

ЭКОЛОГО-ПРОДУКЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ *PROCLADIUS* SP.
(CHIRONOMIDAE, DIPTERA) В ОЗЕРЕ СЕВАН

Личинки рода *Procladius* чрезвычайно широко распространены в водоемах умеренной полосы СССР, где они достигают большого количественного развития. Роль личинок р. *Procladius* в водоемах во многом противоречива и определяется в значительной степени спектрами их питания. В рационе некоторых личинок (*P. choreus* и *P. nigriventris*) преобладает молодь разных видов хирономид и олигохеты, поэтому они наносят определенный ущерб кормовой базе рыб (Константинов, 1954, 1959; Белявская, Константинов, 1956; Каяк, 1966; Janković, 1972). В рационе других личинок этого рода, например *P. ferrugineus*, доминируют организмы непосредственно недоступные рыбам: животные мезобентоса и подвижные водоросли (Извекова, 1973, 1980; Dusoge, 1980), поэтому эти хирономиды, сами являясь компонентом пищи рыб, представляют важное звено трофической цепи в водоеме. По мнению З.Каяка (Kajak, 1980) личинки р. *Procladius* параллельно с уменьшением обилия некоторых организмов зообентоса, в частности олигохет, стимулируют увеличение их продукции. Таким образом, для выяснения роли личинок прокладиуса в экосистеме любого водоема необходимы исследования их экологии, особенностей роста, продукции, питания и других составляющих энергетического баланса популяций, которые служат материальной основой взаимодействия этих личинок с организмами других трофических уровней. Поэтому целью настоящей работы послужило изучение разных аспектов экологии, роста, продукции и рациона личинок *Procladius* sp. в оз. Севан.

Материал и методика. Материалом для настоящей работы послужили сборы личинок хирономид дночерпателем Петерсона в оз. Севан на модельном полуразреze с глубин 2, 4, 7, 10, 13, 16, 20, 25, 30, 40 и 50 м в течение 1979 г. Всего было собрано свыше 200 проб (1 проба - 2 дночерпателя площадью захвата 0,025 м²). При биологическом анализе было промерено 4600 экземпляров личинок *Procladius* sp. Пробы отбирались с интервалом времени от одного раза в неделю до одного раза в месяц в зависимости от сезона года. Рост личинок прослеживался на раз-

ных глубинах при разных температурах по смещению пиков численности на гистограммах. Кроме того, рост личинок изучался в условиях лабораторного эксперимента. Сбор комаров, получение кладок, кормление и выращивание личинок хирономид проводилось согласно рекомендациям В.Я.Панкратовой (1975) и А.И.Шиловой (1976). Личинки выращивались в чашках Петри при естественном ходе температур в лаборатории ($20,6 \pm 2,1^{\circ}$) летом 1978 г. Следует отметить, что средняя температура воды в эксперименте была близка к максимальной в оз.Севан в зоне обитания личинок. Кормом для личинок I возраста служили инфузории, а старших возрастов — молодь *Chironomus plumosus* и олигохеты. Ежедневно проводилась частичная смена воды. Численность *Procladius* sp. в чашках поддерживалась не более максимальной плотности поселений личинок в озере. По мере роста в каждой чашке промерялись группы личинок по 5-10 экземпляров. Метод расчета скорости роста личинок описан в предыдущей работе (Островский, 1980).

Распространение личинок *Procladius* sp. в оз.Севан тесно связано с грунтами и глубинами. Наибольшего количественного развития личинки достигали на сильно окисленных илах в диапазоне глубин 10-20 м (рис. 1), где их биомасса составляла в среднем за сезон около 3 г/м^2 , а численность — 1040 экз/м².



Рис. 1. Распределение средней за вегетационный сезон биомассы (В) личинок *Procladius* sp. по глубинам в районе модельного разреза в 1979 г.

Биомасса личинок на песчаном иле и илистом песке (глубины 4 - 7 м) и слабо окисленных илах (25-30 м) была существенно ниже (рис.1). На песчаном грунте (2 м) и сильно восстановленных илах с запахом сероводорода (свыше 40 м) хирономиды встречались единично.

Количество генераций *Procladius* sp. в оз.Сезан изучалось в зоне наибольшего количественного развития личинок этого вида. Непосредственный учет куколок и имаго с помощью ловушек в озере не представлялся возможным вследствие частых и сильных волнений воды в водоеме, поэтому нами прослеживалась динамика числа предкуколок в бентосе на различных глубинах (рис.2). Предкуколки в пробах бентоса встречались с первой половины июня - начала июля (температура воды 13-14°) до конца сентября (температура воды 17°). На каждой глубине в течение вегетационного сезона имелось два четких пика относительной численности предкуколок в популяции. Это свидетельствует о наличии двух генераций *Procladius* sp. в водоеме на глубинах до 20 м.

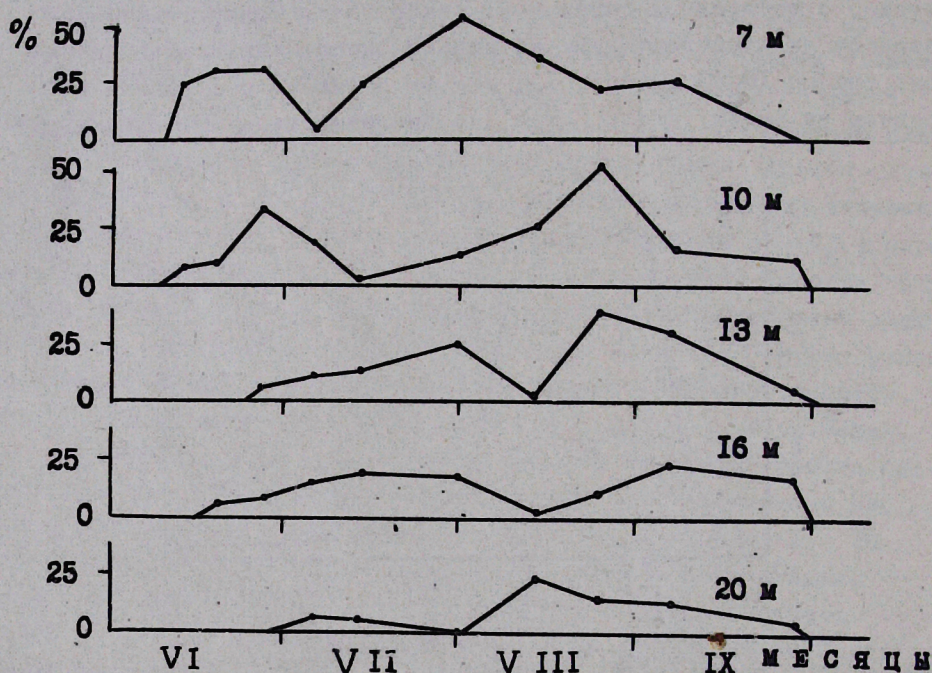


Рис. 2. Динамика относительного количества предкуколок (в % от численности личинок) *Procladius* sp. на разных глубинах в районе модельного разреза в 1979 г.

Продолжительность летней генерации *Procladius* sp. оказалось возможным определить по средней продолжительности периодов между пиками относительной численности предкуколок в популяции на глубинах от 7 до 20 м (рис. 2). Так, при средней температуре воды в зоне обитания личинок с июня по август, равной 17° , развитие летней генерации длилось около 47 суток. Примерно тот же результат можно получить и определив продолжительность периода между наибольшими средними весами личинок в популяции - 50 суток и наименьшими средними весами - 58 суток (рис. 3).

Динамика численности, биомассы и среднего веса особей определялась сроками вылета и весовым ростом личинок *Procladius* sp. разных генераций. Так, в первой половине июня отмечалось увеличение веса личинок перезимовавшей генерации (рис. 3).

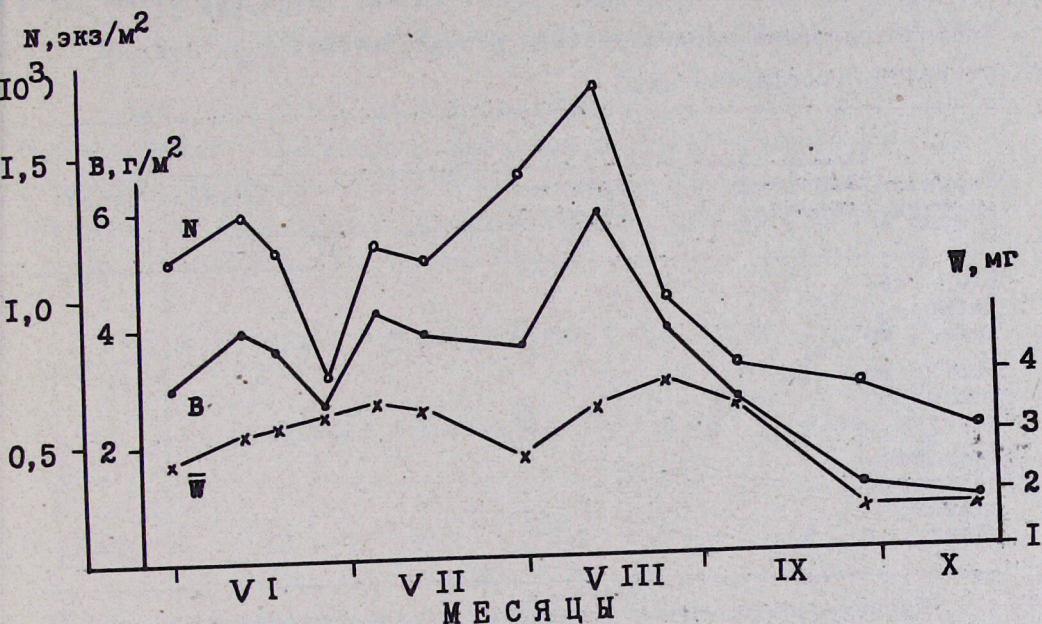


Рис. 3. Динамика численности (N), биомассы (B) и среднего веса (W) личинок *Procladius* sp. в районе модельного разреза на глубинах 10-20 м.

Во второй половине июня произошло резкое снижение численности хироинид вследствие начала массового вылета имаго; при этом средний вес особей в популяции продолжал увеличиваться, так как кохдаь нового поколения еще не появилась. Появление попу-

ляции молодью определило возрастание суммарной численности личинок вплоть до середины августа и снижение среднего веса особей в течение июля. В августе вследствие роста личинок первой генерации 1979 г. средний вес организмов в популяции увеличился. Вылет имаго летней генерации начался со второй половины августа, вследствие чего численность популяции резко сократилась. В конце августа – начале сентября популяция начала пополняться молодью второго поколения 1979 г., поэтому в течение сентября отмечалось уменьшение среднего веса особей в популяции.

Рост личинок в условиях лабораторного эксперимента. В табл. I представлены изменения основных морфометрических характеристик и продолжительность стадий развития *Procladius* sp. в процессе роста.

Таблица I

Морфометрические характеристики и продолжительность стадий развития *Procladius* sp.

Характеристика	С т а д и я						Сумма
	Эмбриональная	Личинки (возраст)				Кукол-ки	
		I	II	III	IV		
Длина тела/пределы/, мм	-	0,6-1,9	1,8-3,2	3,0-6,1	5,2-12,3	-	-
Ширина головной капсулы, мк	-	110-130	210-240	320-450	630-810	-	-
Продолжительность стадий, сутки	3	4 - 5	4-6	6-12	11 - 12	2	30-50

Данные лабораторного эксперимента по определению темпов роста личинок прокладиуса представлены на рис. 4 и положены в основу расчета методом наименьших квадратов уравнения весового роста личинок при температуре $20,6 \pm 2,1^{\circ}$:

$\lg(dw/dt) = (-0,917 \pm 0,079) + (0,629 \pm 0,072) \lg W, (I)$
 где dw/dt – скорость весового роста в мг/сутки, W – сухой формалинный вес личинок в мг. Коэффициент корреляции между

$\lg \frac{dW}{dt}$ и $\lg W$ равен 0,965. Уровень надежности здесь и далее принят равным 0,95.

Пропотенцировав уравнение (I) получим:

$$\frac{dW}{dt} = 0,121 W^{0,629}$$

Интегральная форма этого уравнения имеет вид:

$$W(t) = 2,33 \cdot 10^{-4} \cdot t^{2,695}, \quad (Ia)$$

где $W(t)$ - сухой вес личинок в мг в момент времени t (сутки). Уравнение (Ia) описывает рост личинок с момента, когда их вес равен нулю. Последнее обстоятельство - абстракция, поэтому данную зависимость часто записывают в несколько ином виде: с учетом расчетного времени "эмбрионального развития", т.е. времени, необходимого организму, чтобы "дорости" от $W(t) = 0$ до W_0 - веса личинки в момент вылупления из яйца:

$$W(t) = [0,045 (t - 3,3) + 0,146]^{2,695}$$

Чтобы перейти от весового роста к линейному и наоборот методом наименьших квадратов (для 196 пар измерений в диапазоне линейных размеров от 2,2 до 12,1 мм и весом от 0,08 до 7,8 мг) была

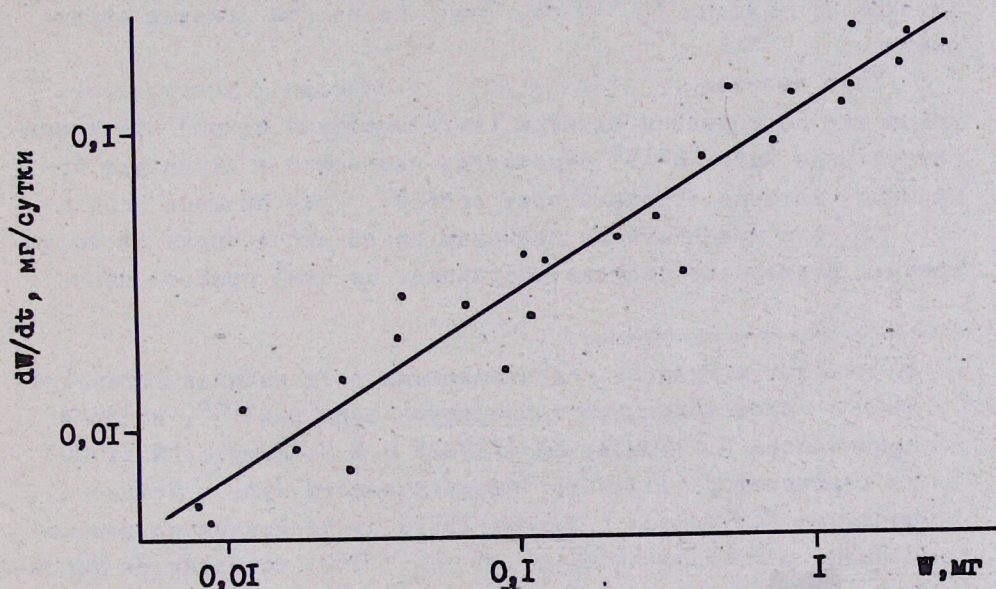


Рис. 4. Зависимость абсолютной скорости роста ($\frac{dW}{dt}$) личинок *Procladius* sp. от веса (W) их тела; масштаб логарифмический.

получена зависимость

$$\lg W = (-1,996 \pm 0,054) + (2,655 \pm 0,064) \lg L, \quad (2)$$

где W - сырой вес личинок в мг, L - длина тела личинок в мм (рис. 5). Коэффициент корреляции между $\lg W$ и $\lg L$ равен 0,986. После потенцирования уравнение (2) имеет вид:

$$W = 0,0101 L^{2,655} \quad (2a)$$

Из зависимостей (1a) и (2a) можно рассчитать уравнение линейного роста:

$$L(t) = 2,42 t^{1,015},$$

где $L(t)$ - длина личинок в мм в момент времени t (сутки). Как видно из приведенного уравнения, рост длины тела личинок *Procladius* sp. происходит практически линейно (показатель степени в уравнении роста близок к 1). Это подтверждает мнение А.С. Константинова (1958) о том, что при благоприятных условиях среды рост длины личинок хирономид линейный. Воспользуемся этим соображением для расчета уравнения весового роста личинок *Procladius* sp. в оз. Севан по данным полевых наблюдений.

Рост личинок *Procladius* sp. в природных условиях. С конца мая до середины октября (вегетационный сезон) при температуре воды выше 12-13° отмечались изменения в структуре популяции, которые отражали рост особей^ж. Рост личинок *Procladius* sp. был прослежен по смещению пиков численности на гистограммах размерного состава популяции. Средний прирост длины

^ж В Учинском и Рузском водохранилищах рост личинок *P. ferrugineus* происходил при температуре воды выше 4°, которая принималась Н.М. Соколовой (1980a) и Е.В. Пастуховой (1980) за температуру условного "биологического нуля". Согласно расчетам А.П. Маккея (Mackey, 1977), выполненным по данным З.Каяка и И.Рибак (Kajak, Rybak, 1966) температура условного "биологического нуля" развития личинок *P. choreus* составляет 11°.

личинки в течение вегетационного сезона на разных глубинах при средней температуре воды 15°C , составил $0,15 \pm 0,06$ мм/сутки.-

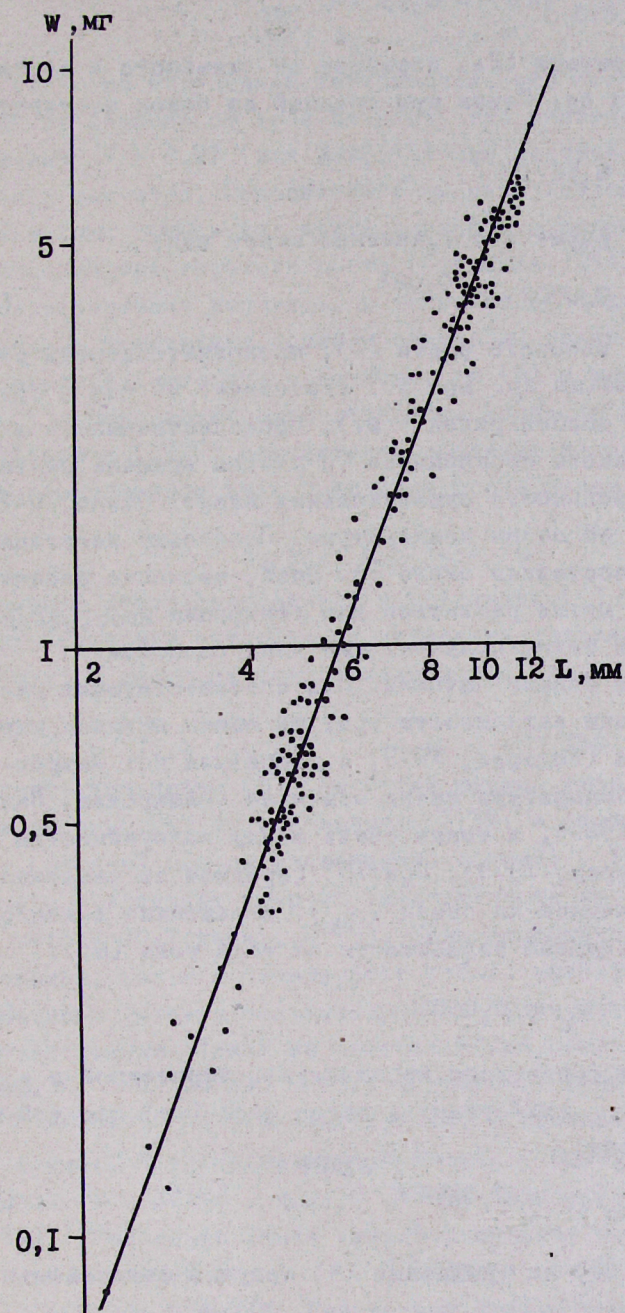


Рис. 5. Зависимость сырого веса (W) от длины (L) личинок *Procladius* sp. в оз. Севан: масштаб логарифмический.

Тогда, приняв линейный характер роста длины тела личинок, запишем:

$$L(t) = 0,15 \cdot t.$$

С помощью уравнения (2а) перейдем от линейного к весовому росту прокладкуса в оз. Севан при средней за сезон температуре 15° :

$$W(t) = 6,56 \cdot 10^{-5} \cdot t^{2,655}. \quad (3)$$

В дифференциальной форме это уравнение имеет вид:

$$dW/dt = 0,0702 \cdot W^{0,623}. \quad (3a)$$

Согласно уравнению весового роста (3), продолжительность развития личинок *Procladius* sp. при 15° составляет 63 дня (средний вес окукливающихся особей равен 4 мг). Продолжительность жизни генерации севанского прокладкуса (с учетом времени развития куколки и продолжительности существования имаго) равна 70-75 суткам при средней за сезон температуре. Поскольку вегетационный сезон в озере составлял около 140 дней, несложно рассчитать, что за этот период могли развиваться две генерации *Procladius* sp.

Этот вывод был также получен иным путем.

Энергетический баланс личинки. Для соответствующих расчетов были использованы зависимости трат на обмен личинок хирономид от веса их тела (Тодерав, 1979, с поправкой по: Островский, 1980) и от температуры среды обитания (Каширская, Панкратова, Тодерав, 1980), а также связь между калорийностью и весом личинок (Тодерав, 1979). При 15° (средней за вегетационный сезон) траты личинок на обмен (R_k), выраженные в кал/сутки, находятся в следующей зависимости от веса тела (мг):

$$R_k = 0,0684 \cdot W^{0,747}. \quad (4)$$

Связь скорости роста севанского прокладкуса, выраженной в единицах энергии ($\frac{dW_k}{dt}$, кал/сутки) с весом тела (мг) при той же температуре имеет вид:

$$dW_k/dt = 0,0498 \cdot W^{0,729}. \quad (5)$$

Разделив уравнение (5) на уравнение (4) получим зависимость

отношения энергии, использованной на рост, к энергии, рассеянной в процессе обмена (V), от веса личинок при 15° :

$$V = \frac{dW_k}{dt} / R_k = 0,73 W^{-0,018}.$$

Как видно из полученной зависимости, это соотношение практически не зависит от веса личинки, что позволяет использовать величину $V = 0,73$ (или $K_2 = 0,42$) для соответствующих популяционных расчетов. Относительно высокие значения K_2 до $0,5-0,7$ свойственны также и для других личинок насекомых, имеющих параболический тип весового роста (Голубков, 1981). С целью упрощения дальнейших расчетов, а также ввиду близости показателей степени в уравнениях роста и обмена мы сочли возможным привести показатель степени в зависимости (5) к таковому в соотношении (4). Приведение осуществлялось согласно рекомендациям А.Ф.Алимова (1979) относительно средних весов особей ($0,17$ мг). В преобразованном виде уравнение роста имеет вид:

$$dW_k/dt = 0,0514 W^{0,747}.$$

С помощью этого соотношения и уравнения (4) рассчитываем связь между скоростью потребления личинками прокладиуса пищи (C_k , кал/сут) и весом их тела (усвояемость примем равной $0,8$):

$$C_k = 1/0,8 \cdot \left(\frac{dW_k}{dt} + R_k \right) = 0,150 W^{0,747}. \quad (6)$$

Согласно уравнению (6), суточный рацион вновь появившейся молодежи весом $0,004$ мг составляет 173% , а рацион личинок весом 4 мг (средний вес окукливающихся особей) — 14% их веса, выраженного в единицах энергии (калорийность личинок разного веса рассчитана по: Тодераш, 1979). Если калорийность тела личинок хирономид, как и в большинстве работ, принять равной $0,6$ кал/мг, то рационы личинок указанного веса будут составлять 101 и 18% соответственно. Такой же результат был получен П.Хака с соавторами (Хака et al., 1974): суточный рацион молодежи *Procladius* и *Ablabesduia* составлял 100% , а личинок III и IV возрастов — 20% и ниже. В экспериментах К.Дусога (Dusoge, 1980) рацион личинок *Procladius* длиной $6-9$ мм (весом $1-3,5$ мг) составлял $20-60\%$. Несколько более низкий результат был получен Э.И.Извековой (Izvekova, 1971) для личинок *Procladius* и *Ptilotaenurus* — $4,4-11\%$. Результаты кратковременных экспериментов по питанию хищных личинок хирономид дают завышенные ре-

зультаты, поэтому данные по рационам личинок *P. Procladius*, представленные в работах Л.И.Белявской, А.С.Константинова (1956) и В.П.Луфферова (1956, 1961) для сравнения не использовались. В целом можно отметить достаточно большое сходство результатов, полученных разными авторами и разными способами, по питанию личинок *P. Procladius*.

Продукция популяции *Procladius* *sp.* рассчитывалась на основе данных по динамике численности, размерно-возрастной структуры и весового роста личинок в озере (уравнение (3а):

$$P = \int_{t_0}^{t_k} \sum_{i=1}^m \frac{dw}{dt} \cdot N_i(t) dt,$$

где $\frac{dw}{dt}$ - скорость весового роста особи, i - возрастной группы в момент времени t , $N_i(t)$ - численность i - возрастной группы в момент времени t , t_0 - начало вегетационного сезона, t_k - конец вегетационного сезона, m - число возрастных групп.

На глубинах 10-20 м продукция личинок *Procladius* *sp.* за вегетационный сезон 1979 г. составила 16,5 г/м² при средней биомассе за этот же период 2,53 г/м² (Р/В коэффициент равен 6,5). Годовой Р/В коэффициент (7,4) популяции *Procladius* *sp.* в оз. Сезан выше, чем Р/В коэффициент за сезон, поскольку средний вес зимующих личинок ниже, чем их средний вес летом. Сравним скорость оборота органического вещества в популяции сезанского прокладуса с Р/В коэффициентами личинок этого рода в водоемах со сходным температурным режимом (табл. 2).

При рассмотрении табл. 2 видно, что подавляющее большинство Р/В коэффициентов личинок *P. Procladius*, обитающих в разных водоемах с примерно сходными температурными режимами, лежит в пределах от 4 до 9. Исключение составляет результат Н.Ю.Соколовой (1980), которые, по-видимому, занижены. Вариабельность Р/В коэффициентов, представленных в табл. 2, может быть обусловлена различиями числа генераций в течение года у хирономид рода *Procladius* в этих водоемах. Данные многих авторов, в том числе и детальные исследования динамики вылета комаров *P. ferrugineus* с разных глубин Учинского водохранилища (Соколова, 1980а), свидетельствует о том, что в озерах и водохранилищах умеренной полосы СССР и в водоемах со сходными

Таблица 2

Р/В коэффициенты личинок рода *Procladius* в различных водоемах

Водоем	Период	Р/В	Источник
Оз. Сезан	июнь - октябрь	6,5	Собственные данные
Оз. Сезан	год	7,4	Собственные данные
Оз. Мястро	год	4,7	Гаврилов, 1973
Оз. Баторин	год	5,7	Гаврилов, 1973
Куйбышевское в-це	год	4,2	Миловидов, 1975
Оз. Щелкуи	июнь - сентябрь	5,7	Ковалькова, 1975
Волгоградское в-це	за сезон	9,3	Нечваленко, 1976
Отказненское в-це	за сезон	5,4	Слепухина, 1973
Оз. Кубенское	май - сентябрь	5,1	Слепухина, 1977
Учинское в-це	год	18-24	Соколова, 1980
Мошайское в-це	год	6	Соколова, Антохина, 1980
Мошайское в-це	за сезон	9-10	Соколова, Антохина, 1980
Оз. Красное	год	5	Andronikova et al., 1972
Оз. Хезорак	год	7,96	Gizinski et al., 1976
Оз. Вейки Вихорлат	год	7,3-9,1	Terek, 1980
Оз. Танвалд	год	4,2	Tytkowicz, 1976

температурным режимом имеется от I до 2 генераций прокладнуса^ж.

Т.Ф.Вотерсом (Waters, 1979) было показано, что годовые Р/В коэффициенты популяций доинных беспозвоночных, имеющих 2 генерации в году, примерно такие же или вдвое выше, чем для попу-

и Некоторые исследователи считают возможным существование в изучаемых озерах умеренного пояса трех генераций хирономид р. *Procladius*. Однако во всех случаях это нельзя считать доказанным, поскольку число генераций устанавливалось либо по динамике численности и биомассы личинок в бентосе (при этом не исключалась возможность наличия разных видов этого рода в пробах), либо по соотношению величин эффективных температур, наличных в водоеме и необходимых для развития одной генерации (причем температура условного "биологического нуля" принималась априори).

лящий с одной генерацией. Поэтому различие предельных значений Р/В коэффициентов личинок хирономид в два раза (табл. 2) могут объясняться наличием одной и двух генераций прокладнуса в этих водоемах. Минимальные значения Р/В коэффициентов (4-5), представленных в табл. 2, по-видимому, свойственны популяциям, имеющим I генерацию в течение года. Такой же результат получен и для других видов хирономид: Р/В коэффициент генерации за время ее существования равен 4-6 (Waters, 1969; Titmus, Badcock, 1980).

Баланс энергии популяции *Procladius* sp. Поток энергии через популяцию *Procladius* sp. рассчитывался для диапазона глубин 10-20 м, т.е. для зоны наибольшего количественного развития личинок. Определение составляющих энергетического баланса популяции сезанского прокладнуса за вегетационный сезон сводится к умножению продукции популяции, выраженной в единицах энергии на соответствующие коэффициенты. Эта простота расчетов обусловлена постоянством соотношения между ростом и обменом в процессе развития личинок, о чем было сказано выше. Так, на глубинах 10-20 м энергетический эквивалент количества продукции популяции *Procladius* sp. составлял $9,9 \text{ ккал/м}^2$ за вегетационный сезон (средняя калорийность личинок хирономид принята равной $0,6 \text{ ккал/г}$ по: Биргер и др., 1967 с 18% поправкой по: Остапеня, 1968). Разделив полученную величину продукции на γ ($-0,73$), получим траты популяции на обмен (R) : $13,6 \text{ ккал/м}^2$ за вегетационный сезон. Энергия, ассимилированная популяцией за сезон, составляла: $A = P + R = 23,5 \text{ ккал/м}^2$, а потребленная энергия (C) : $C = I/0,8 \cdot A = 29,4 \text{ ккал/м}^2$ ($K_I=0,34$). Примем среднюю калорийность зообентоса $0,7 \text{ ккал/г}$, тогда несложно рассчитать, что за вегетационный сезон личинки *Procladius* sp. на глубинах 10-20 м потребляли $42,0 \text{ г/м}^2$ органического вещества. Данные собственных ориентировочных наблюдений свидетельствуют о том, что эти животные в оз. Сезан потребляют в основном молодь хирономид и олигохет. Поэтому мы сочли возможным сопоставить рацион прокладнуса с рационом всех хищников и с продукцией зообентоса. Ориентировочные расчеты показали, что на глубине 10-20 м за вегетационный сезон 1979 г. хищным зообентосом потреблялось 22% суммарной продукции мирных и хищных животных бентоса, причем 82% рациона хищников приходилось на долю ли-

личинки *Procladius* sp.

Выводы: 1. Распределение личинок *Procladius* sp. в оз. Севан зависит от характера грунта и глубины обитания. Наибольшие численность и биомасса прокладиуса - на сильно окисленном илу (глубина 10-20 м).

2. В водоеме *Procladius* sp. имеет две генерации. Продолжительность летней генерации при средней температуре воды 17° длится около 50 суток.

3. Рост личинок в оз. Севан наблюдается при температуре воды выше $12-13^{\circ}$ с конца мая до середины октября. Рост длины тела личинок *Procladius* sp. происходит практически линейно.

4. Соотношение между ростом и тратами личинок на обмен в процессе развития личинок *Procladius* sp. постоянно ($\frac{dW}{dt}/R = 0,73$). Рацион особей в процессе роста снижается с 170 до 14% их веса.

5. Продукция *Procladius* sp. в районе модельного разреза на глубине 10-20 м за вегетационный сезон 1979 г. составляла $16,5 \text{ г/м}^2$ при средней биомассе за этот же период $2,53 \text{ г/м}^2$ ($P/B = 6,5$). P/B коэффициент прокладиуса в оз. Севан близок к таковым в водоемах со сходными температурными режимами и находится в соответствии с современными представлениями об интенсивности продукционных процессов в популяциях хирономид.

6. На глубине 10-20 м за вегетационный сезон 1979 г. хищным зообентосом потреблялось 22% суммарной продукции мирных и хищных животных бентоса, причем 82% рациона хищников приходилось на долю личинок *Procladius* sp.

Литература

- Алимов А.Ф. 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных.- В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. М., Наука, с. 5-20.
- Белявская Л.И., Константинов А.С. 1956. Питание личинок *Procladius choreus* Meig. (Chironomidae, Diptera) и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб.- Вopr. лхтгол., т.7, с. 193-203.
- Биргер Т.И., Маляревская А.Я., Оливари Т.А. 1967. Кормовая ценность бентоса Днепра, Каховского и Кременчугского

- водохранилищ и ее изменение под воздействием зарегулирования стока.- В кн.: Гидробиол. режим Днепра в условиях зарегулирования стока. Киев, Наукова Думка, с. 331-350.
- Гаврилов С.И. 1973. Продуктивность донной фауны эвтрофных озер Мястро и Баторин.- В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, Вышэйшая школа, с. 75-79.
- Голубков С.М. 1981. Параболический тип роста и его эффективность у пресноводных беспозвоночных.- В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., с. 115-125.
- Извекова Э.И. 1967. Некоторые материалы по питанию личинок *Stochironomus ex gr. defectus Kieff* и *Procladius Skuze*.- Булл. МОИП, отд. биол., т. 72, №2, с. 155-156.
- Извекова Э.И. 1967а. Питание личинок некоторых хирономид Учинского водохранилища.- Информ. бул. ИБВВ АН СССР, №1, с. 42-44.
- Извекова Э.И. 1973. Поведение и характер питания личинок *Procladius ferrugineus Kieff* (Diptera, Chironomidae). - Информ. бул. ИБВВ АН СССР, №17, с. 44-48.
- Извекова Э.И. 1980. Экология хирономид. Питание.- В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., Наука, с. 72-96.
- Каширская Е.В., Панкратова В.Я., Тсдераш И.К. 1980. Биоэнергетика природных популяций личинок *Chironomus plumosus* L. в пределах ареала.- В кн.: Материалы к 3-му Всес. совещ. Вид и его продуктивн. в ареале. Паланга, Вильнюс, с. 13-15.
- Каяк З. 1966. Значение корма для личинок хирономид в профундали озер.- В кн.: Экология водных организмов, М., Наука, с. 147-155.
- Ковалькова М.П. 1975. Зообентос озера Шелкун и его продуктивность.- Тр. Уральск. отд. Сибирбниипроект, т. 9, с. 219-228.
- Константинов А.С. 1954. Бентос некоторых выростных прудов рыбного питомника "Тепловка".- Тр. Саратовск. отд. Касп. фил. ВНИРО, т.3, с. 123-151.
- Константинов А.С. 1958. О типе роста личинок хирономид.- ДАН

- Константинов А.С. 1959. Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоемов.- Тр. Совет. по проблемам биол. внутр. вод, 6, Л., с. 260-269.
- Луфферов В.П. 1956. Некоторые данные о хищном питании личинок Tendipedidae.- ДАН СССР, т. III, №2, с. 466-469.
- Луфферов В.П. 1961. О питании личинок Pelopiinae (Diptera, Tendipedidae).- Тр. Ин-та биол. водохр., вып. 4(7), с. 232-245.
- Миловидов В.П. 1975. Зообентос заливов Куйбышевского водохранилища.- Автореф. канд. дис., Казань, с. 1-22.
- Нечваленко С.П. 1976. Хирономиды Волгоградского водохранилища и их продукция.- Автореф. канд. дис., М., с. 1-24.
- Остапеня А.П. 1968. Биомасса и способы ее выражения.- В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, Вышэйшая школа, с.20-44.
- Остревский И.С. 1980. Рост личинок Chironomus plumosus L. (Chironomidae, Diptera) в условиях эксперимента. Биол. ж. Армении, т.33, №12, с. 1301-1309.
- Панкратова В.Я. 1975. Биология развития некоторых видов хирономид Курского залива.- В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, с. 82-85.
- Пастухова Е.В. 1980. Экология массовых видов хирономид Рузского водохранилища.- В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., Наука, с. 210-233.
- Слепухина Т.Д. 1973. Зообентос. В кн.: Отказненское водохранилище (запленение и гидробиология). Л., с. 156-164.
- Слепухина Т.Д. 1977. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского.- В кн.: Озеро Кубенское, часть 3. Л., с. 51-86.
- Соколова Н.Д. 1980. Продукция донных беспозвоночных и использование их рыбой.- В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., Наука, с. 132-160.
- Соколова Н.Д. 1980а. Экология хирономид. Жизненные циклы и динамика численности.- В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., Наука, с. 44-72.

- Соколова Н.Ю., Антохина Н.Г. 1980. Многолетние и сезонные изменения макробентоса Можайского водохранилища и продукция массовых видов.- В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., Наука, с. 234-249.
- Тодеран И.К. 1979. Энергетический баланс личинок хирономид.- В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., Наука, с. 31-42.
- Шилова А.И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., Наука, с. 1-252.
- Andronikova I.N., Drabkova V.G., Kuzmenko K.N., Michailova E.A., Stravinskaya E.A. 1972. Biological productivity of the main communities of the Red Lake. In: Productivity problems of freshwaters. Warszawa-Krakov, 57-71.
- Dusoge K. 1980. The occurrence and role of the predatory larvae of *Procladius* Skuse (Chironomidae, Diptera) in the benthos of Lake Śniardwy. *Ekol. pol.*, 28, N2, 155-186.
- Gizinski A., Wolnomiejski N., Mandziara L. 1974. Production of the zoobenthos in the "pseudolittoral" of Lake Jeziorak. *Acta Univ. N. Copernici*. N38, 3-15.
- Haka P., Holopainen J., Ikonen E. et al. 1974. Pääjärven pohjaläimisto. *Luonnon tutkija*. Bd. 78, N4/5, 157-173.
- Izvekova E.I. 1971. On the feeding habits of Chironomid larvae. *Limnologica*. Bd. 8, N1, 201-202.
- Janković M. 1972. Die Entwicklung der Bodenfauna in den Gebirgstaubecken. *Verh. Intern. Limnol.*, Bd. 18, N2, 813-817.
- Kajak Z. 1980. Role of invertebrate predators (mainly *Procladius* sp.) in benthos. *Chironomidal: Ecol., Syst. Cytol. and Physiol. Proc. 7 th Int. Symp.*, Dublin, 1979. Oxford e.a., 339-348.
- Kajak Z., Rybak I. 1966. Production and some trophic dependencies in benthos against primary production and zooplankton production of several Masurian Lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, Bd. 16, 441-451.
- Mackey A.P. 1977. Growth and development of larval Chironomidae. *Oikos*, vol. 28, N2-3, 270-275.

- rek J. 1980. Zonation of the macrozoobenthos and ecological condition in the Velky Vihorlat Lake.- *Biologia* (Bratislava), vol.35, N2, 111-120.
- tmus G., Badcock R.M. 1980. Production and emergence of chironomids in a wet gravel pit. *Chironomidae: Ecol. Syst., Cytol. and Physiol. Proc. 7th Int. Symp.*, Dublin, 1979. Oxford e.a., 299-305.
- aters T.F. 1969. The turnover ratio in predation ecology of freshwater invertebrates. *Amer. Natur.* vol.103, N930, 173-185.
- ater T.F. 1979. Influence of benthos life history upon the estimation of secondary production, *J. Fish. Res. Board Can.* , 36, 1425-1430.
- itkowiec R. 1976. Production of macrobenthos in Lake Tynwald. *Acta Univ. N. Copernici*, N38, 75-97.