

УДК 591.52:595.7(282.256.341)

Л. С. Кравцова

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ХИРОНОМИД (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) В
ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ЮЖНОГО БАЙКАЛА¹**

Исследованы видовой состав и структура таксоценозов личинок хирономид в прибрежной зоне западного борта южной котловины Байкала. Зарегистрированы 18 таксонов личинок хирономид из трех подсемейств: Diamesinae (1), Orthocladiinae (10), Chironominae (7). С использованием метода главных компонент установлено, что ведущими факторами, определяющими особенности их пространственного распределения, являются придонные течения, глубина и состав донных отложений.

Ключевые слова: хирономиды, таксоценоз, пространственное распределение, Байкал.

Личинки хирономид (Diptera, Chironomidae) являются неотъемлемой частью донных биоценозов и играют важную роль в их функционировании [1, 17, 20, 25, 26 и др.]. В оз. Байкал отмечено 166 видов и форм личинок хирономид из 5 подсемейств: Tanypodinae (11), Prodiamesinae (2), Diamesinae (10), Orthocladiinae (59), Chironominae (84) [6]. Наиболее богата как в качественном, так и в количественном отношении фауна хирономид прибрежной зоны озера на глубине от 0 до 20 м. Гидробиологические работы, посвященные личинкам хирономид Байкала, немногочисленны и содержат обобщенную количественную характеристику в разных поясах растительности или же на разных глубинах [5, 8, 14, 18]. Исследования пространственного распределения хирономид с учетом ландшафтной дифференциации дна озера ранее не проводились. В настоящее время в Байкале выделен 61 район (ландшафт), различающийся по геологическому строению и составу отложений [2]. Интерес представляет исследование особенностей пространственного распределения личинок хирономид в пределах одного ландшафта, генетически целостного, но с некоторыми морфологическими особенностями в разных местностях.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 08-04-98041 р_сибирь_а и интеграционного проекта СО РАН № 49 «Разнообразие, биogeографические связи и история формирования биот долгоживущих озер Азии».

Цель работы — выявить абиотические факторы среды, влияющие на пространственное распределение личинок хирономид в прибрежной зоне западного борта южной котловины Байкала.

Материал и методика исследований. Исследования проведены в местностях у м. Березовый и в бух. Большие Коты, расположенных в морфологических границах ландшафта, простирающегося по западному округу южной провинции Байкала от пос. Култук до м. Кадильный [2]. Мелководная терраса здесь абразионного типа, врезана в кристаллические породы архейского комплекса. Ширина ее у м. Березовый — 480 м, а в бух. Большие Коты — до 200 м, линия перегиба в подводный склон проходит по изобатам соответственно 3 и 5 м. По направлению к берегу, в зависимости от волнового воздействия на дно Байкала, выделены следующие гидродинамические области: трансформации волн — глубина до 2,7 м (I), деформации и обрушения волн — до 1,8 м (II) и полоса прибойного потока (III) [13]. В разных гидродинамических областях скорость придонных течений составляет от $< 1 \pm 0,5$ до $2,1 \pm 0,5$ м/с. Терраса и склон на глубинах от уреза до 20 м характеризуются сложным набором фаций, различающихся по составу донных отложений. У м. Березовый преобладают фации: 1 — валуны, погруженные в песок и щебень (до глубины 1,2 м); 2 — коренные породы, покрытые валунно-песчано-галечным материалом (3,2 м); 3 — валунно-щебнистый материал, отдельные участки выхода коренных пород (3,8 м); 4 — коренные породы, покрытые валунно-щебнистым материалом (4,1 м); 5 — выходы коренных пород, покрытые одиночными валунами и пятнами песка (7,9 м); 6 — коренные породы, выступы и ступени с наносами мелкого песка, щебня, обломков (18 м). В бух. Большие Коты (15 км к северо-западу от м. Березовый) встречаются следующие фации: 7 — валуны (1,3 м); 8 — валуны, погруженные в песчано-гравийно-галечный материал (3,0 м); 9 — песок (3,6 м); 10 — валуны в ярусной упаковке, погруженные в песчано-гравийно-галечный материал (4,1 м); 11 — пески с отдельными валунами (5,7 м); 12 — заиленный склон со щебнем, галькой, неокатанными обломками пород (18,5 м).

Всего на разных фациях у м. Березовый (август, 2003 г.) и в бух. Большие Коты (август, 1988 г.), используемых для сравнения, собрано 60 количественных проб бентоса. Отбор проб (не менее трех повторностей на каждой фации) произведен водолазами. Из учетной рамки площадью $0,1 \text{ м}^2$ на фациях мелкообломочного материала (песок, щебень) пробы отбирали совком, а на коренных породах — эрлифтром. Валуны и обломки пород (на фациях грубообломочного материала) из этой же рамки отбирали вручную с использованием водолазных мешков. Камни, поднятые со дна, помещали в таз и с их поверхности щеткой счищали беспозвоночных. Все пробы промывали через сачок из мельничного газа № 35 и фиксировали 4%-ным формалином. Обработку материала проводили по общепринятой в гидробиологии методике².

Для оценки относительной биотопической приуроченности часто встречающихся личинок хирономид рассчитывали показатель F_{ij} , изменяющийся от -1 до +1 [12]. Если вид обитает исключительно в данном местообитании,

² Помощь в сборе и обработке материала оказали О. В. Майер и сотрудники лаборатории водных беспозвоночных ЛИН СО РАН.

$F_{ij} = +1$, если его полностью избегает, $F_{ij} = -1$, а при «безразличном» отношении к данному биотопу — $F_{ij} = 0$. Разнообразие хирономид оценивали по информационному показателю Шеннона (бит), рассчитанному по формуле

$$H = -\sum n_i/N \log_2(n_i/N),$$

где n_i — оценка значимости каждого вида; N — сумма оценок значимости; H — видовое разнообразие [10]. При характеристике структуры таксоценозов хирономид, выделенных по доминирующему по биомассе видам, использовали показатель разнообразия Шеннона (бит/мг) и индексы доминирования и выравненности [10]. При оценке разнообразия хирономид с учетом фациальной неоднородности дна на разных глубинах использовали показатель Шеннона (бит/экз.), так как численность в большей мере, чем биомасса, характеризует пространственное взаимодействие видов.

Влияние факторов среды на пространственное распределение хирономид оценивали по методу главных компонент. В качестве переменных использовали X_1 — численность (N , экз/м²), X_2 — биомассу (B , мг/м²) и X_3 — видовое разнообразие (H , бит/экз.), X_4 — расстояние от берега (м), X_5 — глубину (м), X_6 — скорость придонных течений (м/с), X_7 — состав донных отложений фаций 1—6.

Результаты исследований

В августе 2003 г. у м. Березовый отмечены 12 таксонов хирономид из 18, распространенных в этой местности и в бух. Большие Коты (табл. 1).

Наиболее часто ($P = 53$ —82%) здесь встречаются *O. gr. nitidoscutellatus*, *Orthocladius* sp., *P. baicalensis* и *C. gr. silvestris* ($P = 24\%$). Встречаемость других видов — *C. gr. tremulus*, *M. gr. pedellus* составляет от 12 до 18%, а *N. minuta*, *Oliveridia* sp., *O. gr. saxicola* относятся к редким ($P < 10\%$). Судя по показателю F_{ij} , прослеживается неоднородность пространственного распределения личинок хирономид у м. Березовый (рис. 1).

Orthocladius sp. приурочен к глубине 1,2 м ($F_{ij} = +0,9$), тогда как другие глубины избегает (F_{ij} от -0,1 до -1,0). *C. gr. silvestris* предпочитает глубину 3,2—3,8 м (F_{ij} от +0,8 до +0,9). *O. gr. nitidoscutellatus* и *P. baicalensis* концентрируются преимущественно в диапазоне глубин от 3,2—3,8 до 18,0 м. F_{ij} колеблется у первого вида от +0,2 до +0,3, у второго — от +0,6 до +0,7 (за исключением глубины 4,1 м, где в составе донных отложений отсутствует мелкий песок, там $F_{ij} = -0,2$).

Выявлено три таксоценоза личинок хирономид с доминированием по биомассе *Orthocladius* sp., *C. gr. silvestris* и *O. gr. nitidoscutellatus*. Количество видов в их составе колеблется от 4 до 5, на руководящий вид приходится более 50% общей биомассы, видовое разнообразие составляет менее 1,0 бит/мг (табл. 2).

1. Таксономический состав личинок хирономид у м. Березовый и в бух. Большие Коты

Таксоны	м. Березовый	бух. Большие Коты
п/сем. Diamesinae		
<i>Potthastia longimana</i> (Kieff., 1922)	—	+
п/сем. Orthocladiinae		
<i>Cricotopus bicinctus</i> (Meig., 1818)	—	+
<i>Cricotopus</i> sp.	—	+
<i>C. gr. silvestris</i>	+	—
<i>C. gr. tremulus</i>	+	—
<i>Orthocladius frigidus</i> (Zett., 1838)	—	+
<i>O. gr. nitidoscutellatus</i>	+	+
<i>O. gr. olivaceus</i>	—	+
<i>O. gr. saxicola</i>	+	+
<i>Orthocladius</i> sp.	+	—
<i>Oliveridia</i> sp.	+	—
п/сем. Chironominae		
триба Tanytarsini		
<i>Neozavrelia minuta</i> Linev., 1963	+	+
<i>Paratanytarsus baicalensis</i> (Tshern., 1949)	+	+
триба Chironomini		
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776)	+	+
<i>Sergentia baicalensis</i> Tshern., 1949	+	+
<i>S. flavodentata</i> Tshern., 1949	+	+
<i>S. nebulosa</i> Linev. et al., 1984	—	+
<i>Sergentia</i> sp.	+	+

Установлены характерные зоны обитания таксоценозов: *Orthocladius* sp. — полоса прибойного потока, *C. gr. silvestris* — деформации и обрушения волн и *O. gr. nitidoscutellatus* — трансформации волн (рис. 2).

Анализ данных методом главных компонент выявил, что основную долю (93,3%) вариабельности исходных переменных учитывают три главные компоненты (1-я — 70,4%, 2-я — 14,3%, 3-я — 8,6%). Первая компонента характеризует вариабельность численности, биомассы и видового разнообразия личинок хирономид в зависимости от скорости придонных течений. Вторая компонента отражает зависимость разнообразия личинок хирономид от глубины. Третья компонента иллюстрирует вариабельность количествен-

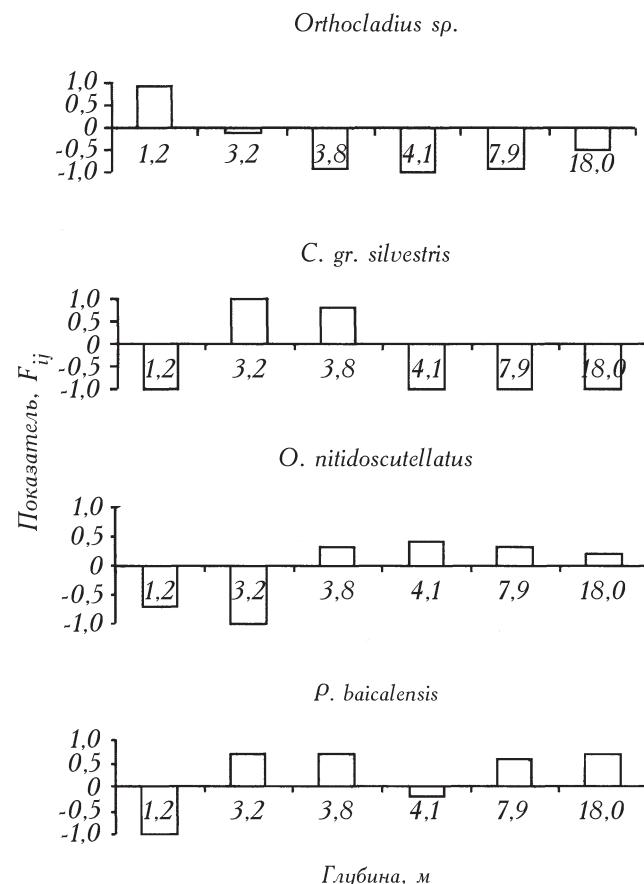
ных показателей и разнообразия личинок хирономид в зависимости от состава донных отложений, расположенных на определенном расстоянии от берега на соответствующей глубине (рис. 3).

Общее обилие хирономид на разных фациях у м. Березовый и в бух. Большие Коты показано на рисунке 4. Разнообразие хирономид по показателю Шеннона снижается в этих местностях с возрастанием глубины (рис. 5).

Обсуждение результатов исследований

Распределение личинок хирономид в Байкале крайне неравномерно. В прибрежной зоне на глубине 0—5 м у восточного борта южной котловины озера доля хирономид составляет 8—20% общей численности макробеспозвоночных [5], а у западного, в бух. Большие Коты (глубина 0,0—1,5 м) — 68% [3]. Роль личинок хирономид среди макробеспозвоночных у м. Березовый (1,2—18 м) невелика. На них приходится 1—29% численности и менее 1% общей биомассы, что обусловлено в какой-то мере временем отбора проб. Максимальные количественные показатели личинок у м. Березовый наблюдаются в марте и мае [6], а у восточного борта южной котловины — в июле [14]. В августе популяции многих видов хирономид становятся разреженными из-за вылета имаго, что отражается на общих показателях обилия в донных биоценозах. В других озерах, например Титикака, Хазар, Сува, хотя и расположенных в разных широтах, обилие личинок хирономид также снижается к осени [23, 24, 27].

Фауна хирономид у м. Березовый и в бух. Большие Коты небогата видами по сравнению с таковой в подвод-



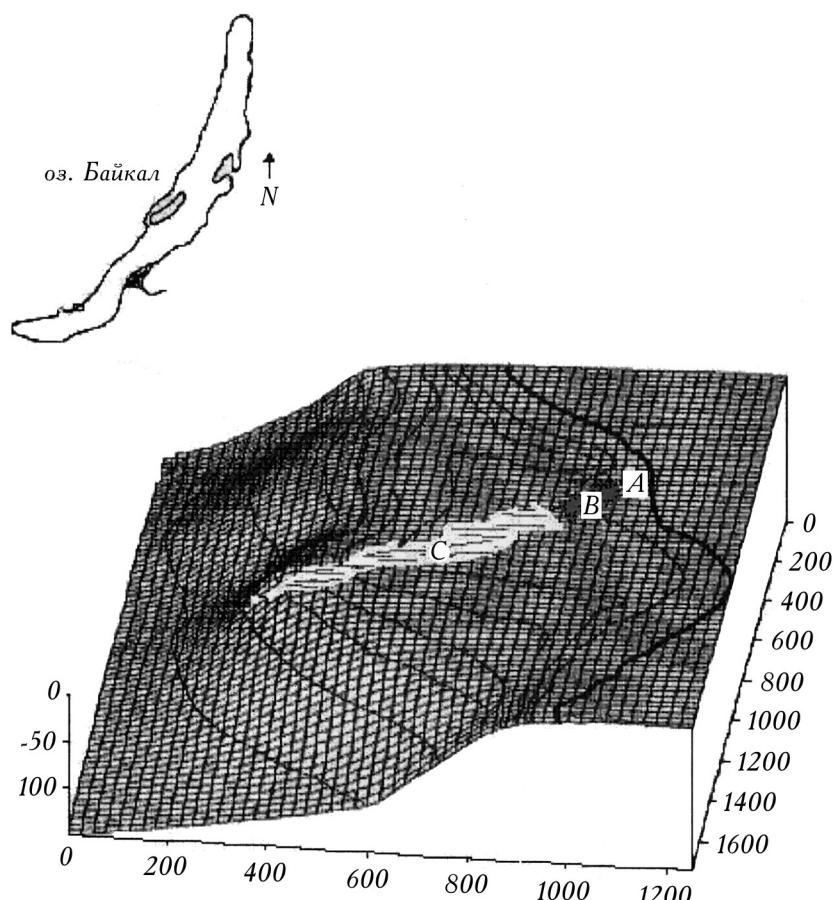
1. Показатели относительной биотопической приуроченности массовых видов личинок хирономид на разной глубине у м. Березовый (август, 2003 г.).

2. Таксоценозы хирономид, распространенные у м. Березовый (август, 2003 г.)

Таксоценозы	Количество видов	Доля доминирующего вида в общей биомассе, %	Средняя биомасса таксоценоза, МГ/М ²	Среднее квадратическое отклонение биомассы, ± σ	Видовое разнообразие по Шеннону, бит/МГ	Индекс доминирования	Индекс выравненности	Число проб
<i>Orthocladius</i> sp.	5	59	196	219	1,0	0,46	0,60	3
<i>C. gr. silvestris</i>	5	69	75	55	0,7	0,69	0,41	3
<i>O. gr. nitidoscutellatus</i>	4	82	19	13	0,5	0,80	0,29	8

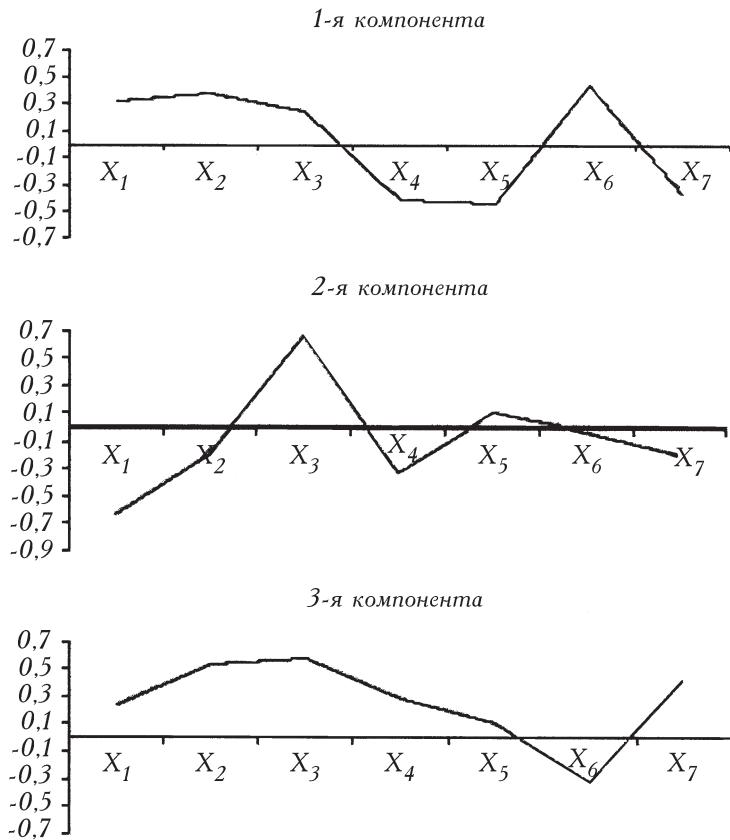
ных ландшафтах восточного борта южной котловины Байкала, где на участках р. Утулик — р. Хара-Мурина и р. Похабиха — р. Безымянная насчитывается от 52 до 74 видов и форм [4, 5, 14]. В этих местностях спектр видов более широк благодаря большей протяженности участков и наличию многочисленных притоков (крупных рек, ручьев). Здесь часто встречаются не только лимнофилы, но и реофилы, составляющие 33% общего числа видов хирономид [15]. В местности у м. Березовый притоки отсутствуют, а фауна хирономид обеднена. Большинство видов, зарегистрированных здесь и в бух. Большие Коты, являются типичными обитателями каменистых и мягких (песок, илистый песок, ил) грунтов Байкала, но встречаются они не только в пределах акватории озера. Например, *C. gr. silvestris* имеет голарктическое распространение, личинки обычны для водоемов европейской части России и Дальнего Востока [1, 9, 17], а *M. gr. pedellus* — для озер Забайкалья [8], Европы, Азии, Северной Америки, Канады [19]. Байкальские эндемики в рассматриваемых местностях представлены видами *P. baicalensis*, *N. minuta*, *S. baicalensis*, *S. flavidentata* и *S. nebulosa* (см. табл. 1).

Характерной чертой таксоценозов хирономид, распространенных у м. Березовый и в бух. Большие Коты, у восточного борта южной котловины озера [4], а также в других пресноводных водоемах [11], является высокая степень доминирования одного вида и низкая выравненность. В исследованной местности у м. Березовый фауна хирономид обеднена, что в целом отражается на разнообразии таксоценозов и их количестве — всего 3 из 17 известных в Байкале (см. табл. 2). По мере удаления от берега вглубь озера таксоценозы с доминированием того или иного вида постепенно сменяют друг друга, при этом границы характерных зон их обитания частично перекрываются (см. рис. 2). Известно, что абиотические факторы среди играют важную роль в расселении личинок хирономид в различных водоемах и водотоках [16, 21, 22, 26]. Рассмотрим некоторые из них в условиях Байкала, характеризующегося сложным геоморфологическим строением котловины, своеобразным гидрологическим и термическим режимом вод, отличающих его от большинства пресноводных озер.



2. Карта-схема характерных зон обитания таксоценозов хирономид у м. Березовый (Южный Байкал). Таксоценозы: A — *Orthocladius* sp., B — *C. gr. silvestris*, C — *O. gr. nitidoscutellatus* и условные границы их распространения на карте [13] рельефа дна береговой зоны между м. Лиственичный и м. Сытый. Жирная линия — урез воды.

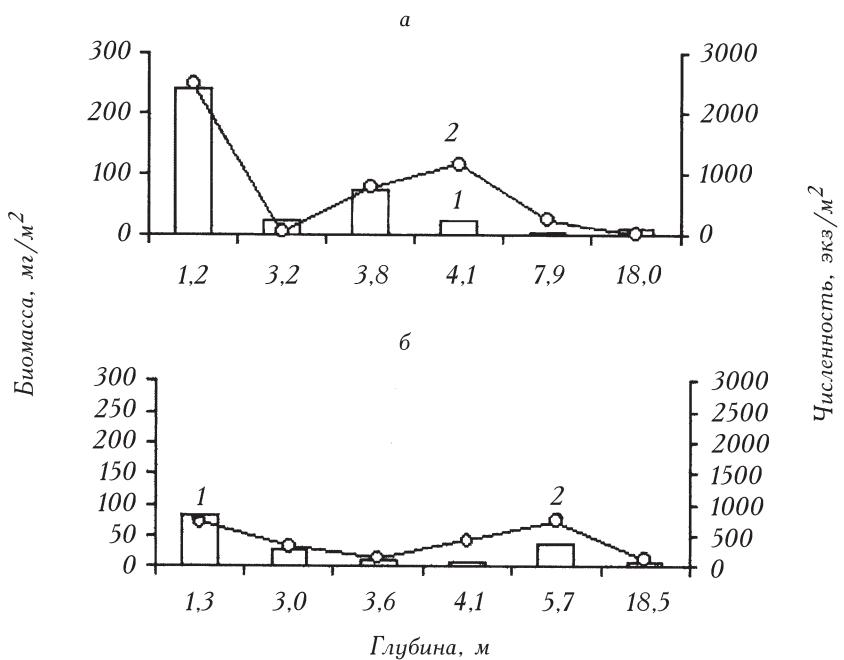
Среди абиотических факторов придонные течения относятся к наиболее значимым в жизнедеятельности личинок хирономид. Именно они вносят наибольший вклад в общую дисперсию измеренных параметров (см. рис. 3). В областях с большой скоростью придонных течений (деформации волн и прибойного потока) обилие хирономид выше (численность 1490 ± 770 экз./ m^2 и биомасса 140 ± 80 мг/ m^2), чем в условиях слабых течений. В области трансформации волн, где скорость придонных течений < 1 м/с, численность (470 ± 220 экз./ m^2) и биомасса ($13,6 \pm 5$ мг/ m^2) личинок хирономид на порядок ниже. По всей видимости, придонные течения создают благоприятные условия для обитания хирономид: улучшают аэрацию воды и ее перемешивание, осуществляют перенос взвешенного вещества, включая органическое, необходимое для питания личинок. Благодаря придонным течениям личинки хирономид могут расселяться на значительные расстояния от места выхода из кладки. Наблюдения за их жизненными циклами в Учинском водохранилище показали, что течения способствуют миграциям личи-



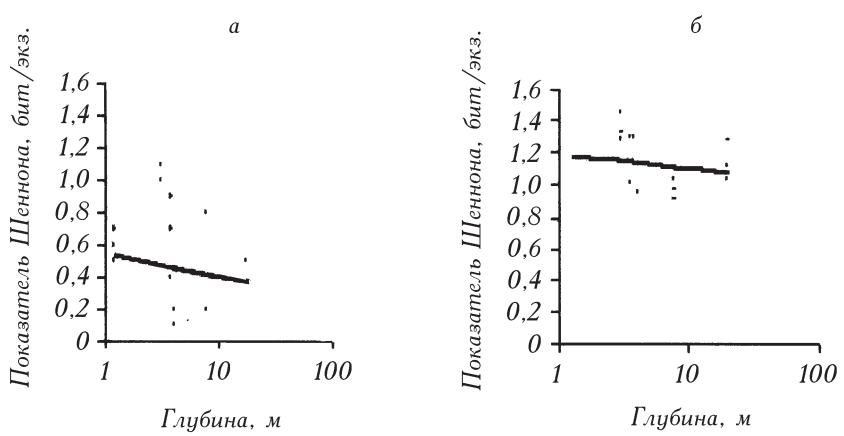
3. Нагрузки на главные компоненты исходных переменных. По оси абсцисс — переменные X (обозначения см. раздел «Материал и методика исследований»), по оси ординат — показатели вклада каждой переменной X в общую вариабельность признаков.

нок при поиске подходящего субстрата [16]. Но в районе исследований хирономид избегают переходные зоны от области трансформации волн к области обрушения, в таких местах плотность их поселения невелика (60 ± 5 экз./м²).

Придонные течения, вызванные ветровым волнением, тесно сопряжены с глубиной. Чем меньше глубина, тем больше силовое воздействие орбитальной составляющей волны на дно. Поэтому глубина, судя по второй главной компоненте (см. рис. 3), не менее значимый фактор в пространственном распределении хирономид. Для организмов важно, где происходит развитие, так как на несвойственной для них глубине метаморфоз личинок затягивается [7, 16]. На больших глубинах личинки недополучают тепла и им сложнее пройти все стадии развития до вылета имаго. Тем не менее, как в Байкале [5, 8, 14], так и в других водоемах [16, 17] фауна хирономид дифференцирована по глубине, благодаря биологическим особенностям видов, выработанным в ходе эволюции. Известно, что в Байкале одни виды откладывают прикрепленные к субстрату кладки на мелководье у берега, другие

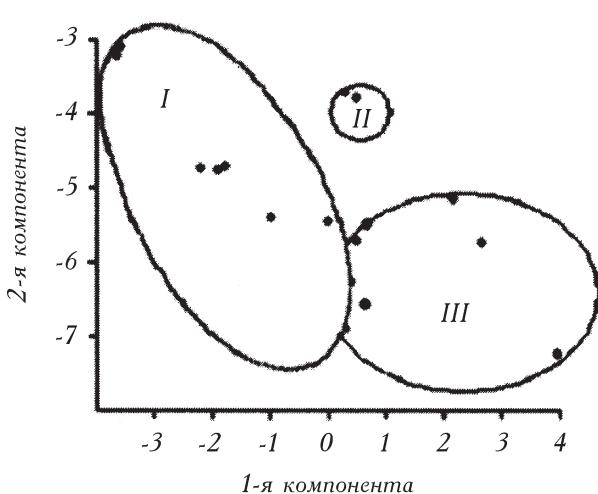


4. Зависимость биомассы (1) и численности (2) личинок хирономид от состава донных отложений на разных глубинах у м. Березовый (а) и в бух. Большие Коты (б). Состав донных отложений — см. раздел «Материал и методика исследований», фации 1—12.



5. Зависимость разнообразия личинок хирономид от глубины в разных местностях Южного Байкала: а — у м. Березовый, б — в бух. Большие Коты.

сбрасывают на поверхность воды кладки, которые затем свободно погружаются на дно на разной глубине [7]. На литорали Байкала (0—20 м), ближе к урезу, сконцентрированы преимущественно представители п/сем. Orthocladiinae, тогда как в глубоководных зонах сублиторали (20—70 м) и супраабиссали (70—250 м), иногда в абиссали на глубине от 328 м до 1580 м встречают-



6. Расположение станций отбора проб в плоскости двух первых главных компонент (м. Березовый, 2003 г.). Облака точек — мес-тообитания, расположенные в разных гидродинамических областях: I — трансформации волн; II — в переходной зоне из области трансформации волн к их обрушению; III — сильной деформации, обрушения волн и прибойного потока.

условиям и обилию хирономид, охарактеризованным выше.

Не менее важным фактором в пространственном распределении хирономид, судя по третьей главной компоненте (см. рис. 3), является фациальная неоднородность дна. Хотя этот фактор и вносит меньший вклад в общую вариабельность массива переменных, чем два предыдущих, тем не менее количественное распределение личинок и их разнообразие связаны с составом донных отложений (см. рис. 4). Гидро- и литодинамика оказывают влияние на формирование мозаики фаций прибрежной зоны водоемов и, как следствие, на состав фауны и ее распределение. Неподвижность валунов, погруженных в песчано-галечно-щебнистый материал, в полосе прибойного потока создает относительную стабильность биотопа, позволяющую хирономидам п/сем. *Orthocladiinae* жить и развиваться в зоне волновой активности у берега. На фациях валунов мелководной террасы у м. Березовый и бух. Большие Коты количественные показатели хирономид выше, чем на коренных породах с наносами щебня или обломков (см. рис. 4), где колебание, трение поверхностей, сальтация обломочного материала в период сильного волнения создают неблагоприятные условия для обитания. Разнообразный, смешанный состав донных отложений на террасе отражается на разнообразии фауны, здесь встречаются представители как *Orthocladiinae*, так и *Chironominae*. За пределами мелководной террасы происходит смена литодинамических факторов на седиментационные. На ступенях и полках подводного склона в донных отложениях содержится больше илистой фракции и мелкого песка [13], а в фауне хирономид начинают преобладать пело- и псаммофильные виды п/сем. *Chironominae*. В частности, на фациях подвод-

ся виды из п/сем. *Chironominae*, преимущественно байкальские эндемики р. *Sergentia* [8]. В целом разнообразие хирономид снижается с нарастанием глубины и ослаблением гидродинамического фактора (см. рис. 5).

Зависимость пространственного распределения личинок хирономид от скорости придонных течений и глубины наглядно иллюстрирует рисунок 6. Все множество точек в плоскости двух первых главных компонент делится на три подмножества (I, II, III), соответственно разным гидродинамическим

ного склона у м. Березовый доминируют личинки *P. baicalensis*, при этом общая численность и биомасса хирономид ниже, чем на мелководной террасе и в подводной части пляжа. Аналогичные закономерности прослеживаются в бух. Большие Коты, где на заиленном подводном склоне с галькой преобладают *P. baicalensis* и *S. baicalensis*, а общие количественные показатели хирономид невысоки.

Заключение

Фауна хирономид оз. Байкал в разных местностях отрезка, простирающегося от пос. Култук до м. Кадильный, представлена 18 таксонами личинок хирономид из трех подсемейств: *Diamesinae* (1), *Orthocladiinae* (10), *Chironominae* (7). Ведущими абиотическими факторами, влияющими на их пространственное распределение, являются придонные течения, глубина и характер донных отложений. Взаимодействуя в комплексе, они формируют мозаику фаций и, соответственно, накладывают отпечаток на состав и особенности распределения личинок хирономид в прибрежной зоне Байкала. В местообитаниях, находящихся в условиях интенсивной гидро- и литодинамики, концентрируются личинки п/сем. *Orthocladiinae*, требовательные к высокому содержанию кислорода и перемешиваемости вод. При смене литодинамических факторов на седиментационные, в местах аккумуляции тонких наносов (мелкий алеврит, пелит), преобладают типичные лимнофилы п/сем. *Chironominae* — обитатели стоячих вод.

**

Досліджено видовий склад і структуру таксоценозів личинок хирономід у прибережній смузі західного борту південної котловини оз. Байкал. Зареєстровано 18 таксонів личинок хирономід з трьох підродин: Diamesinae (1), Orthocladiinae (10) та Chironominae (7). Із застосуванням методу головних компонент встановлено, що провідними факторами, які визначають особливості їх просторового розподілу, є придонні течії, глибина та склад донних відкладів.

**

In this work, we studied species composition and structure of communities of chironomides larvae in the coastal zone of Southern Baikal. We have registered 18 species of chironomides larvae from 3 subfamilies: Diamesinae (1), Orthocladiinae (10), and Chironominae (7). Using the method of principal components, it was established that rates of near-bottom currents, depth and composition of bottom sediments were major factors which determine peculiarities of special distribution.

**

1. Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. — Л.: Наука, 1987.— 179 с.
2. Карабанов Е.Б. Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала / Под ред. К. М. Петрова. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 3—66.
3. Кожова О.М., Кравцова Л.С. Макрозообентос западного побережья Южного Байкала (бухта Большие Коты). — Иркутск, 1994. — 12 с. — Рукопись деп. в ВИНИТИ № 1945-В 94.

4. Кравцова Л.С. Зообентос в системе гидробиологического мониторинга оз. Байкал: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 1991. — 24 с.
5. Кравцова Л.С. Пространственное распределение хирономид (Diptera, Chironomidae) в условиях оз. Байкал и его притоков // Евразиат. энтомол. журн. — 2005. — Вып. 4 (1). — С. 81—85.
6. Кравцова Л.С. Хирономиды водоемов Прибайкалья // Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны / Под ред. А. С. Плешанова. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. — С. 155—165.
7. Линевич А.А. Биология беспозвоночных Байкала // Тр. Лимнол. ин-та СО РАН. — 1963. — Т. 21. — С. 1—48.
8. Линевич А.А. Хирономиды Байкала и Прибайкалья. — Новосибирск: Наука, 1981. — 152 с.
9. Макарченко Е.А., Зорина О.В., Макарченко М.А., Сергеева И.В. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна озера Ханка (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток, Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 152—186.
10. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — 376 с.
11. Пастухова Е.В., Бахтина В.И., Мирошниченко М.П. и др. Структура сообществ // Мотыль Chironomus plumosus L. (Diptera, Chironomidae) / Под ред. Н. Ю. Соколовой. — М.: Наука, 1983. — С. 260—274.
12. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука, 1982. — 287 с.
13. Потемкина Т.Г., Потемкин В.Л., Сутурин А.Н., Тимошкин О.А. Особенности динамики береговой зоны юго-западного побережья озера Байкал // География и природ. ресурсы. — 2005. — № 3. — С. 51—56.
14. Самбурова В.Э. Хирономиды // Состояние сообществ южного Байкала / Под ред. О. М. Кожовой. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. — С. 94—104.
15. Самбурова В.Э. Значение реофильной фауны в таксоценозе хирономид лitorали Южного Байкала // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф., Иркутск, 19—22 окт. 1982 г. — Иркутск, 1982. — С. 54.
16. Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И. Экология массовых видов донных беспозвоночных // Бентос Учинского водохранилища / Под ред. Г. Г. Винберга. — М.: Наука, 1980. — С. 39—131.
17. Тодераш И.К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. — Кишинев: Штиинца, 1984. — 171 с.
18. Шаповалова И.М. Хирономиды каменистой лitorали Байкала // Гидробиол. журн. — 1969. — Т. 5, № 1. — С. 60—63.
19. Ashe P., Cranston P.S. Family Chironomidae // Catalogue of Palaearctic Diptera / Edit. Soos and L. Paap. — Budapest, 1990. — P. 113—441.
20. Botts S.P. Chironomid assemblages in Lake Erie coastal wetland // Fresh. Biol. — 1997. — Vol. 37. — N 2. — P. 277—286.
21. Brodersen K.P., Anderson N.J. Distribution of chironomids (Diptera) in low arctic West Greenland lakes: trophic conditions, temperature and environmental reconstruction // Ibid. — 2002. — Vol. 47. — P. 1137—1157.

22. Crozet B.L., Lencioni V., Ólafsson J.S. et al. Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams // Ibid. — 2001. — Vol. 46. — P. 1791—1809.
23. Lake Titicaca / Eds. C. Dejoux, A. Iltis. — Dordrecht: Kluwer Acad. publ., 1992. — P. 387—632.
24. Telloğlu A., Çitil C., Şahin I. Distribution of Chironomidae (Diptera) Larvae in Hazar Lake, Turkey // J. Appl. Biol. Sci. — 2008. — Vol. 2. — P. 77—80.
25. Ten Winkel E.H., Davids C. Population dynamic aspects of Chironomid larvae of the littoral zone of Lake Maarsseveen I // Hydrobiol. Bull. — 1987. — Vol. 21, N 1. — P. 81—94.
26. Wilson S.E., Gajewski K. Modern Chironomid Assemblages and Their Relationship to Physical and Chemical Variables in Southwest Yukon and Northern British Columbia. — 2004. — Vol. 36. — N 4. — P. 446—455.
27. Yamagishi H., Fukuhara H. Ecological Studies on Chironomids in Lake Suwa // Oecol. — 1971. — Vol. 7. — P. 309—327.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

Поступила 25.03.10