

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.587

DOI: 10.17072/1994-9952-2019-2-197-205.

М. С. Алексеевна, Е. В. Преснова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ХИРОНОМИД В ДОННЫХ СООБЩЕСТВАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО РАЙОНА ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В МНОГОЛЕТНЕМ АСПЕКТЕ

Обобщены данные мониторинговых наблюдений за изменениями структуры хирономидных сообществ центрального района Воткинского водохранилища. Стационарные исследования проводились на базе Камской биологической станции с 1975 по 2014 гг. Зообентос собирали в течение вегетационного сезона на правобережном и левобережном мелководье, а также в глубоководной зоне водоема. Установлен таксономический состав, выявлены доминантные комплексы, рассмотрены количественные показатели развития личинок хирономид на разных биотопах водохранилища. Высокие качественные и количественные показатели развития хирономидоценозов отмечены на залитой пойме левобережного мелководья, здесь складываются благоприятные условия для развития личинок хирономид. Изучение сезонной динамики численности и биомассы личинок хирономид показало, что большинство популяций, обитающих на правобережном мелководье, являются моноциклическими, на левобережье распространены как моноциклические, так и дициклические виды. Наблюдения позволили установить многолетние периоды, в течение которых изменялась продуктивность и видовой состав хирономидоценозов, что связано с поступлением в водохранилище органических загрязнений.

Ключевые слова: хирономиды; сообщество; структура; мониторинг; Воткинское водохранилище; биотоп.

M. S. Aleksevina, E. V. Presnova

Perm State University, Perm, Russian Federation

THE MAIN REGULARITIES OF DISTRIBUTION CHIRONOMIDS IN BENTHIC COMMUNITIES THE CENTRAL AREA OF THE VOTKINSK RESERVOIR IN LONG-TERM PERSPECTIVE

The data of monitoring observations of changes in the structure of chironomid communities of the central region of the Votkinsk reservoir are summarized. Stationary studies were conducted on the basis of the Kama Biological Station from 1975 to 2014. Zoobenthos was harvested during the growing season in the right-bank and left-bank shallow waters, as well as in the deep-water zone of the water. The taxonomic composition has been established, dominant complexes have been identified, quantitative indicators of the development of chironomid larvae on different biotopes of the reservoir have been considered. High qualitative and quantitative indicators of the development of chironomidocenoses are noted on the flooded floodplain of the left-bank shallow water, favorable conditions for the development of chironomid larvae develop here. The study of the seasonal dynamics of the abundance and biomass of chironomid larvae showed that the majority of the chironomid populations living in the right-bank shoal are monocyclic, and both monocyclic and dicyclic species are common on the left bank. Monitoring observations made it possible to establish long-term periods during which the productivity and species composition of chironomidocenoses changed, which is connected with the entry of organic pollutants into the reservoir.

Key words: chironomids; community; structure; monitoring; Votkinsk reservoir; biotope.

Введение

В пресноводных экосистемах наиболее разнообразной в видовом отношении группой являются личинки комаров звонцов (Diptera, Chironomidae).

Составляя 30–40% видовой состава донных животных, они обеспечивают устойчивость и стабильность бентоценозов. Высокая скорость продуцирования органического вещества личинками хирономид определяет большую долю их в общей

продукции зообентоса. Общеизвестно большое практическое значение личинок, как основного корма для многих бентосоядных рыб и водных беспозвоночных. Велика роль хирономид в процессах самоочищения водоемов, так как в сильно загрязненных и эвтрофных водоемах развиваются эврибионтные виды, которые в процессе питания используют загрязняющие вещества, прежде всего органические. Поэтому исследованиям этой группы донных животных посвящены многие монографии российских специалистов [Боруцкий, 1963; Яблонская, 1968; Соколова, 1973; Шилова, 1976; Тодераш, 1984; Балущкина, 1987; Поздеев, 2006; Зинченко, 2011 и др.].

Целью нашего сообщения является выявление закономерностей пространственного и временного распределения отдельных видов хирономид и хирономидных сообществ в мелководной и глубоководной зонах центрального района Воткинского водохранилища. Исследования проведены на базе Камской биостанции (г. Оханск) в 1975–2014 гг. и являются итогом мониторинговых наблюдений за зообентическими сообществами водохранилища.

Материал и методы исследования

С 1975 по 2014 гг. в отдельные годы с мая по ноябрь через каждые 10–15 дней на базе Камской биостанции проводились стационарные сборы зообентоса дночерпателем Петерсена (250 см²) в право- и левобережной литорали и глубоководной зоне водохранилища по стандартной сетке станций. За каждый вегетационный сезон отбирали около 60 бентосных проб. Методы сбора и анализа материала достаточно унифицированы [Методика ..., 1975]. Для определения личинок хирономид использовали определители А.А. Черновского [1949], В.Я. Панкратовой [1970, 1977, 1983], а в последние годы – Е.А. Макаренко [1999].

Для каждого вида хирономид на разных биотопах в течение вегетационного периода подсчитаны средние значения численности (N) и биомассы (B), определена частота встречаемости (P), выражен-

ные в процентах. Используя эти показатели, вычисляли величину доминантного индекса [Щербина, 2001]:

$$Id = \sqrt[3]{N \cdot B \cdot P},$$

что позволяет оценить их роль в бентоценозах.

В сборе и обработке материала активное участие принимали студенты-гидробиологи университета, выполняя дипломные работы и магистерские диссертации. Всем им выражаем большую благодарность.

Результаты исследований

За время наших исследований в центральном районе Воткинского водохранилища (1975–2014 гг.) отмечено 59 видов личинок хирономид, которые представлены подсемействами *Tanypodinae*, *Diamesinae*, *Prodiamesinae*, *Orthoclaadiinae* и *Chironominae*. Наибольшее число видов (39) относится к подсемейству *Chironominae*, что составляет 66% общего числа зарегистрированных видов, или 61–66% видового богатства на разных биотопах. Роль остальных подсемейств хирономид в составе бентофауны отдельных биотопов водохранилища весьма ограничена: среди *Orthoclaadiinae* отмечено 10 видов, что обеспечивает 17–21% разнообразия хирономид на разных биотопах, из *Tanypodinae* зарегистрировано 7 видов (9–11%). Подсемейства *Diamesinae* и *Prodiamesinae* насчитывали в совокупности 3 вида (не более 4% видового богатства хирономид). По своим экологическим характеристикам – это эврибионтный комплекс видов, адаптированных к илистым грунтам и изменениям содержания кислорода в воде и, прежде всего, в грунтах. Особенно показателен отбор эврибионтных видов среди представителей *Orthoclaadiinae* как более оксифильной группы животных. Их фауна на исследованном участке представлена исключительно фитофильными и фитопелофильными видами, среди которых наиболее распространены хирономиды родов *Psectrocladius*, *Cricotopus* и *Paratrichocladus* (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и частота встречаемости* личинок хирономид на разных биотопах центрального района Воткинского водохранилища в период 1975–2014 гг.

Таксон	Право-бережное мелководье	Русло	Левобережное мелководье
подсемейство <i>Tanypodinae</i>	4	4	4
<i>Ablabesmyia (Ablabesmyia) monilis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries, 1823)	–	+	–
<i>Procladius (Holotanypus) choreus</i> (Meigen, 1804)	+	+	+
<i>Procladius (Holotanypus) ferrugineus</i> (Kieffer, 1918)	+	+++	++
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius, 1787)	–	+	+
<i>Tanypus (Tanypus) punctipennis</i> Meigen, 1818	+	–	–
<i>Thienemannimyia geijskesi</i> (Goetghebuer, 1934)	+	–	–

Продолжение табл. 1

Таксон	Право- бережное мелководье	Русло	Левое- бережное мелководье
подсемейство <i>Diamesinae</i>	0	1	2
<i>Pothastia gaedii</i> (Meigen, 1838)	–	+	+
<i>Pothastia longimanus</i> Kieffer, 1922	–	–	+
подсемейство <i>Prodiamesinae</i>	1	1	1
<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)	+	++	++
подсемейство <i>Orthoclaadiinae</i>	6	7	9
<i>Cricotopus (Cricotopus) bicinctus</i> (Meigen, 1818)	–	–	+
<i>Cricotopus (Isoclaadius) sylvestris</i> (Fabricius, 1794)	+	+	+
<i>Cricotopus (Paratrithoclaadius) sp.</i>	++	+	++
<i>Nanoclaadius (Nanoclaadius) dichromus</i> (Kieffer, 1906)	+	+	–
<i>Orthoclaadius (Pogonoclaadius) consobrinus</i> (Holmgren, 1869)	–	–	+
<i>Parakiefferiella bathyphila</i> (Kieffer, 1912)	–	–	+
<i>Parakiefferiella triquetra</i> (Pankratova, 1970)	+	+	+
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) psilopterus</i> (Kieffer, 1906)	++	+	++
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) simulans</i> (Johannsen, 1937)	+	+	+
<i>Psectrocladius sp.</i>	–	+	+
подсемейство <i>Chironominae</i>	25	22	28
Триба <i>Chironomini</i>	20	18	21
<i>Chernovskia orbicus</i> (Townes, 1945)	–	+	–
<i>Chironomus (Chironomus) cingulatus</i> Meigen, 1830	+	++	++
<i>Chironomus (Chironomus) muratensis</i> Meigen, 1830	+	++	+
<i>Chironomus (Chironomus) plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	+	++	+
<i>Cladopelma viridulum</i> (Linnaeus, 1767)	+	–	–
<i>Cryptochironomus (Cryptochironomus) defectus</i> (Kieffer, 1913)	++	+	++
<i>Cryptochironomus (Cryptochironomus) ussouriensis</i> (Goetghebuer, 1933)	–	+	–
<i>Demicryptochironomus (Demicryptochironomus) vulneratus</i> (Zetterstedt, 1838)	+	+	+
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	++++	+	++
<i>Dicrotendipes tritonus</i> (Kieffer, 1916)	–	+	+
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	–	+	+
<i>Endochironomus tendens</i> (Fabricius, 1775)	+	–	–
<i>Fleuria lacustris</i> Kieffer, 1924	+	+	++++
<i>Glyptotendipes (Glyptotendipes) barbipes</i> (Staeger, 1839)	+	–	+
<i>Glyptotendipes (Glyptotendipes) glaucus</i> (Meigen, 1818)	+	–	–
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)	+++	++	++
<i>Harnischia fuscimanus</i> Kieffer, 1921	+	–	+
<i>Lauterborniella agrayloides</i> (Kieffer, 1911)	–	–	+
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	–	–	+
<i>Parachironomus gracilior</i> (Kieffer, 1918)	–	–	+
<i>Parachironomus vitiosus</i> (Goetghebuer, 1921)	–	+	+
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Malloch, 1915)	++	+	+
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	–	–	+
<i>Polypedilum (Pentapedilum) exsectum</i> (Kieffer, 1916)	+	–	–
<i>Polypedilum (Pentapedilum) sordens</i> (van der Wulp, 1875)	–	+	–
<i>Polypedilum (Polypedilum) nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	+	+	+
<i>Polypedilum (Tripodura) bicrenatum</i> Kieffer, 1921	++	+++	++
<i>Polypedilum (Tripodura) scalaenum</i> (Schrank, 1803)	++	++	+
<i>Polypedilum (Uresipedilum) convictum</i> (Walker, 1856)	+	+	+
<i>Stictochironomus sticticus</i> (Fabricius, 1781)	+	–	–
<i>Synendotendipes impar</i> (Walker, 1856)	+	–	–
триба <i>Tanytarsini</i>	5	4	7
<i>Cladotanytarsus (Cladotanytarsus) mancus</i> (Walker, 1856)	++	++	++

Окончание табл. 1

Таксон	Право-бережное мелководье	Русло	Левобережное мелководье
<i>Cladotanytarsus (Cladotanytarsus) pallidus</i> Kieffer, 1922	–	–	+
<i>Micropsectra junci</i> (Meigen, 1818)	–	–	+
<i>Stempellina bausei</i> (Kieffer, 1911)	+	–	+
<i>Stempellinella edwardsi</i> Spies & Saether, 2004	+	–	–
<i>Tanytarsus gregarius</i> Kieffer, 1909	+	+	+
<i>Tanytarsus pallidicornis</i> (Walker, 1856)	+	+	+
<i>Zavrelia pentatoma</i> Kieffer & Bause, 1913	–	+	+
Всего	37	36	45

Примечание. *«–» – вид отсутствует, «+» – частота встречаемости менее 20%, «++» – 20–50%, «+++» – 50–80%, «++++» – более 80%.

Как видно из табл. 1, наибольшее видовое богатство хирономидофауны отмечено в левобережной литорали (45 видов), отличающейся пологим рельефом дна, малыми глубинами, развитием высшей водной растительности и относительно быстрым прогревом воды в течение вегетационного сезона. В русловой зоне и правобережной литорали видовое богатство хирономид не так велико (36–37 видов). Коэффициент видового сходства Чекановского-Серенсена свидетельствует о достаточно высокой степени различий между хирономидофаунами отдельных биотопов (33–38%). При этом большие различия видового состава зарегистрированы между левобережной и правобережной литоральными водохранилищами.

Структура сформировавшихся в водохранилище хирономидоценозов обусловлена не только их видовым составом, но и количественной представленностью в них отдельных видов, адаптированных к специфическим условиям биотопов. На их развитие в течение вегетационного периода большое влияние оказывают факторы среды, значительно различающиеся на разных биотопах, главные из которых, динамика вод, температурный режим, характер грунта и др. Поэтому **зональное распределение** личинок хирономид имеет следующие тенденции.

В 2014 г. (это последний год систематических стационарных наблюдений за бентофауной водохранилища) в правобережье водохранилища, где основной грунт – галька с песком, глиной и илом, складывается бедный в количественном отношении хирономидоценоз. Это открытое побережье подвержено волнобою, поэтому динамика грунтов достаточно интенсивна. На данном биотопе в разные годы отмечено 15–28 видов. Основу хирономидоценоза в прежние годы определяли *Procladius ferrugineus* и *Dicrotendipes nervosus*, в настоящее время, и в частности в 2014 г., доминирует *Polypedilum nubeculosum*, а в целом доминантный комплекс обеспечивает 57% численности и 75% биомассы всех личинок хирономид (рис. 1).

В составе бентоценоза русловой части водохранилища, где преобладает заиленный песок, зарегистрировано 16–26 видов личинок хирономид. В 1970–1990 гг. ярким доминантом в сообществе был *Procladius ferrugineus*, в последние годы лидируют виды рода *Polypedilum* (в основном *Polypedilum bicrenatum* и *Polypedilum scalaenum*). В 2014 г. они обеспечивали более 61% биомассы хирономид (рис. 1).

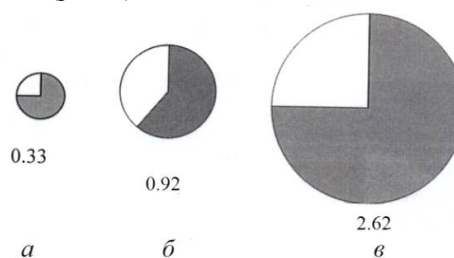


Рис. 1. Распределение средней биомассы хирономид ($\text{г}/\text{м}^2$) и доля в ней видов доминантного комплекса (заштриховано) на разных биотопах центрального района Воткинского водохранилища в 2014 г.:

а – правобережное мелководье, б – русло, в – левобережное мелководье

Хирономидное сообщество, сформированное на левобережном мелководье водохранилища, большую часть которого занимает залитая пойма, количественно и качественно более богато, здесь в разные годы отмечено от 18 до 36 видов. Ярким доминантом в последние годы является *Fleurella lacustris*, в доминирующей комплекс в разные периоды исследования входили виды *Polypedilum nubeculosum*, *Chironomus muratensis*, *Cladotanytarsus mancus* и *Procladius ferrugineus*. Виды-доминанты в 2014 г. составляли 75% биомассы и 60% численности хирономидных сообществ биотопа. Обилие растительности и детрита обеспечивают благоприятные пищевые условия для личинок хирономид и прежде всего фито- и пелофильных (рис. 1).

За время стационарных наблюдений была прослежена **сезонная динамика** численности и биомассы личинок хирономид в литоральной и глубо-

ководной зонах центрального района водохранилища. Характер сезонной динамики хирономид определяют, во-первых, их жизненные циклы, во-вторых – факторы среды [Шилова, 1976; Поздеев, Островская, 2006]. Ранее было показано, что в условиях Воткинского водохранилища большинство видов хирономид моно- и дицикличны [Алексеевнина, Гореликова, 1988; Алексеевнина, 1992, 2001].

Сезонная динамика развития личинок хирономид в правобережном мелководье имеет следующие особенности (рис. 2). В мае – начале июня численность и биомасса личинок хирономид низкие, в конце июня – середине июля происходит увеличение численности при незначительном повышении биомассы, что связано с появлением младшевозрастных личинок в популяциях хирономид. В августе численность и биомасса продолжают расти, а в сентябре–октябре при увеличении биомассы численность снижается, что свидетельствует о присутствии в популяциях старшевозрастных особей и частичном вылете имаго. Общий характер динамики развития личинок хирономид в правобережье определяет доминантный вид *Dicrotendipes nervosus*, который в условиях Воткинского водохранилища является моноцикличным.

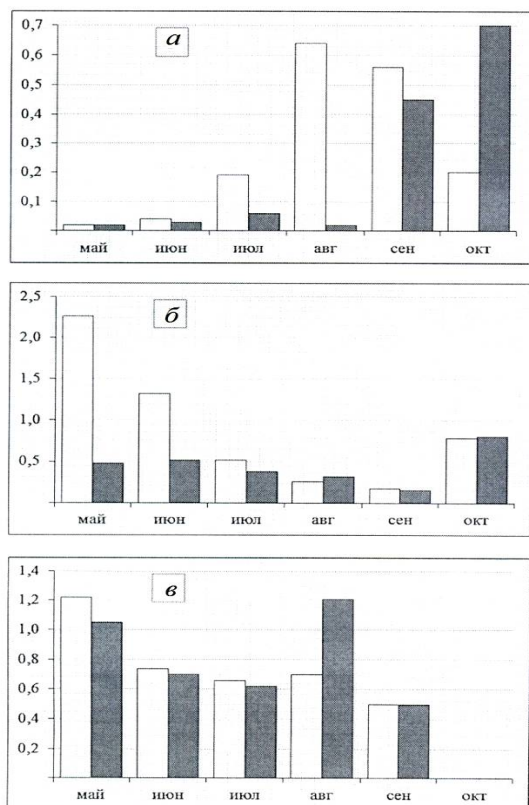


Рис. 2. Сезонная динамика численности (тыс. экз./м², столбцы без штриховки) и биомассы (г/м², столбцы со штриховкой) хирономид центральной части Воткинского водохранилища с мая по октябрь 2014 г.:

a – правобережное мелководье; *b* – русло; *v* – левобережное мелководье

В глубоководной зоне водохранилища с мая по

сентябрь происходит снижение численности и биомассы личинок хирономид (рис. 2), что, как правило, связано с вылетом имаго весенне-летней генерации и выеданием их рыбой. Значительное увеличение численности и биомассы в октябре происходит за счет роста личинок и миграции личинок хирономид из прибрежных в глубоководную зону с более постоянными условиями жизни. Характер динамики численности и биомассы личинок в прежние годы определялся развитием *Procladius ferrugineus* [Колина, Преснова, 1980], а в настоящее время – *Polypedilum bicornatum*, который в этих условиях является моноцикличным.

Сезонная динамика численности и биомассы личинок хирономид в левобережной литорали имеет 2 подъема биомассы (май и август) и высокую численность в конце весны и начале лета. Это свидетельствует о том, что наряду с моноциклическими видами большое значение имеют частично или полностью дициклические. В 2014 г. характер динамики развития хирономид определяет *Fleureia lacustris* (рис. 2).

Таким образом, в условиях правобережья (осушаемое мелководье) большинство популяций хирономид моноциклически, на бывшем русле Камы и залитой пойме наряду с моноциклическими видами распространены дициклические, среди которых некоторые виды адаптированы к частичному вылету имаго осенью, а другая часть – весной.

Анализ многолетней динамики структуры хирономидоценозов центрального района Воткинского водохранилища показал, что с 1976 по 2014 гг. можно выделить периоды, значительно различающиеся по уровню продуктивности и соотношению видов в сообществах [Алексеевнина, Преснова, 2007, 2017]. Так, с 1976 по 1992 гг. биомасса личинок хирономид в центральном районе Воткинского водохранилища была достаточно стабильной и составляла 0.60–0.90 г/м², в среднем – 0.73 г/м². В дальнейшем произошло снижение биомассы личинок хирономид и самые низкопродуктивные хирономидоценозы (0.21–0.52 г/м²) отмечены в 1993–2004 гг., в среднем – 0.4 г/м². Начиная с 2006 г., биомасса личинок комаров-звонцов увеличивается, и в 2014 г. составила 1.30 г/м², в среднем за этот период – 1.1 г/м² (рис. 3).

Периодические многолетние изменения биомассы личинок хирономид, по нашему мнению, связаны с характером поступления в водохранилище органических загрязнений. В 70–80-е гг. прошлого столетия сообщества хирономид формировались в условиях постоянного поступления в водоем сбросов Краснокамского ЦБК, богатых отходами переработки целлюлозы, что привело к значительному обеднению бентоценозов, особенно в русловой зоне водохранилища. Хирономидоце-

нозы прибрежных мелководий были более разнообразными и продуктивными (табл. 2).

В 90-е гг. прошлого столетия поступление органических загрязнений значительно снизилось, что привело к увеличению в донных биоценозах численности двустворчатых моллюсков, которые в процессе фильтрации использовали в пищу органические взвеси. Это послужило причиной уменьшения количества животных детритофагов-собираателей и глотателей, прежде всего личинок хирономид. Так, в 1999 г. была зарегистрирована самая низкая биомасса личинок хирономид за все время существования Воткинского водохранилища – 0,2 г/м².

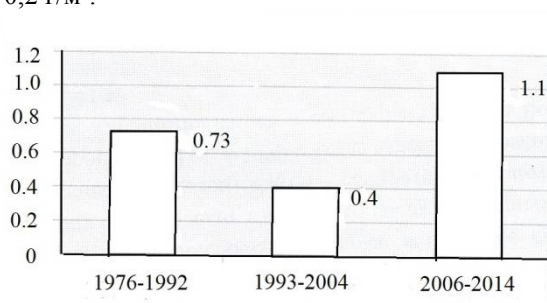


Рис. 3. Изменение средней биомассы (B , г/м²) хирономидных сообществ центрального района Воткинского водохранилища в период 1976–2014 гг.

С начала XXI в. продуктивность хирономидоценозов в водохранилище постепенно увеличивалась, особенно заметно в русловой зоне и левобережье (табл. 2).

За время исследований в структуре хирономидоценозов в разные периоды изменились не только их весовые соотношения, но и представленность видов. При достаточном постоянстве видового разнообразия хирономидных сообществ, приуроченных к ранее описанным биотопам, произошла смена доминантных комплексов, показанная в табл. 2. В первые годы существования Воткинского водохранилища в центральном районе на всех биотопах ярким доминантом был типичный пелофил и облигатный хищник-полисапроб *Procladius ferrugineus*. Видами-субдоминантами являлись *Chironomus plumosus*, *Dicotendipes nervosus*, *Cladotanytarsus mancus*, *Polypedilum bicrenatum*. Во второй период среди личинок хирономид доминировали виды рода *Polypedilum*, главным образом, *Polypedilum bicrenatum*.

В последние годы наблюдается некоторая специализация хирономидных сообществ по биотопам. На «залитой пойме» левобережного мелководья ярким доминантом стал *Fleuria lacustris*, субдоминантами можно считать *Polypedilum nubeculosum*, *Cladotanytarsus mancus*, *Endochironomus albipennis*. На правобережном мелководье (бывшей рипали Камы) сформировалось сообщество, в котором доминируют *Polypedilum nubeculosum* и *Dicotendipes nervosus*, а в русловой глубоводной зоне среди личинок хирономид «лидирует» *Polypedilum bicrenatum*, и только здесь сохраняет свой доминантный статус *Procladius ferrugineus*.

Таблица 2

Изменение структуры хирономидных сообществ (D –доминантные виды, Sd – субдоминантные виды, B –биомасса, г/м²) на разных биотопах центрального района Воткинского водохранилища в период 1975–2014 гг.

Период	Параметр	Правобережное мелководье	Русло	Левобережное мелководье
1975–1992	D	<i>Procladius ferrugineus</i>	<i>Procladius ferrugineus</i>	<i>Procladius ferrugineus</i>
	Sd	<i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>Dicotendipes nervosus</i>	<i>Dicotendipes nervosus</i>	<i>Chironomus plumosus</i> , <i>Cladotanytarsus mancus</i>
	B	0.67	0.25	1.35
1993–2004	D	<i>Dicotendipes nervosus</i>	<i>Polypedilum nubeculosum</i>	<i>Polypedilum bicrenatum</i>
	Sd	<i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>Cryptochironomus defectus</i>	<i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>Procladius ferrugineus</i>	<i>Polypedilum nubeculosum</i> , <i>Chironomus muratensis</i> , <i>Fleuria lacustris</i> , <i>Cladotanytarsus mancus</i>
	B	0.16	0.40	0.75
2005–2014	D	<i>Polypedilum nubeculosum</i>	<i>Polypedilum bicrenatum</i>	<i>Fleuria lacustris</i>
	Sd	<i>Dicotendipes nervosus</i>	<i>Polypedilum scalaenum</i> , <i>Procladius ferrugineus</i>	<i>Polypedilum nubeculosum</i> , <i>Cladotanytarsus mancus</i> , <i>Endochironomus albipennis</i>
	B	0.37	0.75	2.20

По нашему мнению, в последние годы структу-

ра хирономидоценозов достаточно стабилизирова-

лась. В видовом составе преобладают пело- и фитопелофильные виды, главным образом детритофаги-собиратели, присутствие которых позволяет считать центральный район водохранилища как β -мезосапробный.

Заключение

Анализ многолетних данных позволил установить видовой состав личинок хирономид центрального района Воткинского водохранилища (59 видов) и выявить основные тенденции их распределения по биотопам в течение периода исследования. Русловую зону, правобережное и левобережное мелководья занимают хирономидоценозы, разные по количественным показателям развития и представленности отдельных видов, прежде всего составляющих доминантный комплекс. Наиболее благоприятные условия за весь период исследования для развития комаров-звонцов складывались на залитой пойме левобережья, где сформировались разнообразные и более продуктивные сообщества. В последние годы значительно улучшились условия существования хирономидоценозов глубоководной зоны водохранилища, что привело к увеличению их видового богатства и количественных показателей развития. На характер многолетней динамики численности и биомассы хирономид в Воткинском водохранилище в период исследований большое влияние оказывали поступающие в водоем органические загрязнения.

Библиографический список

- Алексеевнина М.С. Структура и распределение хирономидоценозов Воткинского водохранилища в районе Оханска // Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1992. С. 163–171.
- Алексеевнина М.С. Состав и распределение донных сообществ центральной части Воткинского водохранилища в 1997–1998 г.г. // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: материалы науч.-практ. конф. Пермь, 2001. С. 8–10.
- Алексеевнина М.С., Гореликова Н.М. Зообентос // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Иркут. ун-т, 1988. С. 65–97.
- Алексеевнина М.С., Преснова Е.В. Бентофауна как элемент мониторинга экосистемы Воткинского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: тр. междунар. науч.-практ. конф. Пермь, 2007. Т. 2. С. 188–192.
- Алексеевнина М.С., Преснова Е.В. Изменение структуры бентоценозов Воткинского водохранилища за время его существования (1964–2014 гг.) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2017. Вып. 3. С. 328–332.
- Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.
- Боруцкий Е.В. Вылеты Chironomidae (Diptera) континентальных водоемов разных климатических поясов как фактор обеспеченности рыб пищей // Зоологический журнал. 1963. Т. 42, вып. 2. С. 233–247.
- Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
- Колina Т.Н., Преснова Е.В. Динамика популяций *Procladius ferrugineus* K. (Diptera, Chironomidae) в Воткинском водохранилище // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь, 1980. С. 46–52.
- Макарченко Е.А. Комары-звонцы (Chironomidae) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолихина. СПб., 1999. Т. 4. Высшие насекомые, двукрылые. С. 210–216.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов // под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1970. 344 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 154 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 296 с.
- Поздеев И.В. Роль личинок хирономид в структуре донных сообществ рек бассейна Верхней и Средней Камы: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 198 с.
- Поздеев И.В., Островская Ю.В. Сезонная динамика и продукция массовых видов хирономид предгорной реки Среднего Урала (р. Чусовая) // Вестник Башкирского ун-та. 2006. № 4. С. 55–56.
- Соколова Н.Ю. Особенности биологии массовых видов хирономид Учинского водохранилища // Комплексные исследования водохранилищ. М.: Изд-во МГУ. 1973. Вып. 2. С. 101–122.
- Тодераш И.К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1984. 172 с.
- Черновский А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 187 с.

Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 251 с.

Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса на участках верхнего и нижнего бьефов Рыбинского гидроузла // Биология внутренних вод, 2002, № 3. С. 44–45.

Яблонская Е.А. Опыт применения метода Е.В. Боруцкого для определения продукции хирономид // Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйш. школа, 1968. С. 204–218.

References

Aleksevnina M.S. [The structure and distribution of chironomidosis of the Votkinsk reservoir in the area of Okhansk]. *Biologičeskie resursy kamskich vodochranilišč i ich ispol'zovanie. Mežvuzovskij sbornik naučnyh trudov* [Biological resources of Kama reservoirs and their use: Interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1992, pp. 163–171. (In Russ.).

Aleksevnina M.S. [Composition and distribution of the benthic communities in the central part of the Votkinsky reservoir in 1997–1998]. *Rybnye resursy Kamsko-ural'skogo regiona i ich racional'noe ispol'zovanie* [Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use. Materials of scientific-practical. conference]. Perm, 2001, pp. 8–10. (In Russ.).

Aleksevnina M.S., Gorelikova N.M. [Zoobenthos] *Biologija Votkinskogo vodochranilišča* [Biology of the Votkinsky reservoir]. Irkutsk, Irkutsk Universitet Publ., 1988, pp. 65–97. (In Russ.).

Aleksevnina M.S., Presnova E.V. [Bentofauna as an element of monitoring the ecosystem of the Votkinsky reservoir]. *Sovremennye problemy vodochranilišč i ich vodosborov* [Modern problems of reservoirs and their watersheds: proceedings of the International scientific-practical conference]. Perm, 2007, Vol. 3, pp. 188–192. (In Russ.).

Aleksevnina M.S., Presnova E.V. [Changes in the structure of bentocenoses of the Votkinsk reservoir during its existence (1964–2014)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. Iss. 3 (2017): pp. 328–332. (In Russ.).

Balushkina E.V. *Funkcional'noe značenie ličinek chironomid v kontinental'nyh vodoemach* [The functional significance of chironomid larvae in continental waters]. Leningrad, Nauka Publ., 1987. 179 p. (In Russ.).

Borutsky E.V. [Departures of Chironomidae (Diptera) of continental water bodies of different climatic zones as a factor in the food security of fish]. *Zoologičeskij žurnal*. V. 42, Iss. 2 (1963): pp. 233–247. (In Russ.).

Chernovskiy A.A. *Opredelitel' ličinek komarov semejstva Tendipedidae* [Key to the larvae of mosquitoes of the family Tendipedidae.]. Moscow, AN SSSR Publ., 1949. 187 p. (In Russ.).

Kolina T.N., Presnova E.V. [The dynamics of the populations of *Procladius ferrugineus* K. (Diptera, Chironomidae) in the Votkinsk reservoir] *Biologičeskie resursy vodoemov Zapadnogo Urala* [Biological resources of water bodies of the Western Urals]. Perm, 1980, pp. 46–52. (In Russ.).

Makarchenko E.A. [Mosquitoes-bells (Chironomidae)] *Opredelitel' presnovodnyh bespozvonočnyh Rossii i sopredel'nyh territorij* [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 4. Higher insects, Diptera]. St-Peterburg, Nauka Publ., 1999, pp. 210–216. (In Russ.).

Morduhaj-Bolotovskij F.D., ed. *Metodika izučeniya biogeocenozov vnutrennich vodoemov* [Methods of studying the biogeocenoses of inland water bodies]. Moscow, Nauka Publ., 1975. 240 p. (In Russ.).

Pankratova V.Ya. *Ličinki i kukolki komarov podsemejstva Orthoclaadiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)* [Larvae and pupae of the mosquitoes of the subfamily Orthoclaadiinae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)]. Leningrad, Nauka Publ., 1970, 344 p. (In Russ.).

Pankratova V.Ya. *Ličinki i kukolki komarov podsemejstva Podonominae i Tanypodinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)* [Larvae and pupae of the mosquitoes of the subfamily Podonominae and Tanypodinae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)]. Leningrad, Nauka Publ., 1977. 154 p. (In Russ.).

Pankratova V.Ya. *Ličinki i kukolki komarov podsemejstva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)* [Larvae and pupae of the mosquitoes of the subfamily Chironominae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 296 p. (In Russ.).

Pozdeev I.V. *Rol' ličinek chironomid v strukture donnyh soobščestv rek bassejna Verhnejy i Srednejy Kamy. Diss. kand. biol. nauk.* [The role of chironomid larvae in the structure of benthic communities of the Upper-Middle Kama basin. Diss. cand. biol. of science]. St-Peterburg, 2006. 198 p. (In Russ.).

Pozdeev I.V., Ostrovskaya Yu.V. *Sezonnaja dinamika i produkcija massovyh vidov chironomid predgornoj reki Srednego Urala (r. Čusovaja)* [Seasonal dynamics and production of common species of chironomids of the foothill river of the Middle Urals (the river Chusovaya)]. *Vestnik*

- Baškirkogo Universiteta*. N 4 (2006): pp. 55-56. (In Russ.).
- Shcherbina G.H. [Comparative analysis of the structure of macrozoobenthos in the areas of the upper and lower pools of the Rybinsk hydroelectric complex]. *Biologija vnutrennich vod* N 3 (2002): pp. 44-45. (In Russ.).
- Shilova A.I. *Chironomidy Rybinskogo vodochranilišča* [Chironomids Rybinsk reservoir]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 251 p. (In Russ.).
- Sokolova N.Yu. [Features of the biology of the mass species of chironomids of the Uchinsky reservoir] *Kompleksnye issledovanija vodochranilišč* [Complex studies of reservoirs]. Moscow, MSU Publ., 1973. Vol. 2, pp. 101-122. (In Russ.).
- Toderash I.K. *Funkcional'noe značenie chironomid v ėkosistemach vodoemov Moldavii* [The functional significance of chironomids in the ecosystems of Moldavian water bodies.] Kishinev, Shtiinca Publ., 1984. 172 p. (In Russ.).
- Yablonskaya E.A. [Experience with the method E.V. Borutzky to determine the production of chironomids] *Metody opredelenija produkcii vodnykh životnykh* [Methods for determining the production of aquatic animals]. Minsk: Visaschkola Publ., 1968, pp. 204-218. (In Russ.).
- Zinchenko T.D. *Ekologo-faunističeskaja charakteristika chironomid (Diptera, Chironomidae) malych rek bassejna Srednej i Nizhnej Volgi (Atlas)* [Ecological and faunal review of chironomids (Diptera, Chironomidae) small rivers in Middle and Low Volga basin (Atlas)] Tol'yatti, Cassandra Publ., 2011. 258 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 10.04.2019

Об авторах

Алексеевна Маргарита Степановна, кандидат биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0002-9588-9310
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; (342)2396494

Преснова Елена Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15;
 elepresnova@yandex.ru; (342)2396494

About the authors

Aleksevnina Margarita Stepanovna, candidate of biology, professor of the Department of Invertebrate zoology and water ecology Perm State University.
ORCID: 0000-0002-9588-9310
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; (342)23964943

Presnova Elena Vladimirovna, candidate of biology, associate professor of the Department of Invertebrate zoology and water ecology Perm State University.
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;
 elepresnova@yandex.ru; (342)23964943

Информация для цитирования:

Алексеевна М.С., Преснова Е.В. Основные закономерности распределения хирономид в донных сообществах центрального района Воткинского водохранилища в многолетнем аспекте // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2019. Вып. 2. С. 197–205. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-2-197-205.

Aleksevnina M.S., Presnova E.V. [The main regularities of distribution chironomids in benthic communities the central area of the Votkinsk reservoir in long-term perspective]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2019): pp. 197-205. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2019-2-197-205.

