

УДК 595.771:574.55

Г. Х. Щербина

**ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
МОНОЦИКЛИЧНЫХ ВИДОВ ХИРОНОМИД (DIPTERA,  
CHIRONOMIDAE)**

Изучена продукция и рассчитаны  $P/B_{\text{ср}}$ -коэффициенты шести массовых видов хирономид, обитающих на различных биотопах и глубинах оз. Виштынецкого и Рыбинского водохранилища. С использованием собственных результатов и данных других исследователей установлено среднее значение  $P/B_{\text{ср}}$ -коэффициента, равное  $3,0 \pm 0,1$ , которое и рекомендуется применять для определения продукции одной генерации хирономид, независимо от глубины обитания видов, тропности и географического расположения водоёмов.

**Ключевые слова:** продукция,  $P/B$ -коэффициент, хирономиды, генерация, пресноводные экосистемы.

Повсеместное распространение, большое видовое разнообразие и массовое развитие хирономид в водоёмах служат достаточным основанием для их изучения в самых разных аспектах. Анализ продукционных возможностей этой группы посвящено много работ, в том числе обобщающих [4, 14, 24] и отражающих продукционные закономерности популяций хирономид, развитие которых тесно связано с суммой получаемого ими тепла. Такие виды имеют, как правило, две генерации и более в год, вследствие чего изучение их продукционных возможностей затруднено. Среди показателей продуктивности, или скорости продуцирования, присущей данной популяции в определённых условиях, особенно большое значение приобрел  $P/B$ -коэффициент [32]. Его можно использовать для продукционных расчётов на водоёмах с близкими природными условиями. Данные о продукции кормовых организмов дают возможность рассчитать рыбопродуктивность. В настоящее время установлены годовые значения  $P/B$ -коэффициента для многих видов и форм хирономид, при этом их крайние варианты различаются на два порядка. Так, минимальные (2,0—3,1) отмечены для некоторых моноциклических видов [23, 29, 37], а максимальные (71,0—221,0) — для представителей р. *Cryptochironomus* [44]. Большинство этих значений получено на основании изучения продукционных возможностей полициклических или эврибатных видов хирономид, у которых вылет обычно растянут, вследствие чего определение их продукции сильно затруднено. Нетрудно заметить, что при определении ущерба (при добыче песка, дноуглубительных работах) или рыбопродуктивности окончательный результат во многом будет зависеть от того, какие значения  $P/B$ -коэффициента были взяты

© Г. Х. Щербина, 2013

для расчёта, полученные данные могут различаться на порядок и более. Моноциклические виды наиболее удобны при продукционных исследованиях [23, 29], поскольку для них применимы практически все существующие методы расчёта. Несмотря на это, опубликованных материалов по их продукции относительно мало, а биология и продукция нескольких моноциклических видов хирономид, обитающих на различных биотопах и глубинах в пределах одного водоёма, изучена только в оз. Виштынецком (Калининградская обл.) [29].

Целью настоящей работы было на основании изучения продукции массовых моноциклических видов хирономид оз. Виштынецкого (*Sergentia coracina* (Zett.), *Stictochironomus crassiforceps* (K.), *Prosilocerus danubialis* Botnariuc et Albu) [29], Рыбинского вдхр. (*Lipiniella araeicola* Shil., *Chironomus agilis* Shobanov et Djomin, *Ch. muratensis* Ryser et al. и *S. crassiforceps*) и аналогичных данных других исследователей, полученных для одной генерации хирономид из различных пресноводных экосистем, рассчитать среднее значение  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента. Эти виды избраны в качестве модельных не только из-за их высокой численности и биомассы в исследованных водоёмах, но и в связи с возможностью определения видовой принадлежности личинок I и II возрастов, что крайне важно при изучении продукции.

Краткая характеристика оз. Виштынецкого представлена нами ранее [29]. Рыбинское вдхр. в Волжском каскаде является вторым по площади (4550 км<sup>2</sup>) после Куйбышевского. Его заполнение происходило с 1941 по 1947 г. [20]. Около половины площади дна водоёма приходится на мелководную зону, основные грунты которой — пески и илистые пески. С точки зрения санитарного состояния, Рыбинское вдхр. можно считать относительно чистым, загрязнение в нём носит локальный характер. Большие площади мелководий и частое ветровое перемешивание до дна приводят к тому, что все поступающие в водоём органические вещества (автохтонные и аллохтонные) быстро подвергаются деструкции в аэробных условиях [6]. Более подробно характеристика водоёма приведена ранее [20].

**Материал и методика исследований.** Количественный сбор личинок и куколок хирономид осуществляли дночерпателями Экмана — Берджа (площадью 250 см<sup>2</sup>), ДАК-100 (100 см<sup>2</sup>) и Мордухай-Болтовского (22 см<sup>2</sup>) на стандартных станциях, расположенных на илистых и песчаных биотопах оз. Виштынецкого и мелководной зоны Рыбинского вдхр. С мая по сентябрь пробы отбирали два раза в месяц (по 4—10 подъёмов на каждой станции), в остальной период открытой воды — один раз. За зимний период делали обычно две съёмки. Организмы зообентоса из грунта выбирали живыми и фиксировали в 8%-ном формалине. Камеральную обработку собранного материала проводили по общепринятой для хирономид методике [12]. Продукцию популяции определяли по весовым приростам личинок за отдельные периоды [32]. Просуммировав продукцию за счет прироста и начальную биомассу, получали общее значение [19]. Начальную биомассу определяли в момент массового появления в составе зообентоса личинок младших возрастов (I или II). Таким образом, продукцию личинок исследованных видов рассчитывали с момента их появления в составе зообентоса до достижения состояния предкуколки (зрелая личинка IV возраста со вздутыми грудными

сегментами). Затем рассчитывали  $P/B_{\text{макс}}$  — отношение продукции одного поколения к его максимальной биомассе и  $P/B_{\text{ср}}$  — к средней.

### Результаты исследований и их обсуждение

Всего в количественных пробах макрозообентоса оз. Виштынецкого и Рыбинского вдхр. выявлено близкое количество таксонов хирономид — соответственно 77 и 75 [31]. Биология, продукция и значения  $P/B$ -коэффициента трёх массовых моноциклических видов из оз. Виштынецкого опубликованы ранее [29]. Характеристика массовых видов хирономид мелководной зоны Рыбинского вдхр. приведена ниже.

*Chironomus agilis*. Личинки этого вида доминируют по биомассе на чёрных илах закрытого побережья Волжского плёса, где их численность на глубине около 2,0 м в июне достигает 2800 экз/м<sup>2</sup>, частота встречаемости — 100%. В открытом мелководье водохранилища они наиболее многочисленны на слабо заиленных песках на глубине 2,0—3,5 м, где частота встречаемости составляет 67—80% [30]. Максимальная численность равна 1000 экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 15,4 г/м<sup>2</sup>. Основной вылет имаго в закрытом побережье происходит в конце мая — июне, в открытом — июле. Личинки II и III возрастов со средней массой 0,1—0,2 мг обильно появляются в середине июня — в июле. В начале июля они достигают IV возраста, рост продолжается до конца сентября, когда бóльшая часть популяции достигает стадии предкуколки. Максимальный темп роста отмечен с конца июня по конец июля, в этот период создаётся около 90% годовой продукции популяция *Ch. agilis* в закрытом побережье.

При осушении закрытого побережья личинки зарываются в ил, где и находятся в течение всего зимнего периода. По мере осушения открытого побережья они мигрируют в более глубокие участки. Следует отметить, что в период резкого осушения прибрежной зоны личинки становятся объектом питания для некоторых птиц, в основном куликов. В предоставленных автору желудках куликов было обнаружено от 580 до 1645 экз. крупных личинок хирономид, в том числе и *Ch. agilis*. При средней массе особи в сентябре около 50 мг общая масса потребленных куликами личинок составляла от 29 до 82 г. В закрытом побережье максимальная биомасса (48,3 г/м<sup>2</sup>) отмечена в конце июля, средняя за период наблюдений составила 23,9 г/м<sup>2</sup>. Значения продукции популяции *Ch. agilis* в закрытом побережье и  $P/B$ -коэффициента представлены в таблице 1.

*Chironomus muratensis*. Личинки этого вида доминируют по биомассе на слабо заиленных песках открытого мелководья Рыбинского вдхр. на глубине от 2 до 4 м, где их частота встречаемости составляет 46—71% [30], хотя отдельные экземпляры обнаружены и на других глубинах, в том числе и в затопленных руслах рек [18]. Максимальная биомасса (15,5—21,2 г/м<sup>2</sup>) и численность (1400—2100 экз/м<sup>2</sup>) отмечена в конце июля на станциях Моложского плёса.

По данным А. И. Шиловой [27], в отдельные годы в побережье вид может дать две генерации. По нашим наблюдениям, с 1990 по 1993 г. он давал одну

**1. Продукция ( $P$ ), значения  $P/B$ -коэффициента и содержание сухого вещества ( $D$ ) одной генерации массовых видов хирономид оз. Виштынецкого [29] и Рыбинского водохранилища**

Виды	$P$ , г/м <sup>2</sup>	$P/B_{\text{ср}}$	$P/B_{\text{макс}}$	$D$ , %
Оз. Виштынецкое				
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	44,9	3,1	2,0	15,3
<i>Propiloscerus danubialis</i>	5,1	3,0	2,2	16,1
<i>Sergentia coracina</i>	7,8	2,9	1,5	13,6
Рыбинское вдхр.				
<i>St. crassiforceps</i>	2,2	2,7	1,4	15,5
<i>Chironomus agilis</i>	77,1	3,2	1,6	15,8
<i>Ch. muratensis</i>	7,6	3,4	1,5	14,4
<i>Lipiniella araenicola</i>	14,3	3,0	1,5	16,4

генерацию. Вылет растянут с конца июня по конец июля. Личинки II и III возрастов в массе обнаружены в конце июня — июле, их средняя масса составляла 0,1—0,2 мг. По мере сработки уровня воды подавляющее большинство личинок младших возрастов мигрирует в более глубокие участки. В конце октября на всех станциях обнаружены только личинки IV возраста. Продукция популяции *Ch. muratensis* в открытом мелководье в 1990—1993 гг. на глубине от 2 до 5 м колебалась от 3,7 до 14,5 г/м<sup>2</sup>, среднегодовое значение  $P/B_{\text{ср}}$  — от 1,6 до 5,8 (см. табл. 1).

*Lipiniella araenicola* — самый массовый вид в верхнем горизонте прибрежной зоны Рыбинского вдхр., в конце августа — начале сентября на его личинок приходится более 90% биомассы макрозообентоса этой зоны. Было установлено [30], что, в отличие от других видов хирономид, они не отступают вместе с водой, а зарываются глубоко в песок, отдельные особи были обнаружены на глубине около 1 м (глубина промерзания грунтов в Рыбинском вдхр. составляет около 70 см [7]). В отличие от Куйбышевского вдхр., где личинки отмечены на глубине от 0,5 до 5,0 м [10], в Рыбинском они были обнаружены на глубине не более 2,0 м, при этом их наибольшая численность приходилась на глубину 0,5—1,0 м. Следует отметить, что за безводный период (с конца сентября по конец апреля) личинки теряли около 37% своей массы [30]. Вылет имаго сильно растянут, он происходит с конца апреля по середину июня. Первые личинки II и III возрастов появлялись на указанной глубине в конце мая, максимальная численность отмечена в середине июля, когда около 54% популяции приходилось на личинок II возраста. По мере осушения мест обитания личинки *L. araenicola* становятся легкой добычей для куликов. Особенно много питающихся птиц мы наблюдали в тихую погоду на границе вода — суша, когда хорошо видны входы в трубки, из которых кулики извлекали личинок. Продукция популяции *L. araenicola* в открытом прибрежье в период с конца июня 1985 г. по конец мая 1986 г. на глубине 0,5 м составляла 16,4 г/м<sup>2</sup>,  $P/B_{\text{ср}}$  — 3,2 и  $P/B_{\text{макс}}$  — 1,7, на глубине 1 м — соответственно 12,1 г/м<sup>2</sup>, 2,8 и 1,2 (см. табл. 1).

*Stictochironomus crassiforceps*. В Рыбинском вдхр. личинки этого вида наиболее многочисленны на песчаных биотопах на глубине 1,5—2,0 м, где они формируют основу численности хирономид. Частота встречаемости достигает 79—91% [30]. По мере сработки уровня личинки мигрируют в более глубокие участки. Вылет растянут с конца апреля по конец мая. В мелководной зоне водохранилища численность и биомасса вида почти на два порядка меньше, чем в оз. Виштынецком. Личинки I возраста не ведут обычного для большинства хирономид планктонного образа жизни, поэтому их массовое появление в зообентосе указывает на время отрождения молоди. Наибольший абсолютный прирост сырой массы приходился на период осеннего и весеннего роста. Следует отметить, что в период с середины декабря по март роста личинок не было, а масса особи уменьшалась в среднем на 20%. Это связано с тем, что зимой у личинок IV возраста наблюдается диапауза, которая, по данным А. И. Шиловой [27], прерывается длинным фотопериодом. С середины марта (период интенсивного развития диатомовых подольдом) личинки быстро росли и к концу апреля достигали состояния предкуколочки, то есть за 1,5 мес их средняя индивидуальная масса увеличивалась почти вдвое. Годовая продукция популяции *St. crassiforceps* в Волжском плёсе Рыбинского вдхр. на различных глубинах колебалась от 0,9 до 4,3 г/м<sup>2</sup>,  $P/B_{\text{cp}}$  — от 2,4 до 3,0 (см. табл. 1).

Все три исследованных вида хирономид из оз. Виштынецкого моноциклические, однако их развитие происходит по-разному [29]. Личинки *S. coracina* растут в течение всего вегетационного периода равномерно и к концу сентября — ноября достигают состояния предкуколочки. Для вида характерен прерывистый вылет. Осенний лёт имаго растянут до полутора месяцев, в течение этого времени метаморфоз завершают около 30% особей популяции, а оставшиеся на зимовку находятся в состоянии предкуколочки. В этот период наряду с предкуколочками в пробах встречаются личинки II и III возрастов — потомство особей, вылетевших осенью. Молодые личинки в течение всего подлёдного периода находятся в зоне профундали озера, а IV возраста мигрируют в прибрежные участки и уже в феврале массово (700—800 экз/м<sup>2</sup>) встречаются на песке на глубине 1,5—3,0 м. В оз. Матамек [38] и оз. Тити [45], кроме аналогичных горизонтальных, отмечены вертикальные миграции *S. coracina* в толщу воды. Сразу после вскрытия оз. Виштынецкого, при температуре воды 2—10°C, происходит дружный (в течение двух недель) вылет имаго. Аналогичный прерывистый вылет отмечен в озёрах Карелии [9, 17] и оз. Ужин Новгородской обл. [21]. Другие исследователи указывают на наличие только одного весеннего вылета [38, 45]. При этом в высокогорном оз. Тити [45] популяция *S. coracina* даёт одну генерацию за два года. Следует отметить, что имаго, вылетающие весной, имеют зелёный цвет, осенью — чёрный, это следует учитывать при определении вида.

У личинок *P. danubialis* развитие наблюдается в течение всего исследуемого периода (с мая по апрель), с максимальным темпом роста в конце осени — зимой, когда на серых илах обнаруживался по запаху сероводород. Несмотря на то, что личинки этого вида обитают в евтрофном участке оз. Виштынецкого (Утином заливе), их продукция на единицу площади оказалась наименьшей (см. табл. 1). Это, по-видимому, вызвано двумя причинами. Во-первых, для серых илов Утинового залива характерна большая численность

пиявок, хищных хирономид из родов *Procladius*, *Ablabesmyia*, *Cryptochironomus* и всеядных *Asellus aquaticus*, суммарная доля которых по биомассе составляла около 40%. Хищные беспозвоночные в значительном количестве потребляют молодь личинок хирономид, в том числе и этого вида. Например, в конце апреля в кишечниках большинства хищных *Procladius simplicistilus* и *Anatopynia plumipes* IV возраста обнаружено от 8 до 22 головных капсул молодых личинок родов *Einfeldia*, *Propiloscerus*, *Tanytarsus* и *Corynocera*. Во-вторых, в этом же биотопе отмечена высокая численность личинок других мирных хирономид (из родов *Einfeldia*, *Tanytarsus*, *Corynocera*) со сходным типом питания [13]. В озёрах дельты Дуная личинки *P. danubialis* доминируют среди хирономид, составляя 22—96% численности и 8—74% биомассы [33]. А. А. Черновский [26] обнаружил личинок в р. Орель на глубине 5 м на крупном песке с запахом сероводорода и описал как *Propiloscerus orielicus* Tshern. (= *P. danubialis*), что послужило поводом другим авторам отнести данный вид к реопсаммофилам [11, 16]. Как показали наши исследования и данные других авторов [33], личинки *P. danubialis* — типичные пелофилы, максимальный темп их роста наблюдается в озёрах в зимний период на илах с запахом сероводорода. Второй вид рода — *P. paradoxus* Lündström, обнаруженный нами в 1987—1990 гг. на песках водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС, хорошо отличается по личинке и куколке от *P. danubialis* [16], хотя согласно Е. А. Макаренко [11, с. 263] виды по личинкам трудно различимы. Вылет начинается сразу после вскрытия водоёма и продолжается до середины мая. Роение и спаривание происходит на водной поверхности, что и обусловило локальное распространение данного вида. Личинки I возраста не ведут обычного для хирономид планктонного образа жизни, а сразу оседают на дно. Как было установлено ранее [1], оз. Виштынецкое на 2 тыс. лет старше Балтийского моря и во время таяния последнего ледника оно не затоплялось. Вид не смог расселиться в другие водоёмы из-за неспособности имаго к перелёту.

В Рыбинском вдхр. наибольшая годовая продукция (77,0 г/м<sup>2</sup>) среди хирономид отмечена у популяции *Chironomus agilis*, обитающей в закрытом прибрежье Волжского плёса (см. табл. 1). Это связано с тем, что почти всё закрытое прибрежье покрыто зарослями макрофитов [5], которые при отмирании служат источником пищи для личинок многих видов [13]. Наибольший размах значений  $P/B_{cp}$ -коэффициента у популяции *Ch. muratensis*, по-видимому, связан с тем, что её основная часть обитает на слабо заиленных песках мелководной зоны водохранилища. При сработке уровня в течение вегетационного периода личинки мигрируют в более глубокие участки. При этом наиболее активно перемещаются личинки младших возрастов, что усложняет изучение продукции методом весовых приростов, так как иногда в результате такой миграции средняя масса особи между отдельными отборами проб уменьшалась. Не следует забывать и об агрегированности зообентоса [3], в том числе и личинок хирономид, когда на относительно небольшом расстоянии могут наблюдаться скопления личинок IV и младших возрастов. На значение  $P/B_{cp}$ -коэффициента влияет и размер ячеек сита, от которого зависит, какого возраста личинки будут оставаться при промывке грунта. Наличие такой связи можно проследить на примере популяции *St. crassiforceps* из оз. Виштынецкого, где продукция изучалась с момента появления в зообентосе личинок I возраста и значение  $P/B_{cp}$ -коэффициента со-

## 2. Длительность жизненных циклов ( $J$ ) и значения $P/B_{cp}$ -коэффициента одной генерации хирономид из различных пресноводных экосистем

Виды	Водные объекты	$J$ , лет	$P/B_{cp}$	Литературные источники
<i>Pseudodiamesa nivosa</i> (G.)	Ключ Карымайский (Камчатка)	1	2,9	[25]
<i>Diamesa zernyi</i> * Edw.	Там же	1	3,6	[25]
<i>Propilocerus orielicus</i>	Оз. Виштынецкое	1	3,0	[29]
<i>Chironomus</i> sp.	Пруд (Аляска, США)	7	3,6	[34]
<i>Chironomus agilis</i>	Рыбинское вдхр.	1	3,2	Наши данные
<i>Ch. anthracinus</i> (Zett.)	Учинское вдхр.	1	3,5	[22]
<i>Ch. anthracinus</i> **	Оз. Эсром (Дания)	1—2	3,8	[36]
<i>Ch. cingulatus</i> (Mg.)	Оз. Пибурер-Зее (Австрия)	1	3,3	[43]
<i>Ch. islandicus</i> ** К.	Оз. Миватн (Исландия)	1—2	3,4	[39]
<i>Ch. muratensis</i> **	Рыбинское вдхр.	1	3,4	Наши данные
<i>Ch. plumosus</i> L.	Оз. Севан (Армения)	1	2,6	[15]
<i>Ch. riparius</i> * (Mg.)	Пруд г. Калгари (Канада)	1	2,2	[42]
<i>Lipiniella araenicola</i>	Рыбинское вдхр.	1	3,0	Наши данные
<i>Sergentia coracina</i>	Оз. Кривое (Карелия)	1	2,9	[2]
<i>S. coracina</i>	Оз. Виштынецкое	1	2,9	[29]
<i>Stictochironomus</i> sp.	Оз. Лох-Левен (Шотландия)	1	3,0	[40]
<i>St. crassiforceps</i>	Оз. Виштынецкое	1	3,1	[29]
<i>St. crassiforceps</i> **	Рыбинское вдхр.	1	2,9	Наши данные
<i>St. histrio</i> (Fabr.)	Оз. Дуся (Литва)	1	2,6	[35]
<i>Propilocerus akamusi</i> **	Оз. Касимигаура (Япония)	1	2,0	[37]

\* Значение  $P/B_{cp}$ -коэффициента рассчитано нами по данным авторов; \*\* представлены усредненные по нескольким повторностям данные.

ставило 3,1 [28]. Если же за начало расчёта избрать момент массового появления личинок II возраста (24 июня), то это значение уменьшится до 3,0, а если III возраста (17 июля) — до 2,7.

Таким образом, в результате изучения шести моноциклических видов хирономид, обитающих на различных биотопах и глубине оз. Виштынецкого и Рыбинского вдхр., установлено, что отношение годовой продукции к сред-

невзвешенной биомассе ( $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициент) различалось незначительно, составляя в среднем  $3,0 \pm 0,1$ . Кроме мест обитания, изученные виды существенно различаются жизненными циклами, значением продукции, трофностью и глубиной мест обитания, длительностью и темпами роста и годовой суммой эффективных температур. Продукция популяции *S. coracina* ранее исследовалась в оз. Кривом (Северная Карелия) [2]. Хотя на единицу площади в оз. Виштынецком она в пять раз больше, чем в оз. Кривом, полученные значения  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента за вегетационный сезон оказались одинаковыми — 2,9.

Не располагая литературными данными по аналогичным исследованиям в пределах одного водоёма, мы сравнили значения  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента с полученными для видов, жизненный цикл которых длится один год и более (табл. 2). Приведены только те виды, продукция которых определена методами, основанными на весовых приростах, или методом Бойсен — Йенсена, дающими сходные результаты [22]. Хотя значения  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента отдельных видов в различных пресноводных экосистемах (ключая, озёрах, прудах и водохранилищах) изменяются от 2,0 до 3,8, среднее составило  $3,0 \pm 0,1$ , то есть не отличалось от такового массовых видов хирономид оз. Виштынецкого и Рыбинского вдхр.

Минимальное значение  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента (2,0) отмечено у популяции *Prosilocerus akamusi* Таканага из оз. Касимигаура [37] (см. табл. 2). Для промывки проб авторы применяли сито с размером ячеи 0,4 мм, которое задерживает преимущественно личинок IV возраста, что существенно занижает численность личинок II и III возрастов. Относительно высокое значение (3,6) получено для личинок *Chironomus* sp. из пруда на Аляске, который даёт одну генерацию за семь лет, что связано с коротким периодом открытой воды в данном водоёме — чуть более месяца [34]. В пруду г. Калгари (Канада) у другого моноциклического вида — *Ch. riparius*  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициент был равен 2,2. Таким образом, среднее значение  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента для хирономид из прудов составляет 2,9. По-видимому, значение, близкое к 3,0, характерно для одной генерации хирономид независимо от длительности её развития. Следовательно, для популяции, дающей две генерации в год, оно составит 6,0, три — 9,0 и т. д. Косвенным подтверждением этого предположения является значение  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента некоторых дициклических видов хирономид, продукцию которых определяли методом весовых приростов: *Einfeldia pagana* (Mg.) из оз. Виштынецкого — 5,8 [28] и *Chironomus plumosus* из оз. Касимигаура (Япония) — 6,4 [37].

### Заключение

В результате изучения продукции шести моноциклических видов хирономид, обитающих на различных биотопах и глубинах оз. Виштынецкого и Рыбинского вдхр., установлено, что отношение годовой продукции к средневзвешенной биомассе ( $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициент) колебалось незначительно — от 2,7 до 3,4, составляя в среднем  $3,0 \pm 0,1$ . Изученные виды существенно различались по жизненным циклам, продукции, трофности мест обитания, длительности и темпу роста. Полученное по собственным материалам и аналогичным данным других исследователей среднее значение  $P/V_{\text{ср}}$ -коэффициента, равное  $3,0 \pm 0,1$ , позволяет ре-



комендовать его для определения продукции одной генерации хирономид независимо от глубины обитания, длительности развития популяции, биотопов, суммы эффективных температур, трофности и географического положения водоёмов.

\*\*

*Вивчено продукцію і розраховано значення  $P/B_{cp}$ -коефіцієнта шести масових моноциклічних видів хирономід, що мешкають на різних біотопах і глибинах оз. Виштынецкого та Рибінського водосховища. На підставі власних результатів і даних інших дослідників визначено середнє значення  $P/B_{cp}$ -коефіцієнта, що дорівнює  $3,0 \pm 0,1$ , його рекомендовано застосовувати для розрахунку продукції одного покоління хирономід, незалежно від глибини існування, трофності та географічного розташування водойм.*

\*\*

*The production of six mass Chironomidae species inhabiting various biotopes and depths of the Vishtynetskoje Lake and the Rybinsk reservoir was studied. The values of  $P/B_{ave}$ -coefficient for these species were calculated. Using our own results and similar data of other investigators, the mean value of  $P/B_{ave}$ -coefficient has been determined to be equal to  $3,0 \pm 0,1$ . This value is recommended for calculation of production of one generation of Chironomidae regardless the depth of habitation, trophic state and geographical location of the water bodies.*

\*\*

1. Алексеев Н.К., Демидова А.Г., Берникова Т.А. и др. Озеро Виштынецкое. — Калининград: Калинингр. кн. изд-во, 1976. — 48 с.
2. Алимов А.Ф., Финогенова Н.П. Биоценозы и продуктивность бентоса. Видовой состав биоценозов // Биологическая продуктивность северных озер. — Л.: Наука, 1975. — Ч. 1. — С. 156—195.
3. Баканов А.И. Об одновременном учете плотности, агрегированности и доступности организмов // Экология. — 1989. — № 6. — С. 80—81.
4. Балущкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. — Л.: Наука, 1987. — 180 с.
5. Белявская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. — М.; Л.: Наука, 1966. — С. 162—189.
6. Былинкина А.А. Гидрохимический режим // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. — Ярославль: Изд-во Ярослав. техн. ун-та, 2000. — С. 26—40.
7. Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. — Л.: Наука, 1982. — 221 с.
8. Гасюнас И. Кормовой зоомакробентос залива Куршю марес // Куршю марес. — Вильнюс: Зинатне, 1959. — С. 191—280.
9. Заблоцкий А.А. Личинка хирономид озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. — М.; Л.: Наука, 1965. — С. 242—277.
10. Куйбышевское водохранилище. — Л.: Наука, 1983. — 214 с.
11. Макаrenchенко Е.А. Chironomidae: комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые: двукрылые. — СПб.: Наука, 1999. — Т. 4. — С. 21—295.

12. *Методическое* пособие по изучению хирономид. — Душанбе: Дониш, 1982. — 83 с.
13. *Монаков А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных. — М.: Ин-т проблем эволюции и экологии РАН, 1998. — 321 с.
14. *Мотыль Chironomus plumosus L.* (Diptera, Chironomidae). — М.: Наука, 1983. — 309 с.
15. *Островский М.С.* Рост и продукция личинок *Chironomus plumosus L.* (Chironomidae, Diptera) в оз. Севан // Экология. — 1983. — № 1. — С. 62—69.
16. *Панкратова В.Я.* Личинки и куколки комаров подсем. Ortoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). — Л.: Наука, 1970. — 344 с.
17. *Панкратова В.Я.* Chironomidae // Биологическая продуктивность северных озер. — Л.: Наука, 1975. — Т. 1. — С. 134—150.
18. *Перова С.Н.* Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. — 2012. — № 2. — С. 45—54.
19. *Полищук Л.В., Романовский Ю.Э.* Теоретический подход к расчету продукции водных животных // Журн. общ. биологии. — 1980. — Т. 61, № 5. — С. 645—654.
20. *Рыбинское* водохранилище и его жизнь. — Л.: Наука, 1972. — 364 с.
21. *Саватеева Е.Б.* Обогащение донной фауны глубоководных озер Северо-Запада РСФСР (на примере оз. Ужин) // Тр. ГосНИИРХ. — 1984. — № 224. — С. 107—115.
22. *Соколова Н.Ю.* Сравнительная оценка способов определения продукции личинок хирономид // Зоол. журн. — 1971. — Т. 30, вып. 3. — С. 46—58.
23. *Соколова Н.Ю.* Продукция донных беспозвоночных и использование ее рыбой // Бентос Уччинского водохранилища. — М.: Наука, 1980. — С. 132—160.
24. *Тодераш И.К.* Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. — Кишинев: Штиинца, 1984. — 172 с.
25. *Чебанова В.В.* Продукция двух массовых видов хирономид *Pseudodiamesa nivosa* (Goetgh.) и *Diamesa zernyi* Edw. (Diptera, Chironomidae) в ключе Карымайский (Западная Камчатка) // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 109—114.
26. *Черновский А.А.* Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 240 с.
27. *Шилова А.И.* Хирономиды Рыбинского водохранилища. — Л.: Наука, 1976. — 253 с.
28. *Щербина Г.Х.* Продукция *Stictochironomus crassiforceps* (К.) оз. Виштынецкого Калининградской области (Diptera, Chironomidae) // Биология внутр. вод. — 1985. — № 67. — С. 30—35.
29. *Щербина Г.Х.* Продукция моноциклических видов хирономид (Chironomidae) оз. Виштынецкого // Гидробиол. журн. — 1989. — Т. 25, № 2. — С. 42—45.
30. *Щербина Г.Х.* Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоёмов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. — СПб.: Гидрометеиздат, 1993. — С. 108—144.
31. *Щербина Г.Х.* Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экоси-

- стем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. — Махачкала: Наука, 2010. — С. 426—466.
32. Яблонская Е.А., Бекман М.Ю., Винберг Г.Г. Методы расчёта продукции водных популяций без постоянного пополнения // Методы определения продукции водных животных. — Минск: Вышэйш. шк., 1968. — С. 78—107.
  33. Botnariuc N., Albu P. *Propsilocerus danubialis* n. sp. (Diptera, Tendipedidae) // Bull. Stiintific, Sectia de Biol. si stiinte Agricole. — 1956. — Vol. 8, N 2. — P. 497—504.
  34. Butler M.G. Production dynamics of some arctic's *Chironomus* larvae // Limnol. Oceanogr. — 1982. — Vol. 27, N 4. — P. 728—736.
  35. Grigelis A. *Stictochironomus psammophilus* Tsh. larvae as an important component of the biocenose of littoral area in Lake Dusia // Acta. Univ. Carol. Biol. — 1978. — N 1—2. — P. 63—67.
  36. Jonasson P.M. Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Eatrom // Oikos. — 1972. — Suppl. 14. — P. 1—148.
  37. Iwakuma T., Yasumo M., Sugaya Y. Chironomid production in relation to phytoplankton primary production in Lake Kasumigaura, Japon // Verh. Intern. Verein. Theor. Angew. Limnol. — 1984. — Vol. 22, p. 2. — P. 1150—1159.
  38. Kreamer G., Harison A.D. Seasonal and diurnal migration of larvae *Sergentia coracina* (Diptera, Chironomidae) in Lake Matamek, Eastern Quebec // Ibid. — N 1. — P. 198—206.
  39. Lindegard C., Jonasson P.M. Abundance, population dynamics production of zoobenthos in Lake Myvath, Iceland // Oikos. — 1979. — Vol. 32, N 1—2. — P. 202—227.
  40. Maitland P.S., Charles N.W., Morgan N.C. et al. Preliminary research on the production of Chironomidae in Loch Leven. Scotland // Productivity problems of freshwaters. — Warszawa; Krakow, 1972. — P. 183—205.
  41. Palmén E. Studies on the ecology and phenology of the Chironomidae (Diptera) of the northern Baltic. 1. *Allochironomus crassiforceps* // Ann. Entomol. Fennica. — 1962. — Vol. 28, N 4. — P. 280—291.
  42. Rasmussen J.B. The life-history, distribution and production of *Chironomus riparius* and *Glyptotendipes paripes* in a prairie pond // Hydrobiologia. — 1984. — Vol. 119, N 1. — P. 65—72.
  43. Schlatt G. The production of *Chironomus cingulatus* Meig. in the Piburger See (Tirol, Austria) // Acta Univ. Carol. Biol. — 1978. — N 1—2. — P. 227—233.
  44. Wilda T.J. The production of five genera of Chironomidae (Diptera) in Lake Norman a North Carolina resevoir // Hydrobiologia. — 1984. — Vol. 108, N 2. — P. 145—152.
  45. Wülker W. Lebenszyklus und vertical verteilung der Chironomidae (Diptera — *Sergentia coracina* (Zett.) in Titisee // Verh. Intern. Verein. Theor. Angew. Limnol. — 1961. — Vol. 14, N 2. — P. 278—284.