suppl. 2. S. 483-554.
- Tilbury M.R. 1913. Notes on the feeding and rearing of the midge *Chironomus cayugae* Johannsen // N. Y. ent. Soc. Vol. 21. P. 305-308.
- Tokunaga M. 1936. Chironomidae from Japan (Diptera). VII. New species and a new variety of the genus *Chironomus* Meigen // Philipp. J. Sci. Vol. 60. P. 71-84.
- Tokunaga M. 1940. Chironomidae from Japan (Diptera). XII. New or little known Ceratopogonidae and Chironomidae // Philipp. J. Sci. Vol. 72. P. 255-311.
- Walker F. 1848. List of the specimens of dipterous insects in the collection of the British Museum // London. 299 p.
- Walker F. 1856. Insecta britannica: Diptera. 3. London. 352 p.
- Wang X., Zheng L. 1992. Checklist of Chironomidae records from China // Neth. Journ. Aquat. Ecol. Vol. 26, N 2-4. P. 247-255.

Webb C.J., Martin J., Wuelker W. 1987. Ultrastructure of larval ventromental plates of European and North American representatives of *Chironomus* Meigen (subgenus *Chaetolabis* Townes) (Diptera: Chironomidae) // Ent. scand. Suppl. 18. P. 205-211.

Webb C.J., Scholl A. 1985. Identification of larvae of European species of *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) by morphological characters // Sist. Ent. Vol. 10. P. 353-372.

Wiedemann C.R.W. 1828. Aussereuropaeische zweifluegelige Insekten. 1 Hamm. 608 p.

Wiedemann C.R.V. 1830. Aussereuropaische Zweifluegele Insecten [concl.]. 2. xii+684 pp. Hamm.

Wiederholm T. 1979. Morphology of *Chironomus macani* Freeman, with notes on the taxonomic status of subg. *Chaetolabis* Town. (Diptera, Chironomidae) // Saether O.A. (ed.) Recent development in chironomid studies (Diptera, Chironomidae). Ent. scand. Suppl. 10. P. 145-150.

Wuelker W. 1957. Eine spanische *Hallilella* (Dipt., Chironomidae) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 24. S. 281-296.

Wuelker W. 1973. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. III. Europaeische Arten des *thummi*-komplexes // Arch. Hydrobiol. Bd. 72, N 3. S. 356-374.

Wuelker W. 1980. Basic pattern in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera) // Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung. Bd. 18, H. 2. S. 121-123.

Wuelker W. 1985. Karyosystematics and morphology of the two North European species of the *Chironomus maturus*-complex (Diptera: Chironomidae) // Entomol. Gener. Vol. 10. P. 125-132.

Wuelker W. 1987. Der Karyotyp von *Chironomus* (*Chaetolabis*) *macani* (Diptera, Chironomidae) // Entomol. Gener. Vol. 12. N 4. S. 281-286.

Wuelker W. 1991a. *Chironomus fraternus* sp.n. and *C. beljaninus* sp.n., sympatric sister species of the *aberratus* group in Fennoscandian reservoirs // Entomol. Fennica. Vol. 2. P. 97-109.

Wuelker W. 1991b. Chromosomal, morphological and biological differences between *Chironomus tenuistylus* Brundin and *C. longistylus* Goetghebuer (Diptera: Chironomidae) // Ent. scand. Vol. 22. P. 231-240.

Wuelker W., Butler M. 1983. Karyosystematics and morphology of Northern *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): Freshwater species with larvae of the *salinarius*-type // Ent. scand. Vol. 14. P. 121-136.

Wuelker W., Devai Gy., Devai I. 1989. Computer assisted studies of chromosome evolution in the genus *Chironomus* (Dipt.). Comparative and integrated analysis of chromosome arms A, E and F // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 2. P. 373-386.

Wuelker W., Kloetztl A. 1973. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. IV. Arten des *lacunarius(commutatus)*-Komplexes // Arch. Hydrobiol. Bd. 72. P. 474-489.

Wuelker W., Martin J. 1971. Karyosystematics of the *Chironomus staegeri* group // Stud. Nat. Sci. Vol. 1. N 1. P. 22-34.

Wuelker W., Martin J. 1974. A review of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). VI. Cytology in the *Chironomus maturus*-complex // Stud. Nat. Sci. (Portales) 1, N 9. P. 1-17.

Wuelker W., Morath E. 1989. South American *Chironomus* (Dipt.) - karyotypes and their relations to North America // Acta. Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 2. P. 389-397.

Wuelker W., Ryser H.M., Scholl A. 1981. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Dipt.). VI. *C. holomelas* Keyl., *C. saxatilis* n.sp., *C. melanescens* Keyl. // Rev. suisse Zool. T. 88. Fasc. 4. S. 903-924.

Wuelker W., Ryser H.M., Scholl A. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VIII. Arten mit Larven des *fluviatilis*-Typs (*obtusidens*-Gruppe): *C. acutiventris* und *C. obtusidens* // Revue suisse Zool. T. 90, Fasc. 3. S. 725-745.

Wuelker W., Sublette J.E., Martin J. 1991. *Chironomus utahensis*, Malloch and *Chironomus harpi* new species and their karyosystematic relationships to other species in the *decorus*-group of *Chironomus* // Spixiana. Bd. 14, H. 1. P. 71-94.

Wuelker W., Sublette J.E., Morath E., Martin J. 1989. *Chironomus columbiensis* n. sp. in South America and *Chironomus anonymus* Williston in North America - closely related Species // Studies on Neotropical Fauna and Environment. Vol. 24. P. 121-136.

Wuelker W., Sublette J.E., Sublette M.F., Martin J. 1971. A review of the genus *Chironomus* (Chironomidae, Diptera). 1. The *staegeri*-group // Stud. Nat. Sci. (Portales) 1. P. 1-89.

Wulp F.M. van der. 1858. Beschrijving van eenige nieuwe of twijfelachtige soorten van *Diptera* uit de familie de *Nemocera* [Description of some new or dubious species of *Diptera* of the family *Nemocera*] // Tijdschr. Ent. Vol. 2. P. 159-185.

Zavrel J. 1932. Fauna khironomidae Okhridskog, Prespanskog, Skadarskog i Dojranskog jezera [Chironomid fauna of the lakes Okhrid, Prespan, Skadar and Dojran] // Glasn. srp. Kralj. Akad. Vol. 150. p. 35-50.

Zbarakh, T.I. 1971. On the biology of *Chironomus behningi* Goetgh. of Lake Biili-Kul (River Talas Basin) // Limnologica (Berlin). T.8, H.1. Š.141-142.

Zetterstedt J.W. 1838. Dipterologis Scandinaviae. Sect.3: *Diptera*. P. 477-868.

Zetterstedt J.W. 1850. *Diptera Scandinaviae disposita et discripta*. IX. Lund. P. 3367-3710.

Zetterstedt J.W. 1860. *Diptera Scandinaviae XIV*. Lund. P. 6497-6512.

Авторы вынуждены отметить, что им не удалось установить полную библиографию нескольких публикаций (где были представлены первоописания видов или использованы указанные в настоящей статье синонимы), список которых приведен ниже:

Goetghebuer, 1921; Kieffer, 1909; Kieffer J.J. 1915c: J. Proc. Asiat. Soc. Heng. 10:131; Kieffer, 1926; Malloch, 1915; Thienemann, 1936; Walley, 1926; Wiedemann, Meigen, 1818. Syst. Besch. Bd. 1.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И КАРИОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДА *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* MEIGEN ИЗ НОВОУЗЕНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Медицинский университет, Саратов

Glyptotendipes glaucus Meigen является самым массовым фитофильным видом хирономид в системе прудов близ г. Новоузенска Саратовской области. Эти водоемы интенсивно загрязняются органическими веществами (окисляемость – 10,9 мг/дм³) и отличаются повышенными концентрациями аммиака (2,0 мг/дм³), нитритов (0,4 мг/дм³), и нитратов (0,5 мг/дм³). Личинки *G. glaucus* в новоузенских прудах минируют гниющую древесину, а также отмершие части таких гигрофитов, как *Typha latifolia* L., *Phragmites communis* Trin., *Butomus umbellatus* L., *Alisma platongo-aquatica* L. Изучение морфологии всех стадий развития и кариотипический анализ *G. glaucus* из новоузенских прудов позволили обнаружить ряд отличий особей данной популяции по сравнению с волжской близ Саратова.

Для исследования использован материал фаунистических сборов в новоузенских прудах в июле 1995 года (30LL, 10PP, 5♂♂, 7♀♀), а также материал выведения из личинок куколок и имаго (12PP, 3♂♂, 4♀♀). Полученные результаты сравнивали с данными анализа волжской популяции этого вида (Белянина, Дурнова, в печати).

ЛИЧИНКА (рис.1). Голова желто-коричневая, светлее, чем у волжских личинок, на фронтальном склерите рисунок, характерный для этого вида, почти не заметен. Пятно на гулярном склерите окрашено слабее, щечные склериты желтые, без размытых коричневых полос. У большинства личинок вентральные отростки хорошо развиты, достигая 3–4 мм.

КУКОЛКА. Морфологически полностью сходна с экземплярами из волжской популяции.

ИМАГО (рис.2). Голова светло-коричневая, окраска всех тергитов заметно светлее, чем у волжских экземпляров, с зеленовато-желтым оттенком. Медиальные пятна на тергитах светлее остальной их поверхности. Мезонотум желтоватый, полосы мезонотума коричневые. Брахиолум окрашен в коричневый цвет только в основании и на вершине. Гениталии самцов желто-коричневые, HR 0,75–1,14 (0,92), у самцов из волжской – 0,75–0,85 (0,8). Ноги окрашены неравномерно – наружные стороны бедра и

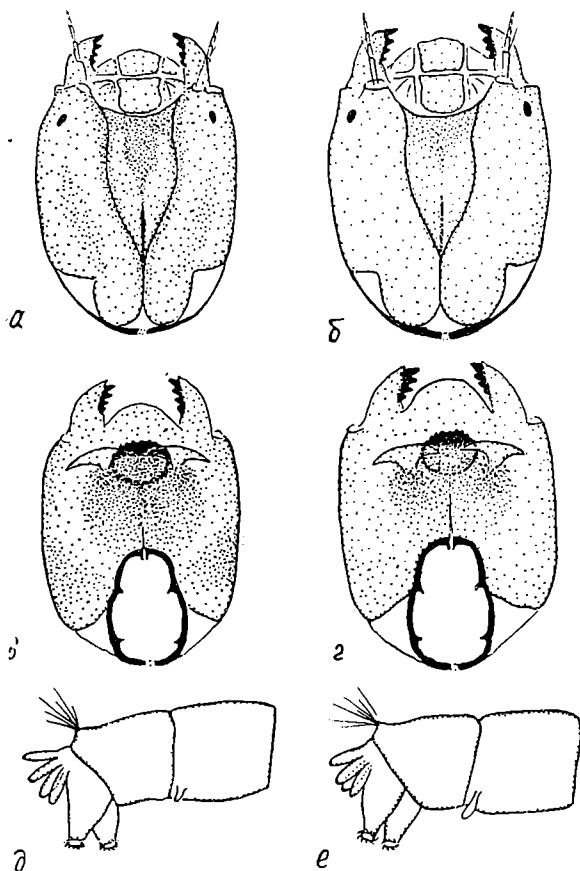


Рис. 1. Особенности строения личинок *G. glaucus*: окраска вентральной стороны головной капсулы личинок волжской (а) и новоузенской (б) популяций, окраска дорзальной стороны головной капсулы личинок волжской (в) и новоузенской (г) популяций; вентральные отростки личинок волжской (д) и новоузенской (е) популяций.

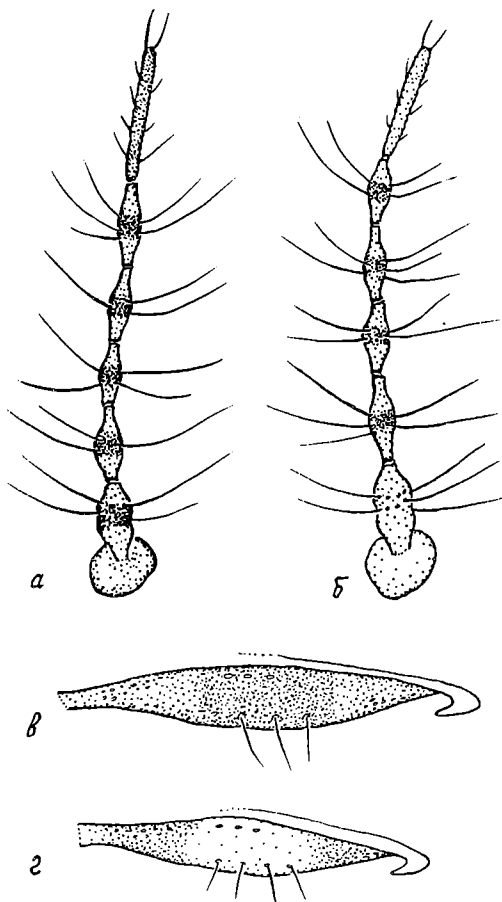


Рис. 2. Морфологические особенности имаго *G. glaucus*: окраска антенны самок волжской (а) и новоузенской (б) популяций; окраска брахиопод самцов волжской (в) и новоузенской (г) популяций.

голении, ta1 (дистальная часть) и ta2 - ta5 (полностью) коричневые, остальные участки - желтые.

Членики антенны самок из новоузенской популяции желтые, за исключением коричневых расширенных частей 2 - 5-го члеников, первый членик без затемнения, последний - коричневый.

КАРИОФОНД. Для *G. glaucus* мировой фауны известны 23 последовательности дисков хромосом (ПДХ) (Белянина, 1983; Мисейко, Минсаринова, 1974; Петрова, Михайлова, 1936; Петрова, 1991; Michailova, 1986). При исследовании кариофонда *G. glaucus* из новоузенской популяции нами обнаружено 15 ПДХ, из них - десять уже известных (A1, A2, B1, B2, C1, D1, D2, E1, F1, G1) и четыре (B3, B4, C3, G4) - эндемичных:

B3 ... 17 18 19 24 23 22 21 20 25 26 27 28 29 30

B4 ... 17 18 20 19 21 22a 28 27 26 25 24 23 22b 29 30

C3 ... 1 2 3 13a 12 11 10 9 8 7 6 5 4 13b 14 15 16 ...

G4 ... 1 2 3 7 6 5 4 8

Общими ПДХ для кариофондов новоузенской и волжской популяций являются девять - A1, A2, B1, B2, C1, D1, E1, F1, G1. Характерная для новоузенской популяции ПДХ D2 (частота встречаемости ее 1,8) обнаружена как в гетеро (D12), так и в гомозиготном состоянии, в саратовской же популяции такие зиготические комбинации не обнаружены (табл. 1).

Таблица 1

Зиготические сочетания последовательностей
дисков хромосом *G. glaucus*

1	A				B				C				D				F				G			
2	11	12	13	11	12	13	14	11	12	22	13	11	12	22	13	11	12	13	14	11	14	44		
H	*	*		*	*	*	*	*			*		*	*		*		*		*	*	*		
C	*	*	*	*	*			*	*	*		*			*	*	*		*	*				

1 - хромосомные плечи; 2 - зиготические сочетания ПДХ; H - Новоузенская популяция; C - Саратовская популяция; звездочками обозначено наличие данного зиготического сочетания в соответствующей популяции. Морфологические и кариотипические особенности *G. glaucus* новоузенской популяции можно, по-видимому, объяснить как внутривидовой изменчивостью вида в пределах ареала, так и интенсивным антропогенным воздействием.

Белянина С.И., 1983. Кариотипический анализ хирономид (*Chironomidae*, *Diptera*) фауны СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: 39 с.

Белянина С.И., Дурнова Н.А. Морфологическое и хромосомное исследование фитофильного вида хирономид *Glyptotendipes diaucus* Meigen, 1818 (*Diptera*, *Chironomidae*) из водоемов в Саратовской области (в печати).

Мисейко Г.Н., Минсаринова Б.Х., 1974. Кариотипическая структура природных популяций двух видов комаров рода *Glyptotendipes* // Цитология. Т. 16, N7, С. 893-893.

Петрова Н.А., 1991. Хромосомные перестройки трех видов хирономид из зоны Чернобыля (*Diptera*, *Chironomidae*) // Генетика. Т. 27, N5, С. 836-848.

Петрова Н.А., Михайлова П.В., 1986. Популяционно-кариологическое исследование некоторых видов хирономид // Цитология. Т. 28, N7, С. 727-734.

Michailova P., 1987. Comprative kariologicas studies of three species of the genus *Glyptotendipes* Kleff. (*Diptera*, *Chironomidae*) from Hungary and Bulgaria and *Glyptotendipes salinus* sp. n. from Bulgaria // Folia Biol. (Krakow), Vol. 35, N1-2, P. 43-56.

Н. В. Полуконова

К ДИАГНОЗУ ВИДА *CHIRONOMUS HETERODENTATUS* KONSTANTINOV

Медицинский университет, Саратов

Chironomus heterodentatus из группы *obtusidens* (Wuelker et al. 1983), объединяющей *Ch. obtusidens*, *Ch. heterodentatus* (= *Ch. acutiventris*) и *Ch. acutiventris bavaricus*, впервые описан А. И. Константиновым (Константинов, 1956).

Ch. heterodentatus изучен нами из саратовских популяций - проведен детальный морфометрический анализ всех стадий развития, впервые исследована самка.

САМЕЦ ИМАГО (рис. 1). Желто-зеленоватый. Лобные штифты в тон головы. Антенны светло-коричневые. Мезонотум светлый со светло-желтыми или коричневыми полосами. Скутеллум светлый или затемнен. Постнотум светло-желтый или коричневый, со светлым передним краем. DCS 38 - 54 (34), AS 25 - 44 (34), Pa 6 - 12 (9), Su 1 - 2, $ScTS$ 36 - 54 (44) (ближе к переднему краю щитка они меньших размеров). Брюшко зеленое, с ассиметричным рисунком на ТП-ТIV в виде слабо выраженных ромбовидных пятен коричневатого цвета. Мезостернум коричневый. Жужжальца зеленоватые. Крыло светлое, с коричневатой поперечной жилкой RM и пятном близ чешуйки. FCu светлая, располагается под RM . RS 56 - 81 (72), расположен равномерно по всей жилке. R_{4+5}^s 23 - 39 (30), у вершины они располагаются несколько гуще. Рисунок брахиолума светлый. B^s 3 - 5 (4), BPv 11 - 14 (12), BPa 11 - 16 (13), BP 3 - 4. Ноги светло-желтые, с коричневыми лапками. Анальный отросток широкий. Верхние придатки бивнеобразные. a^m 7 - 21 (13), в основании их тек светлый ореол. sti 7 - 8. Нижние придатки не заходят за вершину анального отростка.

Морфометрия: длина тела 7,0 - 9,0 (8,3) мм, крыла 3,0 - 5,0 (3,6) мм, длина лобных штифтов 26,2 - 70,0 (43,4)*, их ширина 15,7 - 17,5 (17,1); Pm_2^L - Pm_5^L : 58,8 - 69,3 (63,0); 227,5 - 280,0 (225,0); 210,0 - 280,0 (260,0); 245,0 - 455,0 (345,0); AL 1505,0 - 1855,0 (1688,7); AR 2,60 - 4,20 (3,50); BR A 11,00 - 17,10 (13,80); le^L 1032,5 - 1592,5 (1321,2); t_{11}^L 1155,0 - 1505,0 (1297,1); t_{a1}^L - t_{a5}^L : 1312,5 - 2030,0 (1623,7); 857,5 - 1015,0 (888,1); 525,0 - 762,5 (657,5); 455,0 - 717,5 (610,0); 192,5 - 350,0 (312,8); L^R 0,90 - 1,40 (1,20), $Ta_{3,2}^R$ 0,50 - 0,90 (0,70); BR t_{a1} 2,00 - 2,30 (2,20); Pr a^{NR} 0,80 - 2,20 (1,50); $svol$ 0,14 - 0,29 (0,19); NR 0,60 - 1,20 (0,90); sd^L 12,7 - 25,5 (16,8).

САМКА ИМАГО (рис. 2). Зелено-коричневая. Лобные штифты светло-коричневые. Антенны и щупики светло-коричневые. Последний членик антенны

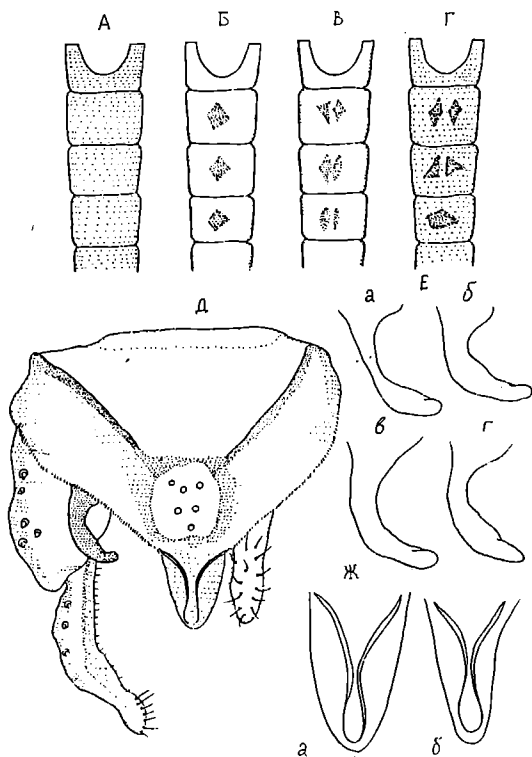


Рис.1. Имаго самец *Chironomus heterodontatus*
 А - Г - варианты окраски брюшка; Д - гениталии; Е - изменчивость формы верхних придатков (а-г); Ж - изменчивость формы анального отростка (а, б).

темнее остальных, - щупика заметно светлее первых двух. Мезонотум затемнен, со светло-желтыми или светло-коричневыми полосами. Скутеллум серый. Постнотум коричневатый, со светлой передней половиной. D_s 55 - 91 (76), A_s 31 - 42 (36), P_a 9 - 16 (13), S_u 1 - 2, S_{ct} 46 - 63 (57). Брюшко коричневое или светло-желтое, рисунок на тергитах чаще отсутствует или в виде слабых пятен. Мезостернум светло-коричневый. Жужжальца светло-серые. Крыло светлое с серыми передними жилками. R_s 112 - 138 (125), расположены по всей жилке в один ряд, на участке от R_m до вершины - в два; R_{4+5} 87 - 107 (98), расположены по всей жилке в два ряда, ближе к вершине - в три. Ноги светло-коричневые, с коричневыми t_{a_4} и t_{a_5} .

S_{uH} не темнее других стернитов. Бугры S_{uH} не отличаются от него по окраске и несут немногочисленные щетинки, густо расположенные у внутреннего края. Ствол аподемы светлый, ветви черные, в дистальной части могут быть светлыми. Сперматеки овальные, протоки прямые, по длине могут превышать S_{uH} . Латеростерниты полуовальные, на 2/3 поверхности светлые; выпуклость с 3-9(5) щетинками. Постгенитальная пластинка зеленая. Склериты ТХ серо-зеленые или серо-коричневые с равномерно расположенными щетинками. Церки лопастевидные.

Морфометрия: длина тела 7,3 - 9,0 (8,2) мм, - крыла 3,9 - 5,3 (4,6) мм, $R_m^L - R_m^L$: 48,1 - 65,2 (56,7); 192,5 - 297,5 (251,3); 210,0 - 315,0 (272,0); 297,5 - 472,5 (413,6); A^L 752,5 - 1015,0 (830,4); $A_2^L - A_6^L$: 140,0 - 192,5 (165,4); 122,5 - 175,0 (141,5); 122,5 - 157,5 (140,0); 96,2 - 157,5 (123,2); 210,0 - 267,7 (239,9); t_{e^L} 1172,5 - 1680,0 (1557,5); t_{11}^L 1207,5 - 1557,5 (1385,6); $t_{a_1}^L - t_{a_5}^L$: 1925,0 - 2152,5 (1987,0); 892,5 - 1050,0 (952,9); 700,0 - 857,5 (766,8); 612,5 - 770,0 (723,8); 297,5 - 367,5 (338,8); L^R 1,23 - 1,71 (1,44); $Ta_{3,2}^R$ 0,68 - 0,89 (0,81); S_{uH}^L 332,5 - 612,5 (424,7); S_{uH}^W 525,0 - 727,5 (629,3); S_{uH}^R 0,53 - 0,83 (0,64).

КУКОЛКА (рис.3). Экзуй светло-желтый. Латеральные края ТУ1-ТУП ярко-желтые. Крючки заднего края ТП в количестве 107 - 125 (110) желтые и заостренные, боковые - с тупыми зубчиками на вершине, средние - с острыми. Шагрень располагается в средней части ТП-ТУ1 и ТУШ и по бокам ТУП. Шипики в задних углах ТУ и ТУ1 равномерно расположены и одинаковы по размеру. $L_1 - L_{10}$: 2 - 4 (3); 2 - 6 (4); 4 - 6 (5); $L_{1y}^L - L_{1y}^S$: 6; 6 - 8(7); 8; 6 - 8 (7); 8 - 10 (9). $D_1 - D_{yH}$: 2 - 6 (4); 2 - 8 (5); 4 - 8 (6); 6 - 10 (7); 6 - 10 (8); 6 - 10 (9); 6 - 12 (8); 2 - 4 (3). Шип заднего угла ТУШ от светло-желтого до коричневато-желтого цвета из 3-6(5) лопастей, каждая из которых заканчивается нитью. Лопастей лавника от желто-коричневого цвета в базальной части до коричневого в дистальной, по краю со светлой каймой из светлых щетинок.

Морфометрия: длина экзувия 8,0 - 10,0 (9,1) мм, An^L 455,0 - 612,5 (544,3); An^W 455,0 - 630,0 (570,5); An^R 0,80 - 1,10 (0,90).

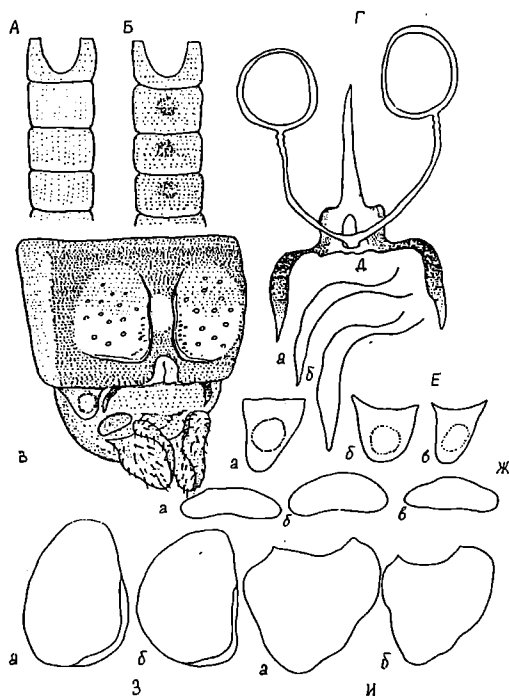


Рис.2. Имаго самец *Chironomus heterodontus*

А, Б - варианты окраски брюшка; В - гениталии; Г - аподема и сперматеки; Д - изменчивость формы ветвей аподемы (а, б); Е - изменчивость формы латеростернитов (а-в); Ж - изменчивость формы склеритов X тергита (а-в); З - изменчивость формы и характер склеритизации бугров SVШ (а, б); И - изменчивость формы церок (а, б).

ЛИЧИНКА IV ВОЗРАСТА светло-красная. Вентральные отростки XI сегмента тела типа *fluvialis*. Голова сверху желтая. Гулярный склерит коричневый, гулярное пятно реповидное, без четких границ. Затылочный склерит у гулярного черный, с дорзальной стороны головы - коричневый, у коронарного шва - светлый. Фронтальный - светло-желтый, с характерным для вида с перламутровым оттенком. Зубцы ментума черно-коричневые, с тупыми вершинами. 4-й боковой зубец заметно ниже соседних. Передний край вентроментальных пластинок гладкий. SuR 26 - 33 (30). Ширина пластинки больше ширины ментума. Наружная лопасть премандибулы с заостренной вершиной, заметно светлее и уже внутренней в основании. Нижние зубцы мандибулы за исключением 4-го коричневые, щетинка под ними листовидная, с заостренной вершиной. Количество зубцов эпифарингеального гребня 12 - 13. Сенсилла антенны заходит за последний членик.

Морфометрия: длина тела 12,0 - 15,5 (13,6) мм, - передних вентральных отростков 875,0 - 1557,5 (1071,0), - задних - 927,5 - 1592,5 (1114,7); отношение средней длины вентральных отростков к длине подталкивателей (T^{VR}), 18,90 - 34,10 (24,10); WC 527,0 - 586,5 (556,8); mLC 229,5 - 306,0 (269,5); $^{SSm-SSm}$ 187,0 - 238,0 (205,9); $^{PSm-PSm}$ 127,5 - 221,0 (175,1); Te-Te 204,0 - 280,5 (249,1); Mc 8,5 - 28,0 (16,0); M^m 25,5 - 43,4 (35,0); отношение ширины первых двух боковых зубцов к ширине ментума 0,08 - 0,15 (0,12); MI 59,5 - 85,0 (71,5); M2 85,0 - 110,5 (100,9); NM 17,0 - 34,0 (24,5); NMс 12,7 - 30,6 (18,7); NMI 19,5 - 42,5 (30,3); VmpL 208,0 - 306,0 (233,3); NVmpR 93,5 - 127,5 (108,4); отношение расстояния между пластинками к MI 0,60 - 1,00 (0,80); $A_1^L - A_5^L$: 102,0 - 131,7 (115,3); 25,5 - 42,5 (33,2); 5,9 - 8,5 (7,9); 12,7 - 17,8 (15,9); 5,1 - 8,5 (7,5); A^R 1,30 - 2,30 (1,70); A^{WR} 1,10 - 1,70 (1,30); A^W 25,5 - 38,2 (32,9); длина сенсиллы 46,7 - 85,0 (63,6); FA 170,0 - 212,5 (197,3); $A^F - A^F$ 136,0 - 204,0 (166,6); $S_2^{-S_2}$ 76,5 - 144,5 (95,3); $S_3^{-S_3}$ 119,0 - 170,0 (131,2).

Ch. heterodentatus близок к *Ch. obtusidens* (Шилова, Гребенюк, 1989) и отличается от него на стадии имаго большим числом вершинных щетинок гоностиля самца и верхними придатками, которые не темнее остальных частей гипопигия; на стадии куколки - анальным плавником, состоящим из 4-6-ти лопастей, которые заканчиваются нитями и тупыми зубцами, большей шириной среднего зубца, неразветвленными гулярными щетинками и длинной сенсиллой, заходящей за 5-ый членик антенны.

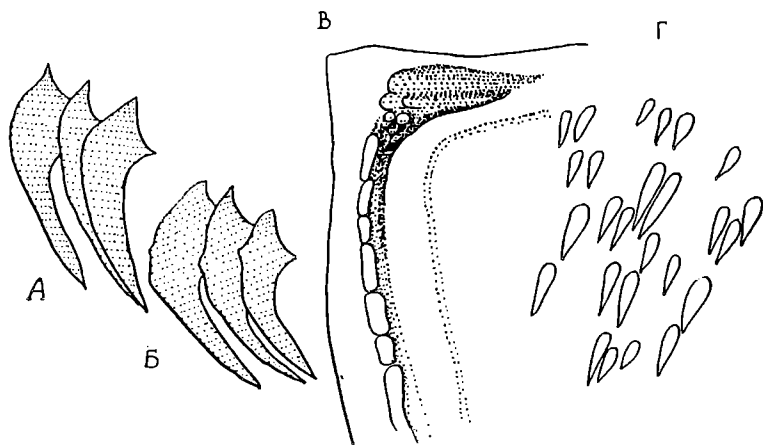


Рис. 3. Куколка *Chironomus heterodontatus*

А боковые крючки заднего края ТП; Б - срединные крючки заднего края ТП; В - боковой рисунок на ТП; Г - шипики заднего угла ТПП.

ЛИТЕРАТУРА

Константинов А.С., 1956. К систематике рода *Chironomus* Meigen. // Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ. Т.4. С.155-191.

Шилова А.И., Гребенюк Л.П., 1989. К систематике *Chironomus obtusidens* Gotgh (Diptera, Chironominae) // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука. Т.55. С.91-104.

Wuelker W., Ryser H.M., Scholl A., 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VIII. Arten mit Larven des *fluviatilis*-typs (*obtusidens*-Gruppe): *C. acutiventris* n.sp. und *C. obtusidens* Goetgh. // Rev. Suisse zool. Vol.90, N3. P. 725-745.

Р. В. Полуконова, С. И. Белянина, Н. А. Дурнова

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ ГОМОСЕКВЕНТНЫХ ВИДОВ – *CHIRONOMUS PIGER* STRENZKE И *CH. RIPARTUS* MEIGEN

Медицинский университет, Саратов

Виды *Chironomus piger* и *Ch. riparius* широко распространены в Европе (Keyl, Strenzke, 1956; Белянина, Логинова, 1991). Первоначально они имели статус подвидов (Keyl, Strenzke, 1956), но в дальнейшем их стали считать самостоятельными видами. В природе виды занимают различные экологические ниши (Keyl, Strenzke, 1956). Отличия между видами выявлены только на кариотипическом уровне (Keyl, 1964; Hagele, 1975).

Нами проведен сравнительный морфологический и кариотипический анализ *Ch. piger* и *Ch. riparius* из саратовских популяций. Морфологически виды хорошо отличаются между собой на стадиях имаго и куколки. Наиболее значительны различия у самок – виды отличаются по 28-ми морфологическим показателям, из них десять окрасочных и пять морфометрических (табл. 2). Самцы дифференцируются по десяти показателям, из них шесть окрасочных и два морфометрических (табл. 1). Куколки имеют 13 межвидовых отличий (табл. 3), по окраске обнаружены два отличия. Наиболее близки личинки изучаемых видов, однако и здесь выявлены отличия по семи морфометрическим показателям, в том числе по одному окрасочному и одному морфометрическому (табл. 4).

При идентичном рисунке дисков в хромосомах этих видов их дифференциация возможна на основании морфологии центромерных районов. У *Ch. riparius*, как известно, диски центромерных районов заметно толще, кроме того, ряд дисков в хромосомах этого вида дуплицирован.

Сравнение *Chironomus piger* и *Ch. riparius* по морфологическим признакам имаго самца

Признаки	Виды	<i>Ch. piger</i>	<i>Ch. riparius</i>
Общий тон комара		темный	светлый
Окраска головы и груди		серо-зеленый	серо-коричневый
Окраска штифтов		светлее тона головы	в тон головы
Окраска мезонотальных полос		светло-коричневая, неравномерная	коричневая, равномерная
Окраска постнотума		бледно-коричневая, края светлые	коричневая, передний край и полоса по средне светлые
Пигментация тергитов		равномерная	задняя треть заметно темнее
Окраска ног		светло-зеленая	светло-зеленая, лапки коричневые
Длина нижних придатков		не заходят за вершину анального отростка	достигают вершины анального отростка и могут заходить за него
A ^R		3,57 - 4,29 (4,04)	1,77 - 3,08 (2,37)
B ^R A		6,89 - 9,00 (8,14)	15,10 - 20,50 (17,03)

Таблица 2

Сравнение *Chironotus piger* и *Ch. riparius* по морфологическим признакам имаго самки

Признаки	Виды	<i>Ch. piger</i>	<i>Ch. riparius</i>
1		2	3
Общий тон груди		коричневый	желто-коричневый
Окраска антенны		светло-коричневая	серая, постепенно темнеющая к вершине
Окраска штифтов		темнее тона головы	в тон головы
Длина штифтов		примерно равна ширине	больше ширины
Окраска щупиков		светлее тона головы	темнее тона головы
Окраска щипка		затемнена	светлая
Окраска передней половинки постнотума		светлая	светлая, с темной окантовочкой
Окраска ног		равномерная, светло-коричневая	желто-коричневая, дистальные части ta_1 - ta_3 и целиком ta_4 и ta_5 - серо-коричневатые
Окраска жилок крыла		сероватая	серо-желтая
Опушение жилок R и R_{4+5}		покрыты щетинками в один ряд	расположены в 2-3 ряда
Пигментация тергитов		равномерная	по бокам несколько интенсивнее
Рисунок на T1-T1V		в виде интенсивно окрашенного пятна округлой или треугольной формы	в виде широкой продольной полосы слабой пигментации
Окраска SVIII		одного цвета с предыдущими стернитами	темнее предыдущих стернитов
Длина створа аподемы		ствол достигает середины SVIII	ствол достигает края SVIII
Длина претергита		больше длины створа аподемы	меньше длины створа аподемы
Форма латеростернитов		равностороннего треугольника	вытянутая к низу
Форма церок		вытянутая в длину	вытянутая в ширину

1	2	3
Окраска церок	равномерная, темнее SVШ	неравномерная-перед- няя часть церок светлая
Pm ₂ L, мкм	83,5 - 100,2 (89,1)	60,0 - 80,0 (74,0)
Ac	28 - 34 (31)	15 - 25 (21)
Ta _{3.2} ^R	0,72 - 0,77 (0,75)	0,79 - 0,90 (0,82)
BPa	10 - 11	12 - 14 (13)
BPm	7 - 8	2 - 3
SVШW, мкм	517,7 - 534,4 (526,1)	650,0 - 830,0 (738,0)
SVШR	0,78 - 1,56 (1,05)	0,53 - 0,73 (0,60)
GcS	3 - 4	4 - 7 (5)
TXS	13 - 17 (15)	17 - 13 (10)
CeR	0,59 - 0,73 (0,66)	0,92 - 1,33 (1,12)

Таблица 3

Сравнение *Chironomus piger* и *Ch. riparius* по морфологическим признакам куколки

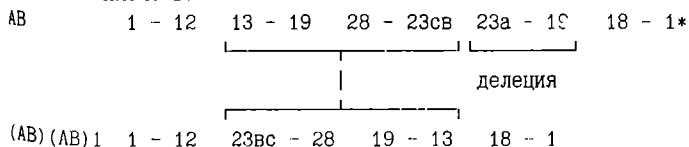
Виды	<i>Ch. piger</i>	<i>Ch. riparius</i>
Признаки		
Окраска экзuvia	темно-серая, у плав- ника коричневая	серо-коричневая
Характер расположения крючков (H ¹)	часто расположены	редко расположены
Окраска H ¹	желто-серая	желтая
Форма боковых H ¹	зазубрены на вершине	крючки простые
Форма шипов TУШ	треугольная	продолговатая
Форма плавника	приближена к квадра- ту	вытянутая
Кол-во срединных H ¹	23 - 29 (26)	30 - 58 (5)
-*-***- латеральных	21 - 40 (30)	10 - 18 (15)
LШ	3 - 5 (4)	1 - 3 (2)
LSyП	3 - 4	4 - 5
PП	4 - 6 (5)	2 - 8 (5)
PY	8 - 10 (9)	4 - 8 (7)
PY	10 - 12 (11)	4 - 8 (6)
fr	81 - 91 (85)	150 - 198 (171)

Таблица 4

Сравнение *Chironomus piger* и *Ch. riparius* по морфологическим признакам личинки

Признаки	Виды	<i>Ch. piger</i>	<i>Ch. riparius</i>
1		2	3
Длина и форма вертикальных отростков тела		длиннее подталкивателей, задняя пара завернута в кольцо	не заходят за вершину подталкивателей
Рисунок на гулярном склерите		в виде одного или двух коричневых пятен	в виде реповидного пятна, в середине окрашенного интенсивнее
Окраска затылочного клерита		черно-коричневая, у коронарного шва светлая	черно-коричневая, постепенно светлеющая
Положение боковых зубов ментума		1-е и 2-е зубы лежат на одной прямой со срединным	1-е зубы лежат на одной прямой со средними
Расположение щетинки лацинии		достигает середины саблевидного хетоида	заходит за середину саблевидного хетоида
Форма зубцов эпифарингеального гребня		зубцы короткие, длина их немного превышает ширину	зубцы длинные, длина их в 2-3 раза превышает ширину
mLC		354,2 - 392,7 (376,5)	250,5 - 350,0 (313,5)

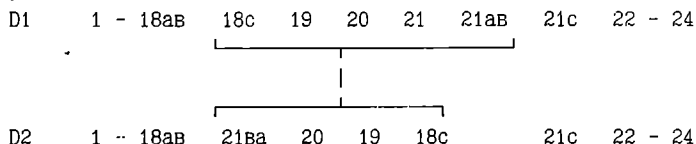
При исследовании саратовской популяции *Ch. piger* у 11,8% особей впервые обнаружена периферическая перестройка (AB)(AB)1 на участке 13-19 плеча А и 28-23св плеча В с одновременной делецией участка 23а-19 в плече В:



* - деление на отделы представлены по стандарту *Ch. piger* (Keyl., 1962; Devai et al., 1989).

У двух особей отмечен соматический мозаицизм по этой перестройке.

В этой же популяции обнаружена другая новая инверсия - *rig D12*, встречаемая у 2,6% особей. Последовательность *rig D2* возникает на участке 18с - 21ав:



Спектр хромосомных перестроек *Ch. riparius* (табл.5) значительно шире, - в настоящее время в его кариофонде известно 29 гетерозиготных перестроек (Беляния, Логинова, 1991). Однако большинство этих перестроек не поднимает частоту встречаемости гетерокариотипов по сравнению с гомокариотипами - частота их гораздо менее 1%.

Таблица 5

Состав известных порядков дисков в хромосомных
плечах *Chironotus piger* и *Ch. riparius*

Виды		
Хромосомные плечи	<i>Ch. piger</i>	<i>Ch. riparius</i>
Плечо А	A1	A1, A2, A3, A4
Плечо В	B1	B1, B2, B3, B4, B5, B6, B7
	AB, (AB)(AB)1	AB, (AB)(AB)1, (AB)(AB)2
Плечо С	C1	C1, C2, C3, C4
Плечо D	D1, D2	D1, D2, D3, D4
Плечо Е	E1	E1, E2, E3, E4, E5, E6
Плечо F	F1	F1, F2, F3, F4
	EF	EF, (EF)(EF)1, (EF)(EF)2
Плечо G	G1	G1, G2, G3

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1991. Кариофонд *Chironomus thummi* Kieef в пределах ареала // Генетика насекомых. Тезисы 1 Всесоюзной конференции по генетике насекомых. М. С. 13.

Гребенюк Л.П. 1993. Сравнительная морфологическая характеристика личинок пяти видов рода *Chironomus* группы "*thummi*" (Diptera, Chironomidae) // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. Труды ИБВВ РАН, вып. 68 (71). С. 147-161.

Devai G.Y., Miskolczi M., Wuelker W. 1989. Standartization of chromosome arms B, C and D in *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Acta Biol. Debr. Occol. Hung. Vol.2. Pt. 1.

Hagele K. 1975. *Chironomus* // Handbook Genet. - Vol. 3. P. 269-278.

Keyl H.G. 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus* II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. V. 13, N4. С. 462-514.

Keyl H.G. 1964. Verdapplung des DNS-Gehalts Kluner Chromosomen abschnitte als Factor der Evolution // Naturwissenschaften. Vol. 51, N2. P. 46-47.

Keyl H.G., Strenzke K. 1956. Taxonomie und Cytologie von zwei Untertypen der Art *Chironomus thummi* // Z. Naturfossen. N 116. S. 727-735.

С.И. Белянина, Н.В. Полуконова

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЕ ВИДОВ *CHIRONOMUS* ГРУППЫ *PLUMOSUS* НА УРОВНЕ КАРИОТИПА

Медицинский университет, Саратов

Группу *plumosus* рода *Chironomus* составляют близкородственные и молодые в эволюционном отношении виды, о чем свидетельствует наличие в их кариофондах общих инверсий. Кариотипические исследования, проведенные нами и другими авторами, таких видов как *Chironomus agilis* Schobanov et Djomin, *Ch. balatonicus* Devai et al., *Ch. bonus* Shilova et Djvarsheishvili, *Ch. borokensis* Kerkis et al., *Ch. entis* Shobanov, *Ch. muratensis* Ryser et al., *Ch. nudiventris* Ryser et al. *Ch. usenecus* Loginiva et Beljanina, *Ch. plumosus* (Linnaeus) позволили нам дать оценку сродства и различия их кариотипов.

Были выбраны следующие кариотипические показатели: диплоидное число хромосом (2n), число ядрышковых организаторов (ЯО), число колец Бальбиани (КБ), морфологическая выраженность центромерных районов, наличие присутствующих в кариотипе добавочных хромосом, степень конъюгации гомологов плеча G, гомология районов плеча G, расположение КБ относительно ЯО в плече G. Учитывали так же и состав порядков дисков хромосом (ПДХ). Были отобраны только те ПДХ, по которым между видами обнаруживалось хотя бы одно сходство. Пользуясь составленными нами кадастрами ПДХ для ряда видов этой группы (Белянина, Логинова, 1993а,б,в; Белянина и др., 1991, 1992), а так же данными других авторов (Кикнадзе и др., 1991), к таким ПДХ мы отнесли:

в плече А - plu A = nud A2 = bor A2 = bon A = ent A4 = use A1;
 plu A2 = mur A2 = agi A1 = nud A1 = bor A1;

в плече В - plu B = bon B = use B1;
 plu B1 = mur B5;
 plu B2 = mur B1 = ent B3 = bor B2;

в плече С - plu C = bal C1 = bon C = use C1 = bor C1;
 plu C1 = agi C1 = ent C1;

в плече D - plu D = bon D = use D1 = bal D8 = bor D1;

ent D1 = nud D1;

plu D4 = bal D1 = use D2 = bor D2;

в плече E - plu E = bal E1 = nud E1 = agi E1 = ent E2 = bor E1 =
bon E = use E3;

ent E1 = mur E1;

в плече F - plu F = nud F1 = mur F1 = ent F1 = bon F = bal F3;

plu F3 = bor F2 = agi F1 = use F1 = bor F1;

в плече G - plu G = bon G = use G1 = bal G1.

Различия между видами выявляли при отсутствии общего для них ПДХ. Результаты попарного сравнения между видами по всем перечисленным показателям представлены на рис. 1.

Дендрограмму сходства между видами группы *plumosus* на уровне кариотипа строили взвешенным парно-групповым методом на основании критерия "средней связи" Сокэла и Миченера (Бейли, 1970). Этот критерий допуска новой таксономической единицы в группу основан на ее среднем сходстве со всеми представителями группы.

Оценку сходства между видами находили по формуле коэффициента ассоциации (Бейли, 1970):

$$S = \frac{n - u}{n},$$

где S - коэффициент ассоциации, n - общее число признаков, u - число различий между видами.

Анализ полученной дендрограммы (рис. 2) показывает, что наиболее удалены друг от друга *Ch. nudiventris*, с одной стороны, и виды *Ch. plumosus*, *Ch. balatonicus*, *Ch. bonus*, *Ch. usenicus*, с другой стороны.

Прослеживается корреляция между расположением видов на дендрограмме друг относительно друг друга и строением короткого плеча G. Идентичную ПДХ в плече имеют виды *Ch. plumosus*, *Ch. usenicus*, *Ch. bonus* и *Ch. balatonicus* (рис. 2), при этом у наиболее сходных видов *Ch. plumosus* и *Ch. usenicus* наблюдается отсутствие конъюгации гомологов в этом плече. У наиболее далеко отстоящего вида *Ch. nudiventris* - ПДХ в плече G резко отличается как от *Ch. plumosus* так и от других видов. *Ch. borokensis*, *Ch. entis*, *Ch. muratensis* занимающие промежуточное положение на дендрограмме, имеют гомозиготные перестройки в плече G в отличие от *Ch. plumosus*, *Ch. usenicus*, *Ch. bonus*.

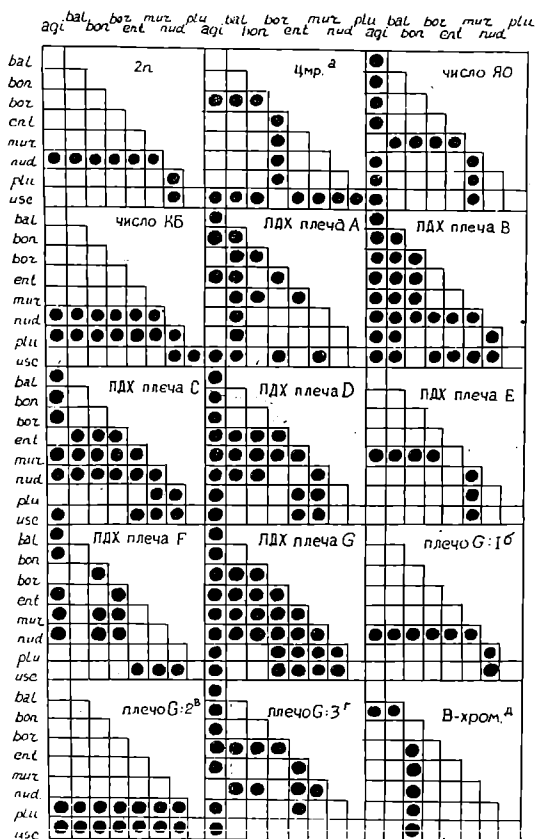


Рис.1. Хиатусы, выявленные сравнительным кариологическим анализом видов *Chironomus* группы *plumosus*:

а - выраженность центромерных районов в хромосомах;

б, в, г - характеристика плеча G; 1 - гомология районов этого плеча с другими видами; 2 - конъюгация гомологов этого плеча; 3 - относительное расположение колец Бальбиани от ядрышкового организатора;

д- наличие В-хромосом в кариотипе; остальные обозначения в тексте

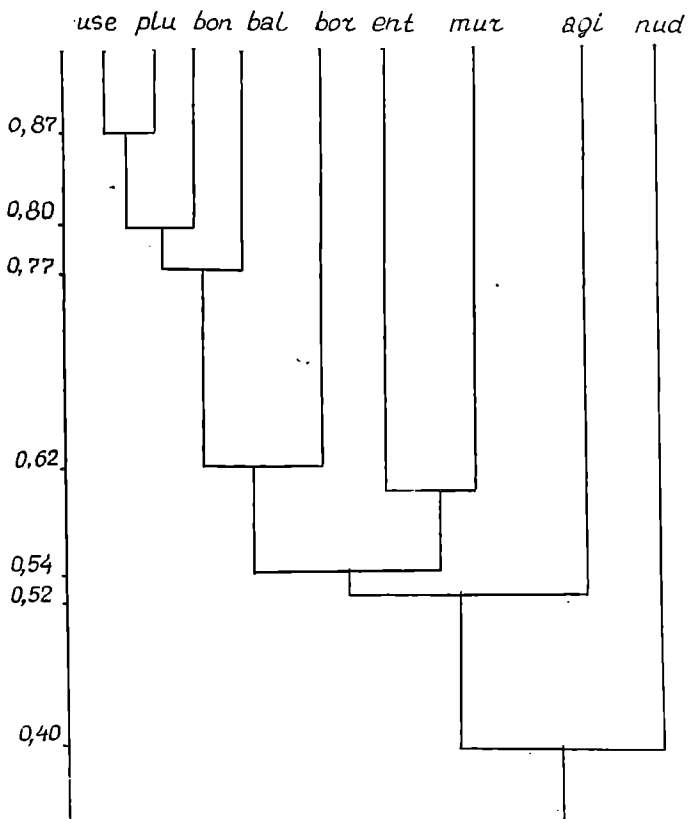


Рис. 2. Дендрограмма сходства *Chironomus* группы *plumosus*, построенная по кариотипическим характеристикам.

Бейли Н. 1970. Математика в биологии и медицине. -М.: Мир. 327 с.

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1993. Кадастр порядков дисков в полите-
тенных хромосомах видов *Chironomus* группы *plumosus*. I. Кариофонд *Chi-*
ronomus balatonicus // Цитология. Т.35, №4. С. 87-91.

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1993. Кадастр порядков дисков полите-
тенных хромосомах видов *Chironomus* группы *plumosus*. II. Кариофонд *Chiro-*
nomus plumosus // Цитология. Т.35, №8. С. 65-70.

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1993. Кадастры хромосомных последова-
тельности видов *Chironomus* группы *plumosus*. II. Хромосомные последо-
вательности *Chironomus nudiventris* Ryser et al., 1983 // Кариосистем.
бесп. жив. СПб. С. 63-64.

Белянина С.И., Логинова Н.В., Сигарева Л.Е. 1972. Морфологическая
характеристика вида *Chironomus entis* (*Chironomidae*, *Diptera*) и его ка-
риофонд из разных географических зон // Зоол. журн. Т.71, №8. С. 32-38

Белянина С.И., Сигарева Л.Е., Логинова Н.В. 1991. Морфологические и
кариологические особенности видов *Chironomus balatonicus* и *Ch. mura-*
tensis. // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. Л.,
ЗИН АН СССР. С. 17-21.

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зелёнов
Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. 1991. Кариотип и
морфология личинок трибы *Chironomini* // Атлас. Новосибирск. Наука.
Сиб. отделение. 115 с.

Н. В. Полуконова

К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ВИДОВ *CHIRONOMUS* ГРУППЫ *PLUMOSUS*

Медицинский университет, Саратов

Современное развитие систематики рода *Chironomus* позволило диагностировать виды-двойники *plumosus*-группы на разных стадиях развития - личинки, куколки, имаго-самцы (Devai et al., 1983; Ryser et al., 1983; Шобанов, 1989, 1990). Диагностика же имаго самок этой группы осталась в стороне, по-видимому, в связи с малой изученностью последних пределах рода. Нами впервые проведен сравнительный анализ самок 7 видов группы *plumosus* - *Chironomus agilis* Schobanov et Djomin, *Ch. batatonicus* Devai et al., *Ch. bonus* Shilova et Djvarsheishvili, *Ch. entis* Schobanov, *Ch. turatehsis* Ryser et al., *Ch. plumosus* (Linnalus), *Ch. usenicus* Loginova et Beljanina. На основании изучения имаго самок рассмотрены филогенетические отношения видов внутри группы *plumosus*. При построении филограммы виды этой группы рассматривались как производные от *Ch. plumosus* или от вида, к которому *Ch. plumosus* наиболее близок. Было подсчитано число различий, выявленных при попарном сравнении видов между собой (хиатусов) по отобраным отличительным признакам внутри группы: длина тела; длина крыла; число дорсоцентральных щетинок груди (Dc), - акростихальных щетинок груди (Ac) - щетинок на плечах (Su), - скутеллярных щетинок (ScTs), - щетинок на жилке крыла R_{4+5} ($R_{4+5}S$), - на жилке R (RS), - на латеростерните (GcS); длина латеростернита (GcL), ширина латеростернита (GcW), индекс латеростернита (GcR) - отношение длины латеростернита к его ширине; относительная ширина латеростернита (GcWR) - отношение ширины латеростернита к ширине SVII; максимальная ширина бугра (mtW); индекс бугра (tR) - отношение высоты бугра к его максимальной ширине; относительная длина и ширина склерита Tx (TLR и TWR) - отношение длины и ширины склерита Tx соответственно к длине и ширине SYIII; ширина церки в основании (CWR); индекс церки (CeR) - отношение длины церки к ее ширине в основании; максимальная ширина церки в основании и максимальная ширина церки

(CеWR и CеmWR) - отношение ширины церки в основании и максимальной ширины церки к ширине S YIII; число щетинок R-жилки крыла (RS), R₄₊₅-жилки (R₄₊₅S), латеростернита (GcS), склерита X тергита (TXS), бугра (TS); длина латеростернита (GcL), длина склерита X тергита (TXL), характер опушения жилки крыла R₄₊₅. форма бугров S YIII, характер склеритизации бугров S YIII; форма латеростернита; форма ветвей аподемы; форма церок.

Общее число хиатусов каждого вида при сравнении с остальными показывает, как известно; близость каждого вида к предковому. Всего выявлено 178 хиатусов (рис. 1,2). Подсчет хиатусов каждого вида показал следующее:

<i>Chironomus agilis</i>	39	<i>Ch. muratehsis</i>	68
<i>Ch. balatonicus</i>	18	<i>Ch. plumosus</i>	15
<i>Ch. bonus</i>	23	<i>Ch. usenicus</i>	26
<i>Ch. entis</i>	31		

Наименьшее число хиатусов у *Ch. plumosus* свидетельствует о его наибольшей близости к исходному виду группы.

Для маркировки этапов видообразования нами были использованы морфологические признаки имаго самок. Степень дивергенции признаков (d) подсчитывали по формуле, приведенной в работе Шобанова (1989):

$$d = \frac{2h}{n(n-1)}$$

где h - количество выявленных хиатусов признака, n - количество видов.

Выделено несколько признаков с наиболее высокими степенями дивергенции: длина тела (L) - 0,476; ширина склерита TX относительно S YIII (TWR) - 0,476; общее число щетинок бугра SYIII (EtS) - 0,381; длина склерита TX относительно SYIII (TLR) - 0,333; число щетинок R-жилки (RS) - 0,290. При межвидовом сравнении наблюдалась корреляция различий таких пар признаков как tS;TWR и TLR, что свидетельствует о более высокой степени их дивергенции по отношению к RS. Тогда и этапы межвидовой дивергенции этих пар признаков будет предшествовать этапу, маркируемому признаком RS. Отражая это графически, мы суммировали степени дивергенции скоррелированных признаков (рис. 3).

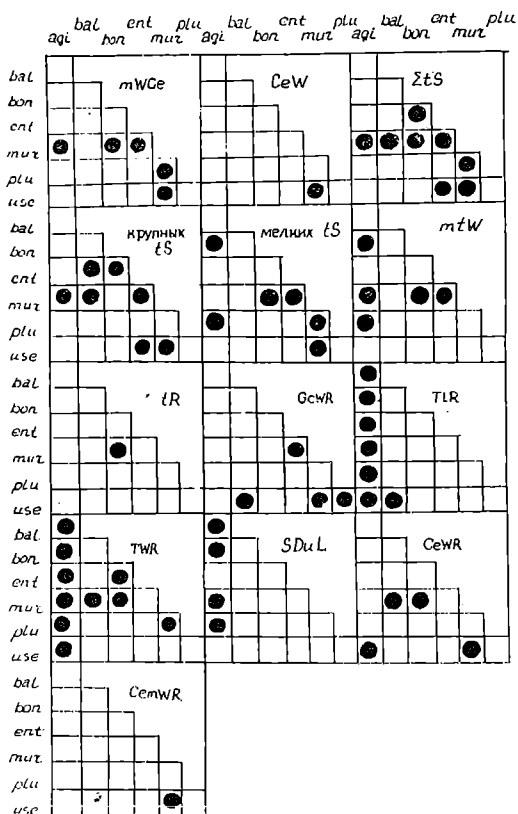


Рис. 1 Хиатусы, выявленные при сравнении имаж самок видов *Chironomus plumosus* группы *plumosus* по количественным показателям. Терминология в тексте.

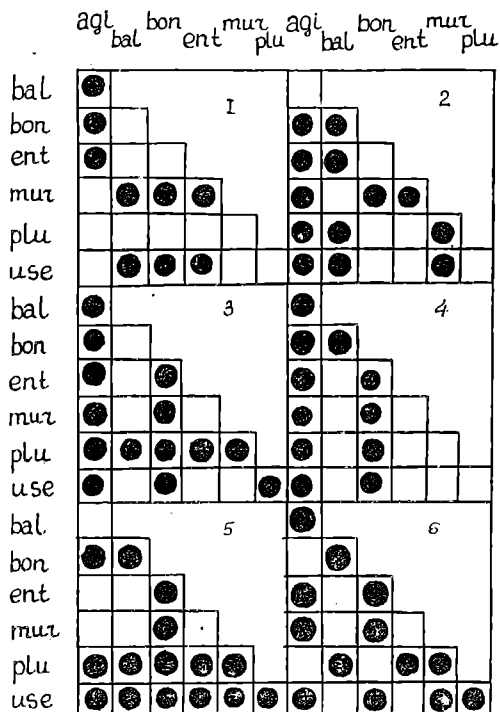


Рис. 2 Хиатусы, выявленные при сравнении самок видов *Chironomus* группы *pilosus* по качественным признакам: А - характер опушения жилки крыла R_{4+5} ; Б - форма бугров SVIII; В - характер склеритизации бугров SVIII; форма латеростернита; Д - форма ветвей аподемы; Е - форма церок

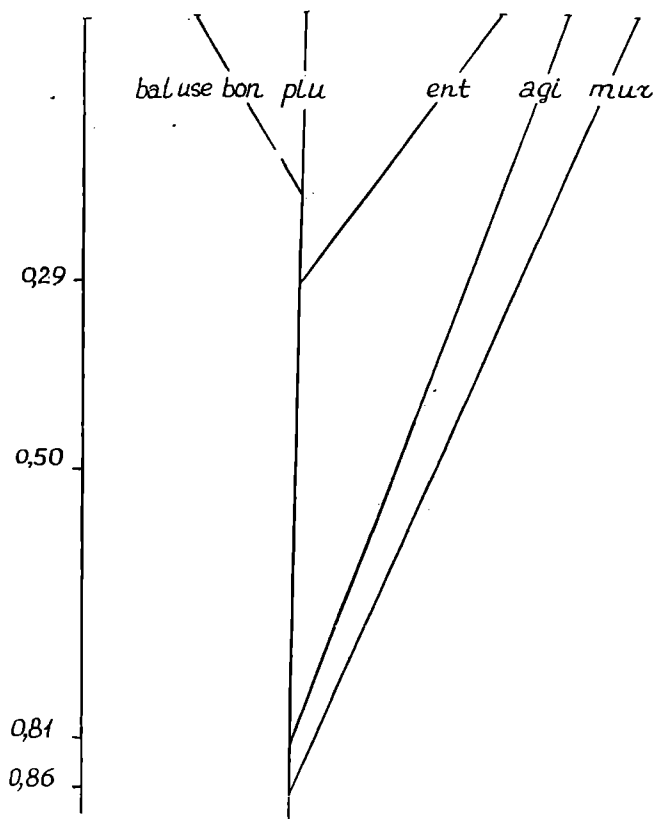


Рис. 3. Схема филогенетических отношений видов *Chironomus* группы *plumosus*, построенная по морфологии имаго самок на основании оценки степени дивергенции. Видовые названия сокращены до первых трех букв. Остальные пояснения в тексте.

Анализ полученных данных указывает на наиболее раннее обособление вида *Ch. muratehsis* ($d_{L,ts}$ 0.86). На следующем этапе отделяется *Chironomus agilis* ($d_{TLR, TWR}$ 0.81). значительно позднее - *Ch. entis* (d_{RS} 0.29), еще позднее происходит обособление *Ch. balatonicus*, *Ch. usenicus* и *Ch. bonus*, однако этапы их отделения по результатам сравнения имаго самок выявить не удалось.

ЛИТЕРАТУРА

Шобанов Н.А. 1989. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 250-279.

Шобанов Н.А. 1990. Систематика и биология рода *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae). Сестринские виды группы *plumosus* // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Л. 22 с.

Devai G., Wuelker W., Sholl A. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). IX. *Ch. balatonicus* sp. n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungar.- Bd. 29, N 4. S. 357-374.

Ryser H.M., Scholl A., Wuelker W., 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VII. *Ch. muratensis* n. sp. und *Ch. nudiventris* n. sp., Geschwisterarten aus der *plumosus*-Gruppe // Revue Suisse Zool.- Vol. 90, F.2. P. 299-316.

Р. Р. Борисов

ВЛИЯНИЕ СРАБОТКИ УРОВНЯ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ НА ОБИТАЮЩИХ В ПРИБРЕЖЬЕ ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД

Государственный университет, Москва

Водохранилища, образующиеся в результате зарегулирования рек плотинами, представляют собой новый тип континентальных водоемов. Их характерной чертой является водный режим, которому свойственна сработка уровня, которая на большинстве водохранилищ начинается в середине лета и продолжается до весеннего паводка.

Исследования проводились в 1994-1995 гг. на Можайском и Учинском водохранилищах, отличающихся режимом сработки уровня.

На Можайском водохранилище за вегетационный сезон уровень падает на 3-4 м. При таком существенном падении высоты уровня значительные площади оказываются осушенными. На Учинском водохранилище в этот период уровень остается постоянным, поэтому население личинок хирономид зоны прибрежья должно было быть типичным для водоемов с постоянным уровнем.

Пробы отбирались на песчаном пляже и в заливе с заиленным грунтом и водной растительностью дночерпателем Экмана-Берджа площадью захвата 1/40 кв. м непосредственно над и под линией уреза воды и на глубине 0,5 м.

Для выяснения возможности личинок перемещаться вслед за отступающей водой было проделано несколько кратковременных (3-4 дня) экспериментов. В них использовали располагающуюся наклонно емкость длиной 1 м и шириной 0,1 м, на дно которой был положен слой грунта 2-3 см. Емкость заливали водой и в верхнюю часть помещали личинок (200-400 шт.). В эксперименте уровень постепенно понижался, а в контроле оставался постоянным.

Для определения способности личинок жить во влажном грунте в стеклянные сосуды диаметром 6 см, со слоем грунта 2-3 см, залитым водой, помещали 50-60 личинок. Через час вода сливалась, а горлышко сосуда затягивалось марлей. В контроле грунт оставался залитым водой.

На Учинском водохранилище в пробах над урезом воды и на песчаном пляже, и в заливе встречались исключительно личинки *Limnophyes pusillus*, численность которых достигала значительных величин (до 8.96 тыс. экз./кв.м). Под урезом воды были отмечены лишь единичные особи *Limnophyes pusillus*. В пробах на глубине 0,5 м видовой состав личинок хирономид был достаточно разнообразен (было обнаружено 22 вида личинок хирономид). Наиболее многочисленными видами были: *Stictochironomus rosenchoi*, *Cladotanytarsus mancus*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Cryptochironomus defectus* и *Polypedilum bicrenatum*.

Распределение личинок хирономид в пробах взятых на Можайском водохранилище существенно отличалось от распределения их в идентичных пробах с Учинского водохранилища. Так, в полосе уреза на Можайском водохранилище встречались виды личинок, которые на Учинском водохранилище всегда встречались глубже. Таким образом, падение уровня, вызванное сработкой, кардинально меняет структуру населения узкой полосы уреза. Это изменение в первую очередь выражается в том, что личинки видов, для которых влажный грунт является не свойственным местом обитания, оказываются на обсохшем грунте.

Численность личинок в пробах выше уреза как правило была значительно меньше, чем в пробах под урезом и на глубине 0.5 м (см. табл.).

Таблица

Численность (тыс. экз./м² - в числителе) и биомасса (г/м² - в знаменателе) личинок хирономид на песчаном пляже Можайского и Учинского водохранилищ

водохра- нилище	Можайское					Учинское				
число	29	8	2	11	22	26	6	1	5	26
проба	5	6	8	9	9	5	6	8	9	9
выше	0	0.04	18.8	4.20	2.96	0.88	0	1.92	1.60	8.96
уреза	0	0.02	17.2	9.46	9.16	0.62	0	0.12	0.12	0.42
ниже	0	0	13.8	15.5	7.76	0.12	0	0	0.08	0.08
уреза	0	0	11.2	7.02	8.30	0.04	0	0	0.01	0.01
0.5 м	0.04	0.08	4.84	6.00	16.5	1.64	1.88	2.16	2.48	6.00
	0.02	0.06	0.90	2.28	5.20	1.08	3.14	2.68	1.66	5.32

Это указывает на то, что часть личинок мигрировала вместе с отступающей водой.

Для определения способности личинок к активной миграции были поставлены эксперименты, которые описаны выше. Эксперименты проводились в основном с личинками четвертой стадии. В опытах использовали следующие виды: *Cladotanytarsus mancus*, *Polypedium bicrenatum*, *P. nubeculosum*, *Cryptochironomus defectus* и *Stictochironomus rosenscholdi*. Личинки *Cladotanytarsus mancus* и *Polypedium bicrenatum* не перемещались из верхней части сосуда ни при понижении уровня, ни в контроле. Наиболее активно перемещались в нижнюю часть емкости, причем как при понижающемся уровне, так и в контроле, личинки *Cryptochironomus defectus*, но при понижении уровня миграция была несколько активной. Личинки *Polypedium nubeculosum* и *Stictochironomus rosenscholdi* при понижении уровня образовывали два пика численности в верхней и нижней части емкости. Численность *Stictochironomus rosenscholdi* в нижней части емкости составляла одну треть от числа личинок выпущенных в опыте. В контроле личинки обоих видов, имея пик численности в верхней части емкости, распределялись также и по всему остальному грунту.

Таким образом, не все виды личинок активно перемещаются при понижении уровня воды. Численность же личинок этих видов в пробах, отобранных на осушенном грунте, в водохранилище ниже, чем в пробах под урезом и на глубине 0.5 м. Можно предположить, что это связано с их пассивной миграцией, вызываемой прибоем, который смывает расположенные на поверхности домики личинок хирономид и переносит их на более глубокое место.

Оказавшиеся в осушенном грунте личинки хирономид, по мере того как грунт теряет влагу, гибнут. Проведенные опыты по содержанию личинок во влажном, постепенно подсыхающем песке, а также пробы, взятые на грунте, который обсох некоторое время назад, показали, что отдельные особи личинок видов *Polypedium bicrenatum*, *P. nubeculosum*, *Cryptochironomus defectus*, *Dicrotendipes pulsus* и некоторых других, способны от полутора до трех с половиной недель находиться во влажном грунте. Однако большая часть личинок гибнет. Ко времени окончания эксперимента через полторы недели было обнаружено 9-18% живых личинок, а через три недели 5-12% от числа выпущенных. Эксперименты также показали, что готовые к окукливанию личинки в первые 2-3 дня, находясь во влажном грунте, могут вылететь.

Таким образом, понижение уровня воды в водохранилище приводит:

- к появлению в полосе уреза видов, не свойственных для этой зоны;

- к повышению плотности населения личинок хирономид в зоне прибрежья за счет миграции значительной их части с осушаемой территории вместе с отступающей водой;

- к постепенной гибели большинства личинок, оставшихся на обсохшем грунте;

- к гибели части кладок хирономид прибрежной зоны, откладываемых ими в непосредственной близости от уреза воды.

Пассивная и активная миграция личинок хирономид, как ответная реакция на понижение уровня, позволяет сохраняться видовому разнообразию зоны прибрежья.

Э.И. Извекова*, А.А. Кузьминых*, С.Г. Николаев**

ХИРОНОМИДЫ НЕКОТОРЫХ МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА Р.ОКИ И ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИХ ЛИЧИНОК В КАЧЕСТВЕ ИНДИКАТОРОВ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

* Государственный университет, Москва

**Институт пресноводной аквакультуры, Москва

Поверхностные воды подвергаются очень сильному загрязнению как органическими, так и токсическими веществами. Особенно это касается малых рек Европейской части России, которые получают постоянную и сильную антропогенную нагрузку в виде сточных вод.

Хорошо известно, что гидробионты являются надежным индикатором степени загрязнения водоемов. Поскольку списки индикаторных организмов, опубликованные в последнее время, в большинстве своем разработаны для среднеевропейских стран ("Унифицированные методы...", 1977; Sladecek, 1973), применение их в условиях нашей страны часто весьма затруднительно, а во многих случаях совершенно невозможно из-за различий в фауне данных регионов.

Поэтому изучение фауны и разработка на ее основе системы индикаторных организмов, применимых в условиях нашей страны, стоит весьма остро. Фауна многих малых рек средней полосы России исследована недостаточно или не исследована вовсе, что затрудняет создание объективной системы индикаторов загрязнения.

Материал для настоящей работы был собран нами на притоках р. Оки: на реке Уперте и ее притоках (Тульская обл.) и реке Бабенке (Рязанская обл.). Материал собирался и обрабатывался стандартными методами.

В этих реках нами было обнаружено в общей сложности 153 вида и группы животных макробентоса, из которых 71 вид принадлежал к семейству *Chironomidae* (табл.).

Богатый видовой состав и высокая численность личинок хирономид представляют значительные удобства при использовании их в качестве биоиндикаторов, но данная группа исследована с этой точки зрения еще очень недостаточно.

Таблица

Видовой состав личинок хирономид некоторых малых рек бассейна р.Оки (р. Уперта - Уп., р. Кобылинка - Коб., р.Кузовка - Куз., руч. Товарково - Тов., руч. Красные Горки - К.Г., р. Бабенка - Баб.)

Вид	Тульская обл.					Ряз.обл.
	Уп.	Коб.	Куз.	Тов.	К.Г.	Баб.
1	2	3	4	5	6	7
<i>Micropsectra gr.praecox</i> (Mg.)	+	+	+			+
<i>Tanytarsus verraili</i> (Goet.)						+
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palm.	+					+
<i>P. quintuplex</i> Kief.						+
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	+					
<i>Chironomus anthracinus</i> Zetter.						+
<i>Ch. piger</i> Str.	+	+	+	+		
<i>Ch. plumosus</i> (L.)			+			
<i>Ch. melanescens</i> Keyl.	+					
<i>Ch. obtusidens</i> Gatgh.	+					
<i>Camptochironomus tentans</i> (Fabr.)			+			
<i>Einfeldia carbonaria</i> (Mg.)			+			
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kief.	+		+			
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kief.)						+
<i>Limnochironomus nervosus</i> (Staeg.)	+					
<i>Endochironomus tendens</i> (Fabr.)	+					
<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeg.)	+			+		
<i>G. glaucus</i> (Mg.)	+					
<i>G. gripekovi</i> Edw.	+					
<i>G. paripes</i> Edw.			+			
<i>Paratendipes albianus</i> (Mg.)	+		+	+	+	+
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)						+
<i>Polypedium nubeculosum</i> (Mg.)	+	+	+		+	+
<i>P. sp.</i> (Chironominae gen. N3 Lipina)						+
<i>P. tetracrenatum</i> Hirv.						+
<i>P. pedestre</i> (Mg.)						+
<i>P. convictum</i> (Walk.)	+					
<i>Pentapedium exectum</i> Kief.	+					
<i>P. sordens</i> (V.d.W.)	+					
<i>Parachironomus kuzini</i> Shil.	+					
<i>Diamesa insignipes</i> Kief.	+					
<i>Syndiamesa branickii</i> Now.	+		+		+	
<i>Brillia modesta</i> Mg.						+
<i>B. longifurca</i> Kief.						+

1	2	3	4	5	6	7
<i>Trissociadius potamophilus</i> (Tsh.)						+
<i>T. brevipalpis</i> Kief.						+
<i>Metriocnemus</i> sp.						+
<i>Prodiamesa olivacea</i> Mg.	+					+
<i>Orthocladius thienemanni</i> Kief.						+
<i>Paratrichocladus inserpens</i> (Wal.)						+
<i>P. inaequalis</i> Kief.	+		+	+	+	
<i>Limnophyes pusillus</i> Eaton						+
<i>L. prolongatus</i> Kief.			+		+	
<i>Rheocricotopus brunensis</i> (Goet.)						+
<i>Cricotopus bififormis</i> Edw.						+
<i>C. latidentatus</i> Tshern.			+			+
<i>C. bicinctus</i> Mg.	+	+	+	+	+	+
<i>C. gr. sylvestris</i> Fabr.	+		+			+
<i>C. algarum</i> Kief.	+					+
<i>Eukiefferiella alpestris</i> Goet.	+				+	+
<i>Eu. breviculcar</i> Kief.						+
<i>Eu. bavarica</i> Goet.						+
<i>Eu. cfr. similis</i> Zavr.						+
<i>Eu. longipes</i> Tshern.						+
<i>Eu. tshernovskii</i> Pankratova						+
<i>Eu. hospita</i> Edw.	+					+
<i>Eu. coerulescens</i> (Kief.)						+
<i>Eu. longicalcar</i> (Kief.)						+
<i>Thiemanniella flaviforceps</i> Kief.						+
<i>Corynoneura scutellata</i> Winner.						+
<i>Orthocladinae</i> gen. ? 1						
<i>Tshernovskiiella Zvereva</i>						+
<i>Procladius choreus</i> Mg.			+			+
<i>P. ferrugineus</i> Kief.						+
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabr.)	+			+		+
<i>Thienemannimyia</i> sp.						+
<i>Zavrellimyia</i> sp.						+
<i>Teimatopelopia</i> sp.						+
<i>Krenopelopia binotata</i> (Wied.)						+
<i>Ablabesmyia</i> sp.						+
<i>Tanypus punctipennis</i> Mg.	+					
<i>Clinotanypus nervosus</i> (Mg.)			+	+		
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> (Zet.)	+					
<i>Ablabesmyia</i> sp.						+

В таблицах индикаторных организмов приведены всего 9 видов хирономид (Унифицированные методы... 1977; Sladecsek 1973). Голубева (1985) выделила 22 вида, которые могут служить индикаторами вод различного качества для водоемов Нечерноземной зоны России. Нами были выделены еще несколько видов личинок хирономид-индикаторов, а также подтверждены данные по некоторым из ранее выделенных видов-индикаторов.

Хирономиды р. Уперты и ее притоков

Уперта является правым притоком р. Оки. Она протекает в направлении восток-запад по равнинной местности, представляющей собой лесостепь. Исследовался участок реки протяженностью около 25 км, а также ее притоки: р. Кузовка, р. Кобылинка, ручей из п. Товарково и ручей из д. Красные Горки в пределах Богородицкого района Тульской области.

В мае-июне 1993 г. были проведены качественные сборы макрозообентоса, при обработке которых обнаружено 76 видов и групп животных, из которых 40 видов принадлежало к семейству *Chironomidae*.

Было проведено сравнение качества воды в пяти точках по химическим и биологическим показателям. На сильнозагрязненных участках р. Уперты (БПК от 9 до 100, биотический индекс Вудивисса (БИБ -2) массовыми были личинки *Chironomus piger*. Постоянным спутником *Ch. piger* является *Glyptotendipes barbipes*, встреченный, однако, в значительно меньшем количестве. Он, наряду с предыдущим видом, может характеризовать полисапробные воды.

На α -мезосапробные (БПК-7, БИБ-3) и полисапробные воды указывали личинки *Psectrotanypus varius*, развивающиеся в некоторых местах в массе.

Личинки *Paratrichocladius inaequalis* характеризовали олиго- и β -мезосапробные участки рек, а *Diamesa insignipes* - ксено- и олигосапробные.

Хирономиды р. Бабенки

Река Бабенка является левым притоком р. Оки в районе г. Касимова, расположенного на северо-востоке Рязанской области.

Исследовался участок реки протяженностью около 7 км. На наиболее удаленном от устья участке река протекает в лесу. В остальной части река течет по широкому дну оврага, представляющему собой разнотравный луг.

Выбор данной реки был обусловлен тем, что на ней на расстоянии 2 км от устья расположены городские очистные сооружения, сток с которых сильно загрязняет реку в нижнем течении, в то время как выше очистных сооружений река чистая или незначительно загрязнена из-за выпаса скота.

Исследования проводились с июня по сентябрь 1994 г. Были собраны качественные и количественные пробы.

Всего нами обнаружено 124 вида и группы бентосных организмов, из которых к семейству *Chironomidae* принадлежало 49 видов (см. табл.).

Видовой и количественный состав личинок хирономид резко различался на двух исследованных участках реки. Так, на сильнозагрязненном участке ниже очистных сооружений в массе встречен *Ch. piger*, достигающий максимальной численности 202525 экз/кв.м и биомассы 312,5 г/кв.м. Этот вид, как показали наши исследования, а также исследования Соколовой и др. (1991), является характерным представителем полисапробных вод и может служить надежным их индикатором.

Для β - и α -мезосапробных вод в реке Бабенке были характерны *Procladius choreus*, *P. ferrugineus*, *Psectrotanypus varius* и *Ablabesmyia* sp.

Мы видим, что в реке Уперте *P. choreus* и *P. varius* обитали в более загрязненных водах, чем в реке Бабенке.

Это можно объяснить тем, что в разных реках существуют не учитываемые нами микроусловия, позволяющие выжить некоторым видам при значительном общем загрязнении потока.

Примером этому могут служить фитофильные личинки хирономид, которые в реке Уперте встречались в α -мезо- и полисапробных водах, а для реки Бабенки и по данным Голубевой (1985) они служат хорошими индикаторами β -мезо- и даже олигосапробности. Это такие виды, как *Cricotopus bicinctus*, *C. algarum*, *C. sylvestris*, *C. latidentatus*, *Eukiefferiella hospita*, *Eu. alpestris*, *Eu. breviculcar*, *Eu. longiculcar*, *Eu. longipes*, *Eu. bavarica*, *Eu. coerulescens*, а также минеры *Glyptotendipes gripekoveni* и *G. glaucus*. Они могут встречаться в водах различной степени чистоты, так как мощные заросли сосудистых водных растений и скопления нитчатых водорослей создают насыщенный кислородом достаточно изолированный от внешней среды биотоп, представляющий собой "островок выживания" гидробионтов.

Точно так же гораздо богаче видовой состав перекатов, на которых быстрое течение и большое количество кислорода, чем видовой состав

участков со спокойным течением. Поэтому реальное загрязнение реки показывают сообщества, живущие на спокойном течении. Эти же наблюдения подтверждают исследования Циммермана (цит. по: Макрушин, 1974).

Характерными представителями олиго- и β -сапробных участков реки были личинки *Chironomus anthracinus*, *Brillia modesta*, *B. longifurca*, *Procladius olivacea*. Первый из этих видов населяет заиленный песок на участках русла с медленным течением (0,05-0,10 м/с) и достигает максимальной численности 6650 экз/кв.м и биомассы 11,25 г/кв.м. Остальные три вида найдены практически на всех станциях независимо от типа грунта и течения и достигают численности 250 экз/кв.м, 400 экз/кв.м, 3575 экз/кв.м и биомассы 0,14 г/кв.м, 0,34 г/кв.м, 2,70 г/кв.м, соответственно.

На самом чистом участке реки, в олигосапробной зоне, были обнаружены личинки *Orthocladinae* gen.?1 *Tshernovskiiella* (численность 2450 экз/кв.м и биомасса 0,08 г/кв.м).

Итак, согласно нашим данным в список индикаторов сапробности дополнительно могут быть включены: *Chironomus piger* и *Glyptotendipes barbipes* - полисапробы, *Ch. anthracinus*, *Brillia modesta* и *B. longifurca* - β -мезосапробы, *Diamesa insignipens* и *Orthocladinae* gen.?1 *Tshernovskiiella* - олигосапробы.

ЛИТЕРАТУРА

Голубева Г.В. 1985. Хиროномиды малых рек Нечерноземной зоны РСФСР и их использование в индикации качества воды // Автореф. канд. дисс. М. 22 с.

Макрушин А.В. 1974. Возможности и роль биологического анализа в оценке степени загрязнения водоемов // Гидробиол. журн. Т.10. N 2. С.98-104.

Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Палий А.В. 1991. Особенности биологии *Chironomus piger* Str. (Diptera, Chironomidae) и его роль в процессах самоочищения // Тез. докл. 6 съезда Всесоюз. гидробиол. общ. (8-11 октября 1991 года). Мурманск. С.158-159.

Унифицированные методы исследования качества вод. 1977. М. СЭВ. Ч.3. Индикаторы сапробности. 92 с.

Sladeczek V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol. N3. 218 p.

Э.И. Извекова

ХИРОНОМИДЫ НЕКОТОРЫХ КУБАНСКИХ ЛИМАНОВ АХТАРСКО-ГРИВЕНСКОЙ ГРУППЫ

Государственный университет, Москва

Исследования бентоса проводили в весенне-летний период 1993 года в водоемах Пригивеской группы Ахтарско-Гривенских лиманов: в русловых лиманах Пригивеском (площадь 800 га) и Рясном (2300 га), в соединяющем их обводном канале и в изолированном лимане Пиманиевском (350 га). Все обследованные лиманы мелководны (глубина не более 1,6 м). Глубина канала - до 2,7 м. Гидрологический режим зависит от стока речной воды, от поступления вод с рисовых чеков, от притока морской воды через гирла при нагонных ветрах. Соленость по хлору в период наших исследований в Пиманиевском лимане была 0,90 ‰, в остальных колебалась в пределах 0,08 - 0,18 ‰. Прозрачность в л. Пиманиевском была 20-40 см, в Рясном - до 160 см. Участки с высокой прозрачностью в л. Рясном покрыты зарослями хары. Реакция воды - слабощелочная (pH - 7,3-7,5). Прогрев воды летом до 26-27° С. Кислородный режим благоприятный (Александрова и др., 1994). В составе бентоса отмечено 37 видов и форм животных, из них 22 вида - хирономиды: *Cladotanytarsus mancus*, *Paratanytarsus lauterborni*, *P. confusus*, *Cryptochironomus ex gr. defectus*, *Cryptotendipes nigronitens*, *Cryptocladopeima viridula*, *Leptochironomus tener*, *Glyptotendipes barbipes*, *Chironomus f.l. semireductus*, *Ch. f.l. plumosus*, *Polypedilum nubeculosum*, *P. scalaenum*, *Dicrotendipes nervosus*, *Tanytus kraatzii*, *T. punctipennis*, *T. villipennis*, *Procladius ferrugineus*, *P. nigriventris*, *Parakiefferiella bathophila*, *Cricotopus sylvestris*, *Psectrocladius sp.*, *Synorthocladius semivirens*. Наибольшее количество видов было в лиманах Пиманиевском и Рясном. Распределение численности и биомассы личинок хирономид по биотопам (прибрежные заросли и открытая вода) в течение мая-августа в л. Пиманиевском представлено в таблице.

Численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) личинок хирономид в лимане Пиманиевском в 1993 г.

Месяцы	май				июнь		июль-август			
Биотопы	прибрежн.		открыт.		прибрежн.		прибрежн.		открыт.	
	заросли		вода		заросли		заросли		вода	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
мирные	27	0.12	360	1.72	780	3.04	90	0.20	200	1.15
хищные	-	-	160	0.21	460	0.66	40	0.03	290	3.05

Общая численность и биомасса бентоса примерно соответствовали тем величинам, которые приводил Харин (1951) для этого типа лиманов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Е.Н., Извекова Э.И., Сахарова М.И., Алимов И.А. 1994. Эффективное использование ресурсов лиманных водоемов // Рыбоводство и рыболовство. № 4. С. 13-16.

Харин Н.Н. 1951. Зообентос и зоопланктон кубанских лиманов и их изменения при опреснении лиманов // Тр. АзЧерНИРО. Т.15. С. 299-312.

В. Ф. Шуйский*, И. И. Евдокимов**

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА МНОГОФАКТОРНОГО ЛИМИТИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА

* Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург;

** Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова, Санкт-Петербург.

Как известно, сообщества макрозообентоса (макрозообентоценозы) являются удобными объектами для биоиндикации внешних воздействий на гидрозкосистему. По сравнению с другими сообществами, макрозообентоценозы отличаются наиболее локальными и наименее динамичными структурно-функциональными характеристиками. Поэтому все существенные воздействия на экосистему водоема (или на его отдельные биотопы) отражаются на структуре и функционировании бентоценозов, надолго определяя их особенности. Это позволяет получать информацию о состоянии экосистемы и испытываемых ею воздействиях, интерпретируя наблюдаемые характеристики бентоса. Однако простое сопоставление результатов биоиндикации и изучения абиотических условий далеко не всегда дает возможность выделить и количественно изучить факторы, влияющие на экосистему и лимитирующие биоту. Очевидно, что проще всего сделать это, когда на бентос воздействует, преимущественно, какой-то один внешний фактор, легко поддающийся идентификации. В таком случае знание зависимости параметров бентоценозов от значений данного фактора может быть вполне обоснованно использовано для определения степени действия фактора на экосистему по состоянию бентоса. Подобные закономерности установлены для ряда антропогенных факторов и широко используются при биоиндикации их действия на гидрозкосистемы (так, например, органическое загрязнение оценивается по состоянию бентоса с помощью различных модификаций шкалы сапробности).

Однако в подавляющем большинстве случаев гидрозкосистемы испытывают значительно более сложные, многофакторные антропогенные воздействия. При этом выделение и количественное сравнительное изучение лимитирующих факторов является сложной задачей.

тирующих факторов вызывает серьезные затруднения. Дело в том, что многие факторы влияют на бентос синергично, т.е. взаимодействуя друг с другом. Этот важный эффект обычно не удается удовлетворительно учесть даже с использованием современных методов математического анализа. Часто синергичность факторов просто пренебрегают, рассматривая действие лимитирующих факторов по отдельности. Иногда синергичность учитывается формально и совершенно небоснованно - а priori отождествляется с аддитивностью для всех взаимодействующих факторов (как, например, при суммировании долей ПДК токсикантов для расчета комбинированных индексов загрязнения). При использовании методов многомерного анализа можно косвенно судить о синергичности по долям варибельности, привносимой сопряженным действием факторов. Однако все это не дает возможности количественно учитывать реальный эффект синергизма при сложных воздействиях на экосистемы. Соответственно, не удается и адекватно оценивать, нормировать и регулировать многофакторные антропогенные воздействия на гидроэкосистемы, поскольку взаимодействие факторов, как известно, весьма существенно влияет на результирующее лимитирование биоты, а иногда и детерминирует результат. Предлагаемый нами способ позволяет решать указанные проблемы, поскольку предусматривает количественную оценку как результирующего многофакторного лимитирования бентоса, так и роли отдельных лимитирующих факторов с учетом реальной синергичности каждого из них.

Наиболее целесообразно оценивать воздействие на любую биосистему (в частности, экосистему, биоту или сообщество) в сравнительном аспекте, сопоставляя состояние объекта исследования в условиях данного воздействия и вне его. Для оценки антропогенного или иного внешнего воздействия на бентоценоз следовало бы сравнивать состояние последнего в условиях изучаемого влияния и в естественных условиях (где действие всех природных факторов среды полностью идентично, а экзогенные факторы, создающие изучаемое влияние, вообще отсутствуют). Однако почти все современные пресноводные гидроэкосистемы испытывают более или менее выраженные антропогенные преобразования. Поэтому при изучении антропогенных воздействий на природные водоемы и их отдельные биотопы редко удается выбрать достаточно естественные условия для того, чтобы судить об общем уровне антропогенной наружки непосредственно по результатам сравнительного натурного исследования.

Более реально сопоставление состояния бентоса в условиях влияния каких-либо конкретных факторов и вне досягаемости их воздействия. Если

природные свойства биотопа в обеих ситуациях достаточно сходны, такое сравнение позволяет оценить влияние изучаемых факторов на бентос на общем фоне антропогенного воздействия, свойственного изучаемому биотопу. По отношению к условиям какого-либо изучаемого воздействия на бентоценоз будем считать "фоновыми" такие условия, которые практически идентичны первым, но исключают само изучаемое воздействие. По-видимому, условия могут считаться фоновыми, если: все факторы, создающие изучаемое воздействие на бентоценоз, здесь отсутствуют или не являются лимитирующими; ни один из остальных факторов среды не лимитирует бентоценоз в большей степени, чем в зоне воздействия; естественные свойства биотопа идентичны таковым в зоне воздействия. Состояние бентоценоза, соответствующее фоновым условиям, назовем "фоновым состоянием бентоценоза". Учитывая объем настоящей публикации, ограничимся здесь рассмотрением простейшей ситуации, когда изучаемое многофакторное воздействие локализовано и фоновое состояние бентоценоза может быть изучено непосредственно в природных условиях.

Критерием сохранения устойчивости бентоценоза к воздействию является сохранение его видового состава, характерное для фонового состояния. Судить о сохранении (или изменении) видового состава целесообразно по наличию (или отсутствию) только тех видов, популяционная плотность которых (усредненная за репрезентативный период времени) в фоновых условиях отличалась от нуля с выбранным уровнем достоверности. Такие виды определяются нами как "существенные". Совокупность существенных видов составляет "качественную специфичность" сообщества. Будем считать, что пока в сообществе сохраняются все существенные виды, свойственные фоновым условиям, его качественная специфичность неизменна (с заданным уровнем достоверности). Способность бентоценоза сохранять свою качественную специфичность в условиях внешнего воздействия определяется нами как "устойчивость макрозообентоценоза к воздействию". Исчезновение любого из существенных видов расценивается как достоверное изменение видового состава, потеря качественной специфичности бентоценоза и, следовательно, как потеря устойчивости бентоценоза к воздействию. Ясно, что потеря каждого существенного вида равнозначна возникновению нового сообщества с другим (обедненным) видовым составом и с иной качественной специфичностью.

Для каждого из взаимодействующих факторов X (X_1) устанавливаются границы "оптимального", "субоптимального" и "толерантного" для бентоценоза диапазонов значений. Верхней границей оптимального диапазона

$(X_{1 \text{ opt}})$ является наибольшее из всех факторных значений, минимальное приращение которых не вызывает потери устойчивости сообщества при любом сочетании постоянных значений остальных факторов, не вызывающем потерю устойчивости. Верхней границей субоптимального диапазона $(X_{1 \text{ tol}})$ является максимальное из факторных значений, при которых устойчивость сообщества может сохраняться. (Ясно, что граница субоптимального диапазона может быть точно определена только при оптимальных значениях остальных факторов, когда устойчивость сообщества к данному фактору максимальна). Нижней границей субоптимального диапазона является верхняя граница оптимального диапазона $(X_{1 \text{ opt}})$. Значения каждого i -го лимитирующего фактора в j -ой ситуации (пространство, время) (X_{1j}) нормируются относительно субоптимального диапазона:

$$X_{1j} = (X_{1j} - X_{1 \text{ opt}}) / (X_{1 \text{ tol}} - X_{1 \text{ opt}}). \quad (1)$$

Нормированное значение фактора показывает его отклонение от оптимального диапазона в долях от субоптимального диапазона, - т.е. в долях от минимального отклонения, вызывающего потерю устойчивости при оптимальных значениях прочих факторов.

Рассмотрим лимитирование бентоценоза n факторами, значения которых выходят за пределы оптимальных диапазонов. Все сочетания значений этих факторов, обеспечивающие сохранение устойчивости бентоценоза, образуют в n -мерном факторном пространстве "область сохранения устойчивости бентоценоза". Она может быть ограничена n -мерной поверхностью, описываемой уравнением:

$$\sum_{i=1}^n X_{1j}^{Z_i} = 1. \quad (2)$$

где Z_i - параметры уравнения, отражающие синергичность каждого из факторов. Значение Z для каждого i -го фактора постоянно и может быть равно любому числу от нуля до бесконечности - в зависимости от того, насколько сильно соответствующий фактор взаимодействует с остальными. Если действие фактора X_1 практически не усиливает действия других факторов, значение Z_1 стремится к бесконечности. Если действие фактора максимально усиливает лимитирование бентоценоза другими факторами, значение Z стремится к нулю. Возможны также все промежуточные значения Z . Например, если действие фактора действительно аддитивно, то его вклад

в лимитирование бентоценоза пропорционален значению X_{1j} , а значение Z равно 1. Очевидно, что форма n -мерной области сохранения устойчивости будет определяться соотношением значений Z_1 всех n лимитирующих факторов.

Соответственно, область сохранения устойчивости бентоценоза может быть описана неравенством:

$$\sum_{j=1}^n X_{1j} Z_1 < 1 \quad (3)$$

При изучении реальных ситуаций многофакторного лимитирования бентоценов гидрозкосистем различного типа (малые озера, водоемы-охладители ГРЭС, лососевые реки) выяснилось, что значения Z_1 для каждого из n лимитирующих факторов могут быть с приемлемой точностью рассчитаны методом наименьших квадратов, если для достаточного количества ситуаций повышенного риска потери устойчивости известны координаты в n -мерном гиперпространстве. Сочетания значений n факторов, соответствующие ситуациям повышенного риска потери устойчивости, располагаются на поверхности n -мерной области сохранения устойчивости, описываемой уравнением (2), или вблизи этой поверхности. Расчет значений Z_1 при изучении многофакторного лимитирования бентоценозов проводился нами при помощи пакета MS-Excel 5.0 путем поиска минимума функции n переменных:

$$f(z_1, \dots, z_n) = \sum_{j=1}^k \left((1 - \sum_{i=1}^n X_{ij} z_i)^2 \right)^{-2} \quad (4)$$

Поиск минимума приведенной функции осуществлялся методами Ньютона и Градиентного спуска. Для реальных ситуаций многофакторного лимитирования бентоценозов оба метода давали одинаковую оценку Z , значения которых переставало меняться в пятом знаке не позднее, чем после 16-й итерации. Следовательно, оба метода достаточно эффективны и могут успешно применяться для анализа многофакторного лимитирования бентоса.

Как показано выше, теоретически значения показателей синергичности экологических факторов Z могут варьировать от нуля до бесконечности. Реальные значения Z , установленные нами для бентоценозов континентальных водоемов по ряду экологических факторов, варьируют в значительно более узком диапазоне. Сильней аддитивной ($Z < 1$) оказалась си-

нергичность следующих факторов: гипоксия - $Z=0.41$, фенолы - $Z=0.76$, органическое загрязнение воды и грунта, оцениваемое по ХПК - $Z=0.78-0.85$. Слабей аддитивной ($Z>1$) оказалась синергичность следующих факторов: нефтяное загрязнение - $Z=2.59$, термификация (ГРЭС) - $Z=3.46$, повышенное содержание аммония - $Z=4.66$. Полученные результаты хорошо соответствуют имеющимся представлениям о лимитировании биоты экологическими факторами: так, лимитирующее действие экофакторов наиболее существенно усиливалось гипоксией (что хорошо известно гидроэкологам на качественном уровне), наименее существенно - повышенным содержанием в воде аммония (к присутствию которого в меньших концентрациях бентонты адаптированы). Весьма важно, что указанные довольно сходные значения показателя синергичности органического загрязнения получены при изучении бентоценозов совершенно различных водоемов - лососевой реки Паша (Ленинградская область, олигобетамезосапробный водоем) и водоема-охладителя Рязанской ГРЭС (Рязанская область, альфа-мезосапробный-полисапробный водоем). Это позволяет предположить относительное постоянство синергичности факторов в значительном диапазоне их значений, что существенно увеличило бы прогностическую ценность метода.

Результатирующее многофакторное воздействие на бентоценоз может быть оценено показателем y_j , выраженным в долях от такого воздействия этих же взаимодействующих факторов на данный бентоценоз, которое вызывает потерю его устойчивости. Значение y_j рассчитывается по уравнению:

$$\sum_{i=1}^n (x_{ij}/y_j)^{Z_i} = 1 \quad \backslash \quad (5)$$

Если $0 < y_j < 1$, бентоценоз сохраняет "запас прочности" к воздействию. Если значение y_j приближается к 1, устойчивость еще сохраняется, но запас прочности бентоценоза к воздействию почти израсходован, что можно трактовать как "ситуацию повышенного риска". Если $y_j = 1$, запас прочности исчерпан, и происходит потеря устойчивости бентоценоза. Если $y_j > 1$, устойчивость потеряна, и значение y_j показывает, во сколько раз превышен запас прочности бентоценоза к данному воздействию. Наконец, если расчетное значение y_j еще не достигло 1 ($y_j < 1$), но устойчивость бентоценоза уже потеряна, это означает, что остался неучтенным какой-то локальный лимитирующий фактор. Показатель y_j может использоваться для биоиндикации гидроэкосистем и отдельных биотопов.

для простой и удобной интерпретации баз лимнологических данных, для экологического картирования водоемов, для выявления зон экологического риска, для прогнозирования антропогенных изменений экосистем. При регуляции антропогенной многофакторной нагрузки на гидроэкосистемы удобно подбирать значения отдельных факторов так, чтобы результирующее воздействие не превышало заданного уровня y_j , руководствуясь соблюдением условия:

$$\sum_{i=1}^n (x_{ij}/y_j)^{z_i} < 1 \quad (6)$$

В частности, ориентируясь на сохранение устойчивости бентоценозов к результирующему воздействию, следует принять $y_j = 1$. В этом случае условие, ограничивающее многофакторную нагрузку на экосистему, таково:

$$\sum_{i=1}^n x_{ij}^{z_i} < 1 \quad (7)$$

В.Ф. Шуйский

**ВЫБОР АДЕКВАТНОГО ПОКАЗАТЕЛЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПРИ
ИЗУЧЕНИИ ЕЕ ВЛИЯНИЯ НА СКОРОСТЬ ПРОДУЦИРОВАНИЯ
ЛИЧИНОЧНЫХ ПСЕВДОПОПУЛЯЦИЙ ХИРОНОМИД**

*Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург*

При количественном изучении гидрозкосистемы широко используется прием аппроксимации связей между ее различными абиотическими и биотическими характеристиками. Для этого используются уравнения ("функции отклика"), передающие характер установленной зависимости. О силе зависимости судят по величине соответствующих статистических показателей (коэффициентов корреляции, множественной корреляции, прямого корреляционного отношения, относительных величин ошибок средних значений параметров уравнения, и т.д.). Однако значения этих показателей определяются не только выраженностью изучаемой связи, но и соответствием выбранного способа описания зависимости ее истинному характеру. Для того, чтобы правильно оценить степень зависимости изучаемых показателей, необходимо, прежде всего, обеспечить максимальную адекватность ее аппроксимации. В настоящей публикации рассматривается способ увеличения точности количественного описания зависимости скорости продуцирования личиночной псевдопопуляции хирономид от первичной продукции за счет выбора наиболее адекватного показателя трофического лимитирования.

Данные о трофическом лимитировании личиночных псевдопопуляций хирономид получены при изучении бентоса литорали экспериментальных удобряемых озер ГосНИОРХ в 1984-1987 гг. Эти водоемы относятся к категории малых лесных ультрапресных озер руслового происхождения (бассейн р. Велюй) и расположены в Пустошкинском районе Псковской области. В литорали преобладали биотопы с незначительным зарастанием высшей водной растительностью, с илистыми и песчаными грунтами. Основным источником органического вещества в экосистемах изучавшихся озер является продуцирование фитопланктона; в сравнении с ним роль поступления автохтонных органических веществ и продуцирования фитобентоса была сравнитель-

но невелика (Мещерякова, 1987). Поэтому трофическая обеспеченность хирономид оценивалась нами при изучении этих водоемов по различным показателям чистой первичной продукции планктона.

Исследования велись в литорали озер, где лимитирование бентоса абиотическими факторами было минимальным и трофическое лимитирование являлось одним из императивных факторов. Влияние первичной продукции на скорость продуцирования рассматривается на примере личиночных псевдопопуляций хирономид с фильтрационным типом питания (*Endochironomus albipennis* (Mg.), *Glyptotendipes gripekoventi* K.) и фитодефитофагов-собирателей (*Pentapedilum sordens* (V. d. Wulp.) и *Microtendipes pedellus* (De Geer). Гидроэкологические съемки проводились регулярно, с интервалом 7 суток. Значения скорости продуцирования личиночной псевдопопуляции хирономид приводились к стандартным температурным условиям (20° C) путем коррекции значений скоростей роста личинок (Балушкина, 1987), устанавливаемых эмпирически (Шуйский, 1993).

При количественном изучении закономерностей трофического лимитирования личиночных псевдопопуляций хирономид выяснилось, что традиционные способы оценки трофической обеспеченности гидробионтов с использованием значений первичной продукции недостаточно эффективны, поскольку имеют два следующих основных недостатка.

Во-первых, как правило, оценка трофических условий по уровню первичной продукции производится по совокупному ее значению, определяемому экспериментально. Однако этот показатель не отражает реальной доступности производимого органического вещества для консументов. Ясно, что одна и та же величина первичной продукции, созданной, в основном, одноклеточными мелкими водорослями или несъедобными крупными колониальными цианеями, соответствует совершенно различной трофической обеспеченности беспозвоночных-альгофагов. Поэтому в дальнейших расчетах использованы только данные об озерах, где путем ритмичного введения минеральных биогенных соединений искусственно поддерживалось стабильное выраженное доминирование в фитопланктоне мелких одноклеточных водорослей с максимальным размером клетки не более 40 мкм (не менее 95% биомассы фитопланктона). При этом практически вся первичная продукция планктона оказывалась доступной хирономидам, что позволяет пренебречь учетом изменений доступности фитопланктона и облегчает задачу выбора оптимального показателя первичной продукции.

Во-вторых, при сравнении биотических характеристик с обусловившим их уровнем первичной продукции практически игнорируются особенности

процесса постепенного становления этих характеристик под воздействием флуктуирующего ресурса, хотя именно эти особенности и определяют характер изучаемой зависимости. Так, в качестве меры трофической обеспеченности консументов традиционно используются следующие показатели первичной продукции, сравниваемые с какими-либо биотическими характеристиками:

1) мгновенные значения первичной продукции, синхронные значениям изучаемой биотической характеристики;

2) мгновенные значения первичной продукции, опережающие значения изучаемой характеристики на некоторый период времени, устанавливаемый по наиболее сильному проявлению кросс-корреляции;

3) значения первичной продукции, усредненные за некоторые стандартные периоды времени, предшествующие моментам определения биотической характеристики.

Все эти подходы неявно базируются на совершенно невероятных допущениях (нумерация сроотвествует приведенной выше):

1) процесс детерминации значений биотической характеристики трофическими условиями происходит мгновенно и без латентного периода;

2) процесс детерминации значений биотической характеристики трофическими условиями происходит мгновенно, но влияние проявляется после некоторого, стандартного латентного периода;

3) процесс детерминации значений биотической характеристики трофическими условиями происходит в течение некоторых стандартных предшествующих периодов времени, причем степень влияния трофических условий на итоговое значение изучаемой характеристики в течение каждого такого периода постоянна.

Ясно, что любое из этих предположений, будучи положено в основу количественного описания влияния первичной продукции на скорость продуцирования псевдопопуляции хирономид, дает искаженные представления об истинном характере изучаемой зависимости и приводит к недооценке ее реального проявления. Ведь каждое значение скорости продуцирования псевдопопуляции, зарегистрированное исследователем, на самом деле детерминировалось в течение некоторого предшествующего периода времени, испытывая влияние флуктуирующих условий среды - в том числе и трофических. При этом, по всей вероятности, в течение данного периода времени изменялись не только сами трофические условия, но и степень их влияния на становление наблюдаемого значения скорости продуцирования псевдопопуляции. Поэтому при количественном изучении зависимости ско-

рости продуцирования псевдопопуляций от первичной продукции последняя оценивалась нами с помощью специально разработанного, "гибкого" показателя, структура которого минимизирует указанные недостатки и легко может приводиться в максимальное соответствие реальному характеру воздействия.

Назовем период времени (предшествующий любому из моментов определения скорости продуцирования псевдопопуляции), в течение которого трофические условия существенно влияют на процес становления этого значения скорости продуцирования, "периодом реакции". Примем, что в течение искомого периода реакции значение скорости продуцирования псевдопопуляции определяется практически полностью - на 95%. Введем показатель, позволяющий сравнивать степень влияния первичной продукции на скорость продуцирования псевдопопуляции в различные интервалы времени, принадлежащие искомому периоду реакции - "коэффициент влиятельности" (KB). Соответственно определению периода реакции, KB может варьировать от 0 до 0.95. Так, если в какой-либо интервал времени (принадлежащий периоду реакции) происходит основное влияние трофических условий на значение скорости продуцирования псевдопопуляции, то KB, характеризующий данный интервал, стремится к максимальному значению 0.95. Наоборот, если в какой-либо интервал времени (принадлежащий периоду реакции) трофические условия почти не влияют на значение скорости продуцирования псевдопопуляции, то KB, характеризующий данный интервал, стремится к нулю. Наиболее удобно и целесообразно сравнивать значения KB, характеризующие стандартные временные интервалы, равные интервалу между регулярными гидробиологическими съемками - натурными определениями значений первичной продукции планктона и скорости продуцирования личиночных псевдопопуляций хирономид. В этом случае для n интервалов, составляющих период реакции, справедливо уравнение

$$\sum_{i=1}^n KB_i = 0.95 \quad (1)$$

При этом оптимальный показатель первичной продукции, наиболее пригодный для выявления и количественного описания зависимости скорости продуцирования псевдопопуляции от обеспечивших ее трофических условий $\langle PP \rangle$, имеет структуру

$$\langle PP \rangle = \sum_{i=1}^n (PP_i * KB_i) \quad (2)$$

где n — PP_i — значения первичной продукции, усредненные за i -е интервалы времени, принадлежащие периоду реакции. Критерием адекватности любого предположения о продолжительности периода реакции и распределении KB_i по периоду реакции является достигаемая при таком предположении точность описания зависимости, оцениваемая с использованием вышеупомянутых статистических показателей. Время наибольшего влияния легко определить методом кросс-корреляционного анализа. Далее сравнивается точность описания зависимости значений скорости продуцирования псевдопопуляций от значений показателя $\langle PP \rangle$ во всех его модификациях, соответствующих всем возможным сочетаниям продолжительности периода реакции и распределения значений KB_i по интервалам, составляющим данный период реакции. Для обеспечения удовлетворительной чувствительности метода достаточно варьировать продолжительность периода реакции с шагом, равным интервалу между наблюдениями, значения KB_i с шагом, равным 0.05, с соблюдением условия (1). Наиболее точное описание зависимости соответствует наиболее адекватной модификации показателя $\langle PP \rangle$, в наибольшей мере соответствующей истинной продолжительности периода реакции и ретроспекции влияния первичной продукции на становление значения скорости продуцирования псевдопопуляции.

При изучении трофического лимитирования личиночных псевдопопуляций хирономид задача упрощается тем, что известен вид уравнения, с помощью которого можно с приемлемой точностью описать зависимость скорости продуцирования псевдопопуляции от искомого оптимального показателя первичной продукции. Ранее нами установлено, что зависимость скорости продуцирования личиночной псевдопопуляции хирономид (приведенной к стандартным температурным условиям 20° C) от различных показателей первичной продукции планктона может быть хорошо аппроксимирована уравнением степенной функции (разумеется, если указанная зависимость проявляется достаточно четко и не завуалирована действием других лимитирующих факторов) (Шуйский, 1994). В качестве функции отклика при этом используются значения мгновенной скорости продуцирования псевдопопуляции, определяемые в любой из моментов наблюдения. В качестве аргумента используются все модификации показателя $\langle PP \rangle$, соответствующие различным сочетаниям предполагаемой продолжительности периода реакции (от 0

до 10 интервалов между наблюдениями; шаг - 1 интервал, т.е. 7 суток) и распределения значений KB_1 по интервалам, составляющим предполагаемый период реакции (от 0.00 до 0.95; шаг - 0.05).

Полученные результаты частично представлены в таблице. Для сравнения здесь приведены максимальные из всех значений коэффициентов корреляции, полученных при изучении личиночных псевдопопуляций хирономид в экспериментальных озерах с использованием в качестве аргумента только четырех обсуждавшихся выше показателей первичной продукции:

1. рассчитанных как средние арифметические за период реакции - PP_1 ,
2. мгновенных значений первичной продукции, синхронных значениям скорости продуцирования псевдопопуляции - PP_2 ;
3. мгновенных значений первичной продукции, опережающих значения скорости продуцирования псевдопопуляции (срок запаздывания соответствует наиболее сильной кросс-корреляции) - PP_3 ;
4. рассчитанных по уравнению (1) - $\langle PP \rangle$.

Таблица

Коэффициенты корреляции скорости продуцирования личиночных псевдопопуляций хирономид и альтернативных показателей первичной продукции и распределение значений KB_1 в пределах предполагаемого периода реакции.

Виды сообществ	Корреляция				Распределение KB_1 : 1-						
	PP_1	PP_2	PP_3	$\langle PP \rangle$	1	2	3	4	5	6	7
<i>E. albipennis</i>	0.71	0.80	0.81	0.86	0.85	0.10					
<i>G. gripekoveni</i>	0.30	0.70	0.72	0.83	0.90	0.05					
Сообщество хирономид-фильтраторов (7 видов)	0.36	0.82	0.84	0.90	0.70	0.15	0.10				
<i>P. sordens</i>	0.41	0.12	0.61	0.64	0.05	0.15	0.20	0.25	0.20	0.10	
<i>M. pedellus</i>	0.55	0.17	0.29	0.60	0.05	0.10	0.15	0.15	0.20	0.25	0.05

Таким образом, использование показателя <PP> обеспечивает наибольшую чувствительность метода выявления зависимости, по сравнению с использованием традиционных показателей. Ретроспекция распределения значений коэффициента влиятельности трофических условий КВ, соответствующая наибольшему проявлению корреляции, хорошо объясняется особенностями стратегии питания и размножения личинок (Шуйский, 1994). Применение показателя <PP> в качестве аргумента функций отклика при изучении трофического лимитирования позволяет добиться наиболее удовлетворительной аппроксимации зависимостей и наиболее адекватно оценить степень выраженности лимитирования, по сравнению с использованием традиционных показателей первичной продукции. По-видимому, показатель, рассчитываемый по уравнению (1), может быть успешно использован для выявления и описания любых причинно-следственных связей, если мгновенные значения первичной продукции заменить мгновенными значениями какого-либо иного изучаемого фактора.

ЛИТЕРАТУРА

- Мещерякова С.В. 1987. Соотношение продукции фитопланктона и высшей водной растительности в некоторых малых озерах Северо-Запада // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Вып. 265. С. 101-105
- Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л. 179 с.
- Шуйский В.Ф. 1993. Определение частных значений параметров уравнения зависимости скорости роста от массы тела личинок хирономид. Количественная оценка потребления макрозообентоса рыбами в озёрной литорали. Методические рекомендации. СПб. 40 с.
- Шуйский В.Ф. 1994. Влияние минеральных удобрений на макрозообентос литорали малых озёр Северо-Запада России. Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб. 25 с.

Т. Д. Зинченко*, М. С. Алексевнина**

ИЗМЕНЕНИЯ ХИРОНОМИДОФАУНЫ (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) В НИЗОВЬЯХ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ И В КАСПИЙСКОМ МОРЕ В СВЯЗИ С ПОДЪЕМОМ ЕГО УРОВНЯ

* Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти,
** Пермский университет, Пермь

Дельта реки Волга и Каспийское море представляют уникальную экосистему, в которой происходят масштабные изменения, вызванные в значительной степени многолетним объемом речного стока, поступающего в дельту и колебаниями уровня моря. В первой трети нашего века при понижении уровня моря ; уменьшении естественного стока Волги, а в дальнейшем - при продолжении снижения стока реки в связи с ростом водопотребления , а также его регулированием плотинами водохранилищ, образовались обширные мелководья, осушенные острова и произошло зарастание аван-дельты макрофитами. Амплитуда колебания уровня моря в текущем столетии составила 3.13 м, достигая минимальной отметки (-29.02м абс.) в 1977г. В конце 70-х годов началось повышение уровня моря. По данным гидромет-центра РФ средний уровень моря в 1994г достиг отметки -26.65м абс., превысив уровень 1977 г на 228 см.

Гидрологические и геоморфологические изменения, вызванные колеба-нием уровня Каспия, повлекли за собой преобразования экосистем водос-мов авандельты и нижней зоны дельты р. Волги, что нашло отражение в изменении состава и структуры донных сообществ, одним из важных эле-ментов которого являются личинки хирономид.

Фауна хирономид в водоемах дельты Волги и в Каспийском море дол-гое время специально не изучалась. Все немногочисленные исследования проводились в плане общего изучення кормовой базы рыб в отдельных во-доемах дельты и были проведены до начала 50-х годов, то есть до перио-да резких изменений, которые произошли в дельте Волги в связи с паде-нием уровня моря. Сведения о современной фауне хирономид дельты Волги и Каспия приобретают особую актуальность. Они продолжают оставаться интересными в связи с фрагментарностью настоящих исследований этого уникального региона.

В представленной статье авторами, на основании собственного материала и литературных данных по бентосу за последние годы, сделана попытка показать динамику хирономид, в водоемах авандельты и в Каспийском море на протяжении длительного периода исследований.

В островной зоне авандельты исследования проводились в 1967-1970 гг. и в 1983-1984 гг. на постоянных станциях в районе островов Ю.Зюев и Макаркин. Пробы бентоса отбирали дночерпателем Экмана-Берджа (1/40 кв.м) 1 раз в неделю весной и летом, 2-3 раза в месяц осенью и 1 раз в месяц - зимой. Было собрано 640 проб в 1967-1970 гг. и 150 - в 1983-1984 гг. Обработка собранного материала произведена с использованием стандартных методов, принятых в практике гидробиологических исследований. В Каспийском море материал был собран в его северной части в июне и в августе 1981-1984 гг., в средней и южной - в августе 1981 г. по стандартной сетке станций, принятой при проведении мониторинга в Каспийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства (г. Астрахань). Пробы бентоса отбирали с борта судна во время экспедиционных рейсов дночерпателем "Океан" - 50, с площадью захвата 0.1 кв.м. Содержимое дночерпателя промывали через сито из газа №14 и фиксировали в растворе 4% формалина. Отобранные сотрудниками КаспНИРХа пробы хирономид были любезно предоставлены нам для обработки В.Ф.Осадчих. Было обработано 105 образцов бентоса, из которых выбирали личинок хирономид для их дальнейшей обработки.

Для анализа многолетней динамики хирономид использовали литературные сведения, в которых присутствуют данные по динамике хирономид в составе общего бентоса, взятого по аналогичной методике и на тех же станциях (Биологическая продуктивность Каспийского моря, 1974; Фильчаков, 1994; Чуйков, 1995).

Авандельта

Фауна хирономид разных водоемов низовьев Волги мало отличается по своему видовому составу, но структура донных биоценозов и определяющие их виды-доминанты неодинаковы. Наиболее богата по числу видов хирономид авандельта, где зарегистрировано 62 вида хирономид. Наиболее массовыми являются *Polypedium nubeculosum* Mg., *Fleureia lacustris* Kieff., *Dicrotendipes nervosus* Staeg., *Cryptochironomus supplicans* Mg., *Procladius choreus* Mg., *Chironomus plumosus* L. Эти виды составляют около 90% от общей биомассы хирономид, из которых на долю *C. plumosus*,

F. lacustris, *P. nubeculosum* приходится 66% всей биомассы. По численности в фауне хирономид преобладают два вида *F. lacustris* и *P. nubeculosum*, составляя около 60% всего количества хирономид агандельты (табл. 1).

Таблица 1

Встречаемость, численность и биомасса хирономид в бентосе
авандельты (%) в 1967-1970 гг.

Хирономиды	Встречаемость	Численность	Биомасса
<i>Polypedium nubeculosum</i>	80	18.4	15.0
<i>Chironomus plumosus</i>	40	3.4	26.0
<i>Fleuria lacustris</i>	67	41.2	25.0
<i>Dicrotendipes nervosus</i>	52	8.0	2.0
<i>Cryptochironomus suppicans</i>	61	4.0	3.0
<i>Procladius choreus</i>	49	5.5	6.0
<i>Chironomus cingulatus</i>	20	1.2	5.0
<i>Camptochironomus tentans</i>	10	1.2	8.0
Всего массовых видов, экз.	8	82.9	90.0
Прочие виды, экз.	47	17.1	10.0
Биомасса, г/кв.м			3.7
Численность, экз./кв.м		2360.0	

В фауне хирономид авандельты можно отметить некоторую специфичность. Так, преобладающими являются пелофильные формы личинок хирономид, а на долю пелореофильного комплекса приходится незначительная часть. Большинство популяций испытывает значительные колебания численности в отдельные годы, но в целом годовая динамика хирономид носит периодический характер. В период низкого уровня Каспия в авандельте создаются благоприятные условия для развития хирономид и поэтому в 1967-70 гг отмечены многочисленные популяции личинок, обеспечивающие относительно высокую биомассу:

годы	1967	1968	1969	1970
экз./кв.м	1860	1700	3640	2265
г/кв.м	3.6	3.4	4.6	3.2

Как видно, биомасса хирономид не испытывает заметных изменений по годам и, очевидно, межгодовое перераспределение стока Волги не оказывает значительного влияния на характер развития хирономидофауны аванделты. Данные прошлых лет противоречивы, однако дают некоторое представление о состоянии хирономидофауны, необходимые нам для суждения о происшедших изменениях. Так, Бенинг (1924) отмечал бедность биотопа ила с растительностью, объясняя это "ничтожным количеством личинок хирономид в водоемах дельты". Идельсон (1941), исследуя водоемы ильменно-полойной системы в разных районах дельты, считает такое утверждение неверным. В ильменах, которыми изобилует дельта, личинки хирономид, по его данным, преобладали. Их численность в отдельных водоемах достигала 5261 экз/кв.м, а биомасса 80.8 г/кв.м. В.С. Ивлев (1940) дал комплексное описание бентофауны приморских водоемов дельты, расположенных на территории Астраханского заповедника, то есть тех же водоемов, которые исследовались нами. Он сделал выводы о том, что хирономид в бентосе водоемов дельты мало, особенно в протоках и на взморье, они в значительной степени выедаются бентосоядными рыбами и иногда полностью исчезают из бентоса. "Видовой состав их монотонен, мало подвержен колебаниям и складывается из форм в высшей степени вульгарных". Воноков (1956), работавший на водоемах аванделты в 1941-1951 гг. отмечал также низкие биомассы хирономид в островной части аванделты. Косова (1958) сообщает данные о составе и количестве личинок хирономид в низовьях аванделты в 1953-1955 гг., то есть в период до значительного зарегулирования стока Волги. Ею обнаружено 20 форм хирономид, сосредоточенных в большей степени у берегов островов аванделты, где отмечены высокие биомассы бентоса (до 5.7 - 16.8 г/кв.м), главным образом за счет развития видов р. *Chironomus*. Сравнение полученных нами данных с имеющимися в литературе за прошлые годы позволяет сказать, что в период снижения уровня Каспия к 1967-70 гг. биомасса хирономид в авандельте в многолетнем ряду наблюдений возросла в десятки раз по сравнению с 1940 г., а по сравнению с 1953-55 гг. более, чем в два раза (табл.2).

В период повышения уровня Каспийского моря, начиная с 1977 год, в бентофауне водоемов островной зоны аванделты наметился процесс снижения доли пелофильной фауны при возрастании пелореофильной и реофильной. Среди хирономид, наряду с *Chironomus plumosus*, *Fleurelia lacustris*,

Таблица 2

Многолетние изменения средней биомассы личинок хирономид
в бентосе водоемов авандельты (г/кв.м)

Годы	Средняя биомасса, г/кв.м	Автор
1938	0.32	Ивлев, 1940
1951	0.82	Воноков, 1956
1953-1955	1.50	Косова, 1958
1967-1970	3.70	Наши данные
1983-1984	4.52	Наши данные
1991-1992	4.81	Фильчаков, 1994

Polypedium nubeculosum, стали встречаться *Cladotanytarsus mancus*, (Walker), *Polypedium sordens* (van der Wulp), *Psectrocladius* sp., *Clinotanypus nervosus* (Meig.), *Trissocladius* sp., *Cricotopus* gr. *algarum* и др. (табл. 3).

Таблица 3

Встречаемость, численность, биомасса хирономид в бентосе
авандельты, % (1983-1984 гг.)

Виды хирономид	Встречаемость	Численность	Биомасса
<i>Chironomus plumosus</i>	67	5.4	7.6
<i>Polypedium nubeculosum</i>	80	55.6	43.0
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	20	5.2	1.2
<i>Cricotopus</i> gr. <i>algarum</i>	49	12.9	7.6
<i>Psectrocladius</i> sp.	23	1.7	6.3
<i>Fleuria lacustris</i>	10	2.3	11.4
<i>Clinotanypus nervosus</i>	10	4.0	1.9
<i>Procladius choreus</i>	40	3.8	7.6
Всего массовых видов, экз	8	90.9	86.6
Прочие виды, экз.	54	9.1	13.4
Биомасса, г/кв.м			4.76
Численность, экз./кв.м		2129.0	

Число видов хирономид в островной зоне авандельты увеличилось от 55 (1967-70 гг.) до 62 (1983-1984 гг.). Численность личинок почти не изменилась, тогда как биомасса продолжала оставаться достаточно высокой и составила 4.76 г/кв.м (табл.2,3). В 1991-1992 гг, по данным Фильчакова (1994) и Чуйкова (1995), при продолжающемся повышении уровня Каспия, регистрируется увеличение численности пелофилов в бентосе островной зоны авандельты.

Каспийское море

Факторами, определяющими состав, распределение и продуктивность бентоса в Каспийском море, являются грунты, соленость, трофические условия, отчасти кислородный режим придонных вод. В свою очередь бентос играет немаловажную роль в формировании биологической продуктивности Каспийского моря. Хотя доля личинок хирономид в биомассе бентоса Северного Каспия невелика и составляет всего 3-4% от общей биомассы (Бирштейн, Спасский, 1953), однако их значение в питании рыб значительно. Достаточно сказать, что в питании осетровых и карповых рыб в Каспии личинки хирономид в отдельные годы могут составлять 98.4% их годовой продукции (Биологическая продуктивность..., 1974).

В 1981-1984 гг. в Северном Каспии нами зарегистрированы 8 видов хирономид: *Cryptochironomus gr. defectus* Tsher., *Chironomus albidus* Konst., *Dicrotendipes gr. tritonus* Kieff., *Glyptotendipes gripekoveni* Kieff., *Polypeditum convictum* (Walker), *Polypeditum nubeculosum* (Meig.), *Paratanytarsus confusus* Pal., *Cladopeima lateralis* (Goetgh.). За исключением *Chironomus albidus*, хирономиды относятся к пресноводному и слабосоленоватоводному комплексу, распространены в опресненных районах западного побережья Северного Каспия. По численности и биомассе в фауне хирономид преобладают представители солоноватоводного комплекса, личинки *C. albidus*, которые в Северном Каспии составляют около 90% от всего количества хирономид (табл.4).

Состав, встречаемость, численность и биомасса личинок
хируномид в Северном Каспии в 1981-1984 гг.

Хируномиды	Встречаемость %	Численность %	Биомасса %
<i>Chironomus albidus</i>	100	87.7	90.9
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i>	68	1.3	3.0
<i>Polypedilum convictum</i>	22	0.5	1.5
<i>Polypedilum tubeculosum</i>	44	0.2	1.5
<i>Glyptotendipes gr. gripekoventi</i>	9	0.2	0.7
<i>Cladopelma lateralis</i>	9	0.2	1.5
<i>Paratanytarsus confusus</i>	20	9.7	0.5
<i>Dicortendipes gr. tritonus</i>	9	0.2	0.4
Численность, (экз./кв.м)		1006	
Биомасса, (г/кв.м)			1.32

Районами концентрации личинок *C. albidus* в Северном Каспии являются свал Белинского банка, о.Очиркин, свал Жесткого осередка, район Забурунья и Гогольской бороздины до глубины 6м. Биомасса личинок *C. albidus* в продуктивных районах Главного банка и Жесткого осередка на глубине 3.6 м может достигать 3.5-12.1 г/кв.м при численности от 700 экз./кв.м до 1237 экз./кв.м. В 1982-1983гг личинки были зарегистрированы в "морской" акватории Волго-Каспийского канала. Их биомасса составила 4.1г/кв.м при численности 1700 экз./кв.м (Зинченко, Ненастев, 1984)

В Среднем и Южном Каспии хируномиды представлены исключительно *C. albidus*. Их численность не превышала 104-171 экз./кв.м. Наибольшая биомасса личинок была у мыса Песчаного на глубине 3.6м и составила - 2.05 г/кв.м. Максимальная глубина, на которой зарегистрированы личинки этого вида -135 м (Средний Каспий).

Согласно Ashe P. & Cranston P.S. (1960, p.266) *Chironomus albidus* Konst. является *nomen dubia*. Вместе с тем, авторами обращается внимание на четкие морфологические отличия у личинок, куколок и имаго (Константинов, 1956, 1957), а также особенности поведения имаго (воз-

возможность спаривания на субстрате), что требует пристального изучения биологии *C. albidus* и уточнения его видовой принадлежности. В настоящее время *C. albidus* известен только из Каспийского моря.

Многолетняя динамика биомассы хирономид на фоне общего изменения биомассы бентоса представлена в табл. 5.

Таблица 5

Изменение биомассы бентоса и хирономид (г/ кв.м) в Северном Каспии в различные периоды 1939-1969 гг. (Яблонская, Осадчих, 1973); 1981-1984 гг. (наши данные); 1990 г. (Смирнова, 1992).

Годы	1939- 1940	1941- 1946	1947- 1949	1950- 1956	1957- 1958	1959- 1962	1963- 1969	1981-1984 1990
Бентос	9.9	23.3	26.4	23.7	68.8	73.3	49.5	64.2
Хирономиды	0.3	0.3	0.4	0.1	0.5	0.3	0.2	1.3

Наиболее значительное повышение биомассы бентоса наблюдалось в первые годы после зарегулирования реки Волги в 1957-1962 гг. (табл. 5). Это было вызвано увеличением стока р. Волги, вымыванием органических веществ из ложа образованных вновь водохранилищ и их аккумуляцией в Северном Каспии. В дальнейшем, по мере снижения уровня моря (1963-69 гг.) биомасса бентоса снизилась, что регистрировалось до 1977 года. В период повышения уровня моря (1978-1990 гг.) интенсивность развития бентофауны оказалась в два раза выше, чем в период понижения уровня (Беляева, Катунин и др., 1992). По данным Смирновой (1992) биомасса общего бентоса в Северном Каспии увеличилась от 25.9 г/кв.м (1986г) до 64.2 г/м (1990г), на западе - от 34.6 (1988) до 84.7 (1990 г.), на востоке от 12.3 (1986) до 37.1 (1990 г.). Биомасса хирономид в течение всего маловодного периода мало изменялась и не превышала 0.5 г/кв.м., тогда как в многоводные годы наблюдается тенденция к ее увеличению. Средняя биомасса хирономид в 1981-1984 гг. составила в Северном Каспии 1.3 г/кв.м (табл. 5).

При повышении уровня Каспийского моря или его понижении происходит увеличение (уменьшение) объема и площади моря, преобразование гидрографической сети в устьевых областях рек; геоморфологические измене-

ния на морском крае дельты р. Волги; отмирание(рост) подводной растительности на взморье, затопление (появление) островов; опреснение (осолонение) моря; качественная и количественная перестройка трофической структуры биоценозов в море и устьевых областях рек; улучшение (ухудшение) условий нагула рыб и ее молоди; повышение (понижение) потенциальной продуктивности моря (Беляева, Катунин, Осадчих, Полянинова, Сидорова, Хрипунов, 1992).

Таким образом, происшедшие значительные изменения уровня воды Каспия оказали определенное влияние на состав, структуру и распределение донных биоценозов. Анализируя колебания численности популяций хирономид в авандельте Волги мы пришли к выводу, что они обусловлены многими факторами, главными из которых являются водность года, продолжительность паводка, что обеспечивает питание и благоприятные условия для обитания личинок хирономид, а также температурный и ветровой режим весной и в начале лета, которые определяют условия роения имаго и откладку яиц самками. Это в конечном итоге сказывается на величине популяций хирономид. Так, личинки массового в водоемах авандельты *F. lacustris* расселяются только в мелководных участках стоячих или полупроточных водоемов и в водоемах прудового типа с глубинами до 2 м. Наибольшие концентрации личинок *F. lacustris* приурочены к глубинам 0.35-0.8м (Алексеевнина, 1981). Первые комары в авандельте Волги появляются в конце апреля при температуре воды 11-12 С. Массовый их вылет приходится в конце мая и начале июля (14-16 С). Изучение биологии вида позволило констатировать, что хорошая прогреваемость воды, зарастаемость водоемов макрофитами, благоприятные условия питания являются важными, действующими независимо или вместе, факторами, которые играют важную роль в регуляции плотности популяций хирономид в маловодные годы. Заиленность водоемов дельты и многочисленные подводные заросли растений создают благоприятные условия для развития пелофильной фауны с преобладанием, наряду с *F. lacustris*, хирономид *C. plumosus*, *P. nubeculosum*. (табл. 1). Наблюдаемое в дальнейшем повышение уровня Каспия привело к структурным изменениям в составе хирономидного комплекса водоемов авандельты, а не к уменьшению его количественных характеристик, как этого можно было бы ожидать. При некотором снижении численности личинок, биомасса продолжала увеличиваться. В 1983-84 гг. в составе донных биоценозов авандельты, наряду с типично пресноводными, стали встречаться и каспийские виды, как например, представители солоноватоводного комплекса, хирономиды *C. albidus* (табл. 4).

Несомненно, что в водоемах различного типа авандельты Каспия можно обнаружить и другие изменения в бентосе, вызванные, наряду с прочими, и антропогенным воздействием, например, появление уродливых особей в составе мейобентоса или изменение трофической структура сообществ зоопланктона (Чуйков, 1995). Однако в поддержку этого, касательно хирономид, недостает фактического материала.

По-видимому, формирующими факторами для фауны Каспия, наряду со специфическими абиотическими условиями региона являются биотические - наличие обширных незанятых пространств и свободных экологических ниш, которые появляются как при снижении уровня моря, так и во время его повышения. С повышением уровня моря и затоплением суши наблюдается сначала появление прибрежно-фитофильной фауны и распределение ее на образованном водном пространстве. На затопленной суше почвенная фауна вместе с временным, поступающим с водой населением вымирают в течение короткого времени. В связи с этим может происходить кратковременное снижение численности хирономид в годы начала повышения уровня моря. Затем, с началом заиления, пелофильная фауна начинает расселяться на биотопах затопленной суши. В весеннее время начинается характерный для литорали Каспия и водоемов авандельты процесс заселения вновь созданных биотопов из воздуха, в основном хирономидами. Это "вторжение гетеротопов" происходит в мае-июне при температуре воды 14-16 °C. Наряду с пелофильной фауной отмечается увеличение численности фитофилов (*Cricotopus*, *Glyptotendipes*) и псаммофилов (*Cladotanytarsus*). Интенсивное развитие пресноводной фауны, наряду с расселением организмов солоноватоводного комплекса приводит к быстрому повышению биомассы бентоса и увеличению таковой хирономид. По-видимому, заселение новых биотопов при дальнейшем возрастании уровня моря, будет сопровождаться стадией, так называемого "временного биоценоза" с интенсивным развитием хирономид, особенно в эстуариях Северного Каспия.

Что касается многолетних изменений хирономид в Среднем и Южном Каспии, то, по-видимому, их доля в общей биомассе бентоса будет оставаться невысокой. Лежащие в основе факторы изменения хирономидофауны в Северном Каспии не объясняют динамику хирономид в Среднем и Южном, в связи с тем, что трофические условия в Северной части моря обусловлены биогенными элементами, приносимыми со стоком рек, а в Северном и Южном Каспии - накоплением их в водной толще моря.

Разнообразие природных условий Каспийского моря обуславливает особенности формирования уникальной фауны, чему также способствует на-

личие свободных экологических ниш в условиях, вызванных изменением уровня моря. С учетом фактора появления новых солоноватых водоемов, которые интенсивно заселяются гетеротопами, выявляется настоятельная необходимость детального изучения закономерностей формирования хирономидофауны и ее продуктивности.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеевнина М.С. 1981. Фауна хирономид (*Diptera, Chironomidae*) в низовьях дельты Волги. В кн.: Фауна и экология насекомых. Пермь. С. 140-144.

Биологическая продуктивность Каспийского моря. 1974. М.: Наука. 240 с.

Бенинг А.Л. 1924. К изучению при донной жизни реки Волги. Моногр. Волж. биол. станции. N1. Саратов. 398 с.

Беляева В.Н., Катунин Д.И., Осадчих В.Ф., Полянинова А.А., Сидорова М.А., Хрипунов И.А. 1992. Влияние колебания уровня моря на формирование биологической и рыбной продуктивности Северного Каспия. В кн.: Биологические ресурсы Каспийского моря (Тез. докл. первой межд., сентябрь, 1992). Астрахань. С. 38-42.

Бирштейн Я.А., Спасский Н.Н. Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*. Акклиматизация *Nereis* в Каспийском море. М. С. 320-321.

Виноков И.К. 1956. Бентос аванделты Кировского банка: Тр. ВНИРО. Т. 32. С. 215-229.

Зинченко Т.Д., Ненастьяев А.В., Едский Л.Б. 1984. Состояние "морской" акватории Волго-Каспийского канала в районе проведения дноуглубительных работ. В кн.: Доноугл. раб. и проблемы охраны рыб. зап. Астрахань. С. 218-220.

Идельсон М.С. 1941. Зообентос пойменных водоемов дельты реки Волги и его значение в питании молоди рыб. - Тр. Всесоюз. науч. исс. ин-та рыбн. хоз-ва и океанограф., ВНИРО. Т.16. С. 103-118.

Ивлев В.С. 1940. Материалы к характеристике водоемов Астраханского заповедника., Тр. Астрахан. зап-ка. Т.3. С. 23-50.

Константинов А.С. 1957. К систематике личинок комаров рода *Chironomus* // Зоол. журн. Т. 86, вып. 6. С. 885-893.

Константинов А.С. 1956. К систематике рода *Chironomus* // Тр. Саратовск. отд. ВНИОРХ. Т.4 С. 155-191.

Косова А. А. 1958. Состав и распределение планктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги // Тр. Астрах. заповедника. С. 159-194.

Фильчаков В. А. 1992. Состав и многолетние изменения зообентоса в предустьевом взморье Каспия // Биологические ресурсы Каспийского моря (Тез. докл. первой межд. конф., сентябрь, 1992). Астрахань. С. 438-440.

Фильчаков В. А. 1994. Фауна, экология и распределение перакарид (бокоплавы, мизиды, кумовые и равноногие ракообразные) в водоемах дельты Волги. Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб. 24 с.

Чуйков Ю. С. 1995. Зоопланктон Северного Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенного воздействия. Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб. 73с.

Яблонская Е. А. Осадчих В. Ф. 1973. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Северного Каспия. Тр. ВНИРО. Т. 30. С. 48-72.

Г. Х. Щербина

СТРУКТУРА И РОЛЬ ХИРОНОМИД В СОСТАВЕ МАКРОЗООБЕНТОСА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ МЕЗОКОСМ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ПЛОТНОСТЯХ ДРЕЙССЕНЫ И МОЛОДИ РЫБ

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок

В процессе жизнедеятельности дрейссены пропускает через фильтрационный аппарат огромное количество воды, которая в значительной степени освобождается от органической и минеральной взвеси. Отфильтрованная часть усваивается моллюском на рост, а непригодные для пищи частички склеиваются слизью в комки и хлопья и выбрасываются из мантийной полости в виде агглютинатов, представляющих собой, как известно (Львова-Качалова, Извекова, 1973; Спиридонов, 1976; Львова, Извекова, Соколова, 1980) легко усвояемую пищу для многих детритофагов, которые в свою очередь становятся пищей для хищных беспозвоночных (пиявок, хирономид и др.) и бентосоядных рыб. Таким образом, в местах скопления дрейссены формируется специфическое сообщество гидробионтов, в котором она играет роль доминанта, что и послужило поводом для выделения во многих водоемах биоценоза дрейссены, одного из самых продуктивных биоценозов (Соколова и др., 1980; Щербина, 1993б; Каратаев, Ляхнович и др., 1994). В Рыбинском, Горьковском, Ивановском (наши данные) и Учинском (Соколова и др., 1980) водохранилищах, озере Виштынецком (Щербина, 1993б) в биоценозе дрейссены значительную роль играют хирономиды детритофаги собиратели, основной пищей которых служит агглютинированная дрейссеной взвесь (Соколова и др., 1980). Имеются сведения о положительной корреляционной зависимости между количественными показателями дрейссены и ракообразными (Каратаев, Тишиков, Каратаева, 1983; Каратаев, Ляхнович, 1990), дрейссены и олигохетами (Афанасьев, 1987). Все эти результаты были получены при изучении населения друз дрейссены в естественных условиях. Экспериментальных исследований по выявлению влияния различных плотностей дрейссены на структуру донных сообществ в доступной нам литературе не обнаружено.

Представленная работа является частью комплексных исследований проводимых в Институте биологии внутренних вод РАН по выяснению влияния дрейссены и молоди рыб на экосистему экспериментальных мезоэкосистем. Перед нами была поставлена задача по установлению влияния различных плотностей дрейссены и личинок леща на структуру донных макробеспозвоночных. Для максимального приближения условий обитания дрейссены с полевыми её друзы и грунт для закладки в лотки отбирали в биоценозе дрейссены, расположенном в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на глубине 4.5-5.5 м. В каждый лоток помещали одинаковое количество грунта - по 20 дночерпателей Экмана-Берджа, площадью захвата 250 см². Ил укладывали на площади 1.5 м² и заливали 40 см слоем воды. Виду того, что вместе с грунтом в экспериментальные мезоэкосистемы попадали донные беспозвоночные, обитающие в биоценозе дрейссены (хирономиды, олигохеты, моллюски, пиявки и др.), то для их равномерного расселения и стабилизации системы было отведено две недели, а сами организмы будут в дальнейшем называться аборигенами. Так как экспериментальные мезоэкосистемы находились среди прудов и малых рек Шумуровка и Суножка, то за время проведения исследований в лотки отложили кладки некоторые гетеротопные беспозвоночные (хирономиды, ручейники, поденки, хабориды и др.), вылетевшие в этот период и потомство которых мы в дальнейшем будем называть вселенцами. Сбор макрозообентоса в мезоэкосистемах осуществляли ежедневно в период с 16 июня по 7 августа 1991 г. специально созданным для этих целей штанговым дночерпателем площадью захвата 25 см², по 4 выемки в каждом лотке. Разборку проб, фиксацию донных беспозвоночных, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по общепринятым методикам с некоторыми дополнениями, изложенными нами ранее (Шербина, 1993а). Всего за период исследований проведено 8 сборов, включивших в себя 144 пробы макрозообентоса. Для выяснения числа вылетевших видов хирономид, в течение всего периода с поверхности воды экспериментальных мезоэкосистем собирали экзвии куколок и имаго с последующим установлением их видовой принадлежности.

В процессе изучения влияния дрейссены и молоди рыб на экосистему экспериментальных мезоэкосистем было установлено шесть вариантов, в трех повторностях каждый:

Вариант I (Лотки N 1-3) - укладывали только ил из биоценоза дрейссены

Вариант II (N 4-6) - ил и личинки леща

Вариант III (N 7-9) - ил и дрейссена из расчета 0.5 кг/м², т.е. в один лоток помещали 0.75 кг друз дрейссены

Вариант IV (N 10-12) - ил, дрейссена той же плотности и личинки леща
 Вариант V (N 13-15) - ил и дрейссена из расчета 1.5 кг/м², т.е. в один лоток помещали 2.25 кг друз дрейссены
 Вариант VI (N 16-18) - ил, дрейссена той же плотности и личинки леща

Всего за период исследований в составе макрозообентоса экспериментальных мезокозов обнаружено 75 видов и форм, из которых 48% (36 видов) приходилось на личинок и куколок хирономид. Они значительно опередили по видовому разнообразию такие группы как олигохеты и моллюски - 13 и 10 видов, соответственно. Хотя по различным вариантам число обнаруженных видов было несколько ниже и колебалось от 40 до 47 видов и форм, зато доля хирономид возрастает до 52-61% от общего числа обнаруженных видов (табл. 1).

Таблица 1

Структура видового состава макрозообентоса в различных вариантах экспериментальных мезокозов

Структурная характеристика	Номер варианта					
	I	II	III	IV	V	VI
Всего обнаружено видов	47	40	46	41	44	45
Из них: Хирономид	28	24	28	23	23	24
Олигохет	8	8	8	10	9	9
Моллюсков	5	5	4	4	5	6
Абсригенов	28	28	28	28	28	29
Вселенцев	19	12	18	13	16	16
Общее число вылетевших видов						
хирономид	16	11	17	12	18	13

Из 36 обнаруженных видов и форм хирономид, 20 - обычны для биоценоза дрейссены Волжского плеса Рыбинского водохранилища, а 16 видов вселились за время проведения эксперимента (табл. 2).

Таблица 2

Список видового состава и частота встречаемости (в %) хирономид
в различных вариантах экспериментальных мезокосм

В и д	Номер варианта					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Procladius ex.gr. choreus</i> (Mg.)	33	33	19	19	24	10
<i>Procladius ex.gr. ferrugineus</i> (K.)	29	24	48	43	57	38
* <i>Clinotanytus nervosus</i> (Mg.)	14	0	0	0	0	0
* <i>Ablabesmyia phatta</i> (Eggertt)	29	10	29	19	52	33
* <i>Cricotopus algarum</i> (K.)	5	0	0	5	0	0
* <i>C. sylvestris</i> (Fabr.)	14	5	10	14	14	5
* <i>C. ornatus</i> Mg.	5	19	19	14	10	14
* <i>Acricotopus lucidus</i> (Staeg.)	5	5	19	10	19	14
<i>Psectrocladius fabricius</i> Zelentsow	0	19	5	19	10	10
* <i>Chaetocladius perennis</i> (Mg.)	0	0	0	0	0	14
* <i>Corynoneura celeripes</i> Winn.	5	0	0	0	0	0
<i>Chironomus muratensis</i> Ruser et al.	14	14	14	5	10	5
* <i>Ch. melanescens</i> Keyl	14	33	10	5	24	38
* <i>Ch. obtusidens</i> Goethg.	5	0	5	0	19	5
<i>Cryptochironomus redekei</i> Krus	0	0	5	0	0	0
<i>C. obreptans</i> (Walk.)	67	52	52	52	38	71
<i>C. ex.gr. defectus</i> K.	5	0	0	0	0	0
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (F.)	48	33	33	14	19	19
<i>Dicortendipes pulsus</i> (Walk.)	5	0	0	0	0	0
<i>Einfeldia dissidens</i> (Walk.)	14	10	10	10	10	10
<i>Endochironomus donatoris</i> Shil.	0	0	10	0	0	0
<i>Glyptotendipes paripes</i> Edw.	5	14	5	0	0	5
<i>Leptochironomus tener</i> (K.)	24	14	24	19	10	19
<i>Parachironomus arcuatus</i> G.	0	10	0	5	5	0
<i>P. kuzini</i> Shil.	0	0	5	0	5	0
* <i>Polypedilum convictum</i> (Walk.)	5	0	5	0	5	0
<i>P. bicrenatum</i> K.	76	62	86	71	71	57
* <i>P. nubeculosum</i> (Mg.)	14	10	10	19	0	5
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (K.)	5	14	10	5	0	5
* <i>Cladotanytarsus nigrovittatus</i> G.	0	0	5	0	0	0
* <i>C. wexionensis</i> Br.	10	5	19	10	19	19
* <i>C. ex.gr. mancus</i> (Walk.)	86	76	57	48	43	48
<i>Paratanytarsus austriacus</i> K.	0	5	0	0	0	0
* <i>P. confusus</i> Palmen	33	38	29	33	29	33
* <i>Tanytarsus holochlorus</i> Edw.	10	10	24	14	33	19
* <i>T. ex.gr. gregarius</i> (w.d.W.)	52	71	57	71	67	62
В с е г о в и д о в	28	24	28	23	23	24
В том числе вселенцев	16	11	14	12	12	13

Примечание. * - отмечены виды, вселившиеся в экспериментальные мезокосмы за время проведения эксперимента.

Хотя личинки *Cladotanytarsus ex.gr. mancus* и *Tanytarsus ex.gr. gregarius* встречаются в биоценозе дрейссены, но их численность здесь на один-два порядка ниже чем в экспериментальных лотках, что говорит об их вселении в период вылета имаго из близлежащих прудов и малых рек Суножка и Шуморовка, где они являются массовыми обитателями (Шилова, 1976).

Не смотря на такое разнообразие хирономид, только шесть видов являлись постоянными, т.е. имели частоту встречаемости в любом из вариантов 50% и выше. Три вида из них представители аборигенной фауны (*Procladius ferrugineus*, *Cryptochironomus obreptans*, *Polypedium bicrenatum*) и три - вселенцы (*Ablabesmyia phatta*, *Cladotanytarsus ex.gr. mancus*, *Tanytarsus ex.gr. gregarius*). Большинство вселенцев встречались редко и в небольших количествах, а такие виды как *Acricotopus lucidus*, *Cricotopus sylvestris*, *Cr. ornatus*, *Chironomus melanescens*, *Paratanytarsus confusus* отмечены во всех вариантах и в отдельные периоды довольно многочисленны. У подавляющего большинства видов частота встречаемости в вариантах с молодью леща (II, IV, VI) как правило ниже, чем без нее (табл. 2), за исключением крупных представителей хирономид (*Psectrocladius fabricius*, *Chironomus melanescens*, *Cryptochironomus obreptans*), которые являются недоступными для молоди леща. В вариантах с максимальной плотностью дрейссены, число обнаруженных хирономид практически не различалось, в то время как в мезокосмах без дрейссены и со средней её биомассой в вариантах с молодью леща (II и IV) зарегистрировано меньше видов, чем в вариантах без нее (табл. 2). Так как различия в фауне хирономид вызывают в основном виды-вселенцы, мы сравнили между собой варианты, имеющие сходную биомассу дрейссены. Наименьшее значение индекса видового сходства Чекановского-Серенсена по вселенцам наблюдалось между вариантами I и II - 0.57, несколько выше между III и IV - 0.67 и наибольшее его значение между V и VI - 0.83.

Хотя молодь леща и является типичным планктофагом, но в период вылета мелких видов хирономид, она, по-видимому, потребляла их куколки, которые, перед вылетом имаго, временно переходят к планктонному образу жизни. Подтверждением этого предположения служит число вылетевших имаго хирономид, составившее в вариантах без молоди леща 16-18 видов, а в вариантах с рыбами только 12-13 видов (табл. 3).

Видовой состав и сроки вылета хирономид в различных вариантах
экспериментальных мезоэкос

В и д	Но м е р в а р и а н т а					
	I	II	III	IV	V	VI
* <i>Procladius choreus</i>	24.6-15.7	-	17.6	1-15.7	17-24.6	-
<i>P. ferrugineus</i>	24.6	1.7	-	1-30.7	1.7	24.6-15.7
* <i>Abiabetesmyia phatta</i>	24.6	24.6	24.6	24.6	24.6	24.6-1.7
			15.7	15.7	15-22.7	
<i>Crycotopus sylvestris</i>	24.6	-	-	24.6	24.6	-
<i>C. ornatus</i>	-	24.6-1.7	24.6	-	-	-
<i>Acricotopus lucidus</i>	-	-	17.6	-	17.6	17.6
* <i>Psectrocladius fabricus</i>	-	-	-	24.6	15.7	-
				22-30.7		
<i>Corynoneura celeripes</i>	24.6	-	-	-	-	-
<i>Chironomus muratensis</i>	17.6	-	24.6	-	17.6	17.6
<i>Ch. melanescens</i>	17-24.6	17.6-1.7	17-24.6	-	24.6	24.6-1.7
<i>Ch. obtusidens</i>	1.7	-	1.7	-	24.6-1.7	
<i>Cryptochironomus redekei</i>	-	-	17.6	-	-	-
* <i>C. obreptans</i>	15-30.7	1-15.7	15.7	24.6	15.7	17.6; 15.7
<i>Cryptocladopelma viridula</i>	1-15.7	1-15.7	1-15.7	15.7	15.7	1.7
<i>Einfeldia dissidens</i>	24.6	17.6	17.6	17.6	17-24.6	17.6
<i>Leptochironomus tener</i>	17-24.6	17-24.6	17-24.6	17.6	17-24.6	17-24.6
<i>Parachironomus arcuatus</i>	-	-	-	-	24.6	-
<i>P. kurini</i>	-	-	-	-	24.6	-
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	17-24.6	-	17.6-1.7	17.6	17-24.6	24.6-1.7
* <i>Cladotanyt. wexionensis</i>	17-24.6	24.6-1.7	1.7	24.6	24.6	24.6
	15.7	15-22.7	15-22.7	22.7	15.7	22.7
<i>Cl. nigrovittatus</i>	-	-	24.6	-	-	-
<i>Paratanytarsus confusus</i>	15.7	24.6	24.6	-	-	24.6-1.7
* <i>Tanytarsus holochlorus</i>	24.6-1.7	24.6-1.7	24.6	24.6	17.6	24.6-1.7
			1-15.7	15.7	1.7	
В с е г о в и д о в	16	11	17	12	18	13

Примечание. * - виды, давшие два вылета в течении эксперимента.

Всего за период исследований с поверхности экспериментальных лотков собраны экзувии куколок и имаго 23 видов хирономид, 6 из которых дали по два вылета. Максимум пика вылета приходится на конец июня-первая половина июля. В целом, сроки вылета по вариантам если и различаются то весьма незначительно и носят скорее случайный характер.

Анализ динамики численности и биомассы основных групп макрозообентоса в вариантах с рыбой и без нее существенных различий не выявил, что на наш взгляд является вполне закономерным, так как используемая для эксперимента молодь леща - планктофаг. Если же она и потребляла отдельных мелких куколок хирономид, это не могло значительно повлиять на количественные показатели хирономид и всего макрозообентоса. При рассмотрении динамики количественных показателей макрозообентоса было установлено, что численность хирономид и других таксономических групп по вариантам в различных лотках колебалась значительно меньше чем биомасса. Так, ошибка средней, рассчитанная по трем повторностям, по численности в отдельные периоды наблюдений составляла 8-32%, а по биомассе эти колебания были более существенны - 14-66%. Это связано с тем, что на среднюю биомассу варианта большое влияние оказывают редкие виды, имеющие очень высокую индивидуальную массу (личинки слепней из рода *Tabanus*, пиявки из р. *Erpobdella*, моллюски из родов *Amesoda*, *Sphaerium*, хирономиды из р. *Chironomus*), при попадании которых в любой из трех повторностей существенно возрастала средняя биомасса варианта, а следовательно и ошибка средней.

В начале эксперимента количественные показатели и структура макрозообентоса существенно не различались (рис.1.2). Доминировали в этот период во всех вариантах личинки хирономид, составляющие 55-76% численности и 63-73% биомассы всего макрозообентоса. Через неделю в всех вариантах численность резко возрастает, в то время как изменения в биомассе происходят по разному, что послужило поводом рассматривать их раздельно.

В мезокосмах без дрейссены численность макрозообентоса через неделю возросла в 2.7 раза, со средней её биомассой - в 3.2 и с максимальной плотностью дрейссены - в 4 раза (рис.1). Во всех вариантах рост численности произошел исключительно за счет хирономид, основу которых составили представители трибы *Tanytarsini*, составившие в различных лотках от 52 до 87% от всего макрозообентоса и являющиеся по типу питания - детритофагами собирателями. В мезокосмах без дрейссены кормом этим личинкам служило органическое вещество, попавшее вместе с грунтом

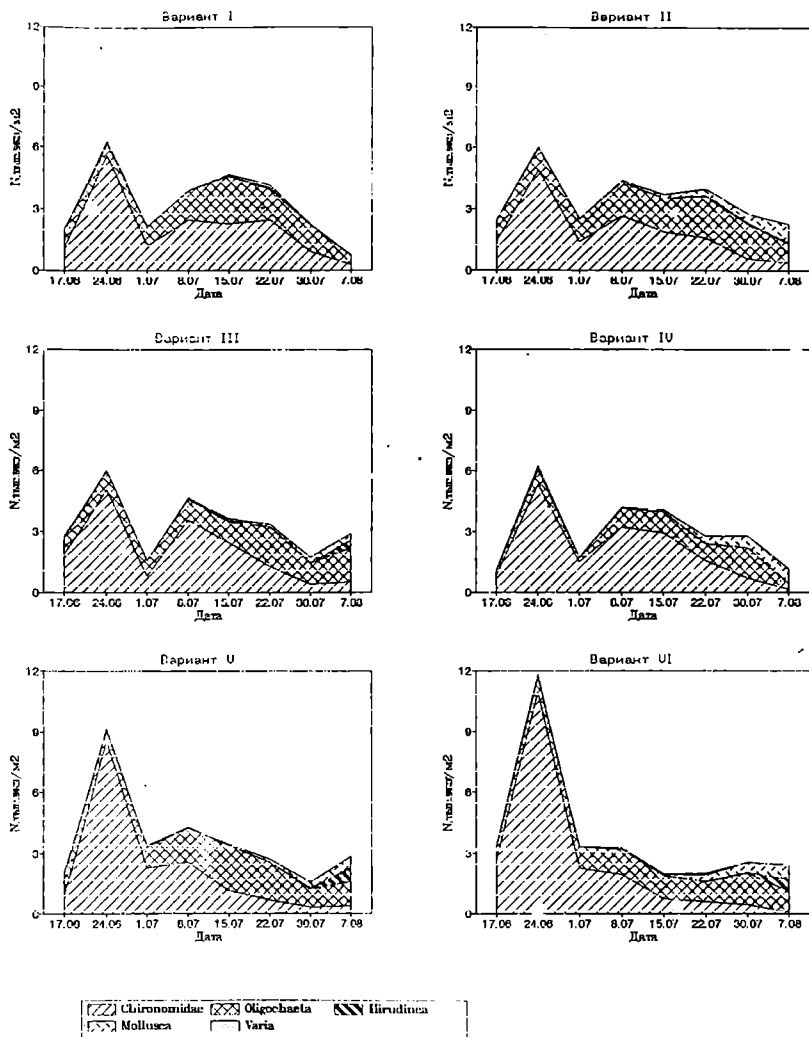


Рис. 1. Динамика численности (N, тыс. экз./м²) основных групп макрозообентоса в различных вариантах экспериментальных мезокосм

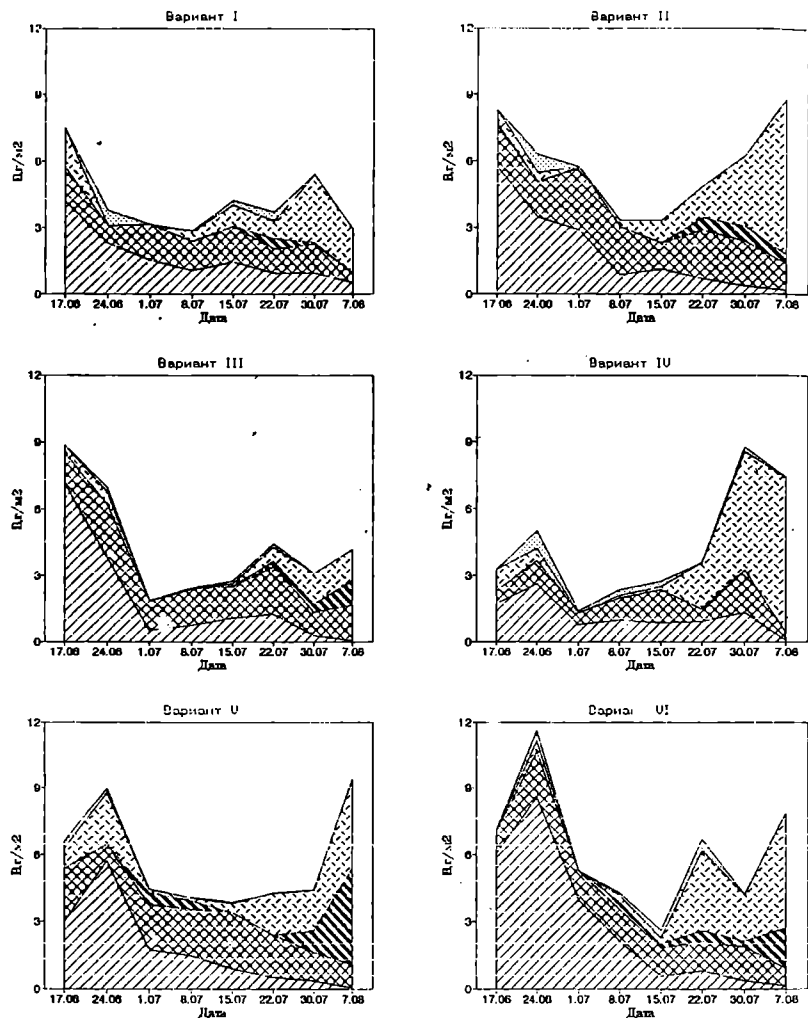


Рис. 2. Динамика биомассы ($B, \text{г/м}^2$) основных групп макрозообентоса в различных вариантах экспериментальных мезокосм.
Условные обозначения см. рис. 1.

при закладке в лотки. В мезокосмах со средней биомассой дрейссены, к внесенному органическому веществу добавилась органика, отфильтрованная дрейссеной из толщи воды и осажженная на дно в виде фекалий и агглютинатов, являющихся отличным кормом для детритофагов собирателей (Соколова и др., 1980) и которые осаждались значительно больше в мезокосмах с максимальной биомассой дрейссены. Таким образом, хотя стартовые трофические условия во всех вариантах были приблизительно одинаковы, в результате фильтрационной деятельности дрейссены они стали лучше в мезокосмах с её максимальной биомассой и как следствие – более значительный здесь рост численности хирономид по сравнению с другими вариантами. Через неделю после начала эксперимента, проточность в мезокосмах была сведена к нулю, приток органики и биогенов из-вне был прекращен, что и определило дальнейшую динамику макрозообентоса. В вариантах без дрейссены и со средней её биомассой динамика численности имеет сходный характер, с небольшим повторным пиком через месяц после начала эксперимента и последующим снижением численности к его концу. В повторном пике, кроме хирономид, существенная роль принадлежала олигохетам. По мере убыли из экосистем мезокосм органического вещества (вынос гетеротопами, траты на размножение, обмен и т.д.) численность хирономид снижалась и достигала минимума к концу эксперимента. В мезокосмах с максимальной биомассой дрейссены, после резкого спада, численность в дальнейшем убывала незначительно, а начиная с третьей декады июля происходил её рост, основу которого составили пиявки и моллюски.

Динамика биомассы макрозообентоса в мезокосмах без дрейссены и со средним её количеством незначительно различается только в начале эксперимента, а дальнейший её ход сравнительно одинаков – с минимумом в первой половине июля и ростом к концу эксперимента (рис. 2). Причем, в вариантах с молодью леща, рост биомассы моллюсков к концу эксперимента значительно выше чем в вариантах без молоди рыб. Биомасса хирономид во всех вариантах постепенно падает и достигает минимума к концу эксперимента. В мезокосмах с максимальной плотностью дрейссены, в начале эксперимента биомасса растёт исключительно за счет личинок хирономид и в первую очередь их крупного представителя – *Chironomus melanescens*, давшего максимальную вспышку именно в вариантах V и VI. После его вылета (табл. 3), биомасса хирономид резко снижается и достигает минимума к концу эксперимента. Рост общей биомассы макрозообентоса к концу эксперимента вызван представителями двух групп – моллюсками и пиявками.

Таким образом, динамика количественных показателей хирономид и всего макрозообентоса носит довольно сходный характер в мезокосмах без дрейссены и со средней её биомассой и значительно различается в вариантах с максимальной плотностью дрейссены.

За весь период эксперимента в составе макрозообентоса различных лотков зарегистрировано 22 доминирующих вида, 50% из которых приходилось на представителей хирономид. Существенных различий между вариантами не обнаружено. В начале эксперимента во всех лотках преобладали представители хирономид (*Cladotanytarsus ex.gr.mancus*, *Tanytarsus ex.gr. gregarius*, *Chironomus melanescens*, *Ch. muratensis* и др.), составляющие 75-80% от общего числа доминантов. Через месяц после начала эксперимента на первое место выходят олигохеты (50-60%), а роль хирономид снизилась до 30%. В конце эксперимента хирономиды среди доминантов отсутствовали, а на первое место вышли моллюски - 61%, значительно опережая олигохет - 28%. Как видно из вышеизложенного, динамика доминирующих видов во многом повторяет таковую численности и биомассы макрозообентоса, что является вполне закономерным.

Таким образом, в результате проведенных исследований было установлено, что различная плотность дрейссены по разному влияет на структуру донных сообществ экспериментальных мезокосм, особенно в первой половине эксперимента, когда их экосистема не столь истощена. В мезокосмах с биомассой дрейссены 0.5 кг/м² и без неё (варианта I-IV) структурные характеристики различаются весьма незначительно (табл. 1-3, рис. 1, 2), в то время как увеличение плотности дрейссены всего в три раза приводит к существенным изменениям в динамике количественных показателей макрозообентоса, его видовой и трофической структуры. Молодь леща оказывала влияние на видовую структуру хирономидных сообществ экспериментальных мезокосм и практически не воздействовала на их количественные показатели. В вариантах с молодой рыбой (II, IV, VI) частота встречаемости большинства видов хирономид, количество вылетевших видов меньше, чем в вариантах без неё (табл. 2, 3). Оказывает влияние молодь леща и на общее видовое разнообразие макрозообентоса. Как видно из таблицы 1 максимальных значений (7 видов) эти различия достигают в мезокосмах без дрейссены, несколько меньше (5 видов) в вариантах со средней её биомассой и никаких различий не отмечено в мезокосмах с максимальной биомассой дрейссены. Количество аборигенных видов во всех вариантах практически одинаково, а различия эти в основном обеспечены

ют виды-вселенцы, 75-92% которых составили личинки хирономид. Такое распределение вселенцев по вариантам является вполне объяснимым. Известно, что в период отложения кладок взрослыми насекомыми, многие виды рыб (планкто- и бентофаги) успешно питаются ими, тем самым значительно снижая численность появившегося потомства. По нашим наблюдениям, в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, в период массового вылета мотыля и танитарсин (июнь) - лещ, плотва, синец, густера, уклей, молодь окуня и др. питаются взрослыми хирономидами во время отложения последними кладок. В наших исследованиях все вселенцы - гетеротопные беспозвоночные (хирономиды, ручейники, поденки, хабориды и др.) имаго которых отложили свои кладки в экспериментальные лотки. Являясь типичным планктофагом, молодь леща в поисках пищи придерживается поверхностных слоев воды, тем самым потребляя, по-видимому, готовых к отложению кладок мелких имаго насекомых или отпугивая их более крупных представителей, что и приводит в конечном итоге к таким различиям по количеству вселенцев между вариантами I и II. В настоящее время известно, что численность и биомасса зоопланктона, при вселении в водоем дрейссены, существенно снижается, что является следствием её фильтрационной деятельности (Ляхнович, Каратаев, Митрахович, 1983). В мезокосмах с биомассой дрейссены 1.5 кг/м² (варианты V и VI) очень быстро подавляется развитие зоопланктона, в результате чего молодь леща вынуждена в поисках пищи опускаться на дно и переходить на питание донными беспозвоночными. В таких лотках, при отложении кладок, имаго насекомых не поедается и не отпугивается, вследствие чего число вселенцев по вариантам не различается - по 16 видов. Мезокосмы с биомассой дрейссены 0.5 кг/м² (варианты III и IV) занимают промежуточное положение, что вполне соответствует приведенным выше причинам.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев С.А. 1987. Особенности распределения олигохет в перифитоне в связи с пространственной структурой биотопа//Водные малощетинковые черви: Материалы VI Всесоюзн. симпоз. Рига. С. 38-41.

Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П. 1990. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на распределение донных ракообразных (*Gammarus lacustris* Sars, *Pallasea quadrispinosa* Sars и *Astellus aquaticus* L.) в оз.Лукомском// Вид в ареале: Биология,экология и продуктивность водных беспозвоночных, Минск. С.123-125.

Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П. и др.1994. Место вида в биоценозах// Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение, М. С.180-195.

Каратаев А.Ю., Тишиков Г.М., Каратаева И.В.1983. Население друз *Dreissena polymorpha* Pallas как специфическое сообщество донных животных// Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л. 61. С.18-21.

Львова-Качанова А.А., Извекова Э.И.1973. Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид// Комплексные исследования водохранилищ.М. С.130-135.

Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю.1980. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов // Бентос Учинского водохранилища. М. С.171-177.

Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А.1983. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера//Биология. внутренних вод: Информ. бюл. Л. 60. С. 25-28.

Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И.1980. Состав, распределение и сезонная динамика численности и биомассы бентоса // Бентос Учинского водохранилища. М. С.7-23.

Спиридонов Ю.И. 1976. Об утилизации агглютинатов дрейссены некоторыми гидробионтами//Тр. комплекс. экспедиции Саратов. ун-та по изучению Волгоград. и Саратов. водохранилищ. Вып.6. С.69-71.

Шилова А.И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища.Л. 2251с.

Щербина Г.Х. 1993а. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища//Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия, Санкт-Петербург. С. 108-144.

Щербина Г.Х. 1993б. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в донных сообществах оз. Виштынецкого. Там же. С.145-159.