

*На правах рукописи*

**Крашенинников Андрей Борисович**

**ФАУНА И СИСТЕМАТИКА ХИРОНОМИД  
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)  
УРАЛА И ПРИУРАЛЬЯ**

03.02.04 – зоология  
03.02.05 – энтомология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук



Владивосток – 2011

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Научный руководитель: кандидат биологических наук,  
доцент  
**Паньков Николай Николаевич**

Научный консультант: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
**Макарченко Евгений Анатольевич**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
**Стороженко Сергей Юрьевич**

кандидат биологических наук,  
**Яворская Надежда Мякиновна**

Ведущая организация: Институт водных и экологических  
проблем ДВО РАН, г. Хабаровск

Защита состоится «18» ноября 2011 г., в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 при Биолого-почвенном институте ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, 159, факс: (4232) 310-193.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН.

Автореферат разослан «    » октября 2011 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Е.М. Саенко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Хирономиды (комары-звонцы, комары-толкунцы) – всеветно распространенное семейство длинноусых двукрылых насекомых. Их личинки обитают практически во всех типах пресноводных водоемов и водотоков, а также на литорали морей, в эстуариях, дуплах деревьев, навозе и на влажных субстратах. Некоторые виды могут быть комменсалами или паразитами поденок, веснянок, ручейников. Наиболее длительный период жизни (от нескольких недель до двух лет) они проводят в стадии личинки и часто доминируют в донных сообществах не только по численности, но и по биомассе (Зинченко, 2002).

Личинки хирономид успешно используются в качестве индикаторов степени загрязнения рек (Балушкина, 1976; Зинченко, Розенберг, 2007) и трофности озер (Sæther, 1975, 1979). Хирономиды – важнейший объект питания бентосоядных промысловых рыб и их молоди (Константинов, 1950).

Благодаря наличию политенных хромосом в ядрах клеток слюнных желез личинок хирономиды широко применяются в цитогенетических и молекулярно-генетических исследованиях.

При массовом вылете и роении комары-звонцы вызывают у людей, живущих в окрестностях больших рек и озер, различные аллергии, в том числе бронхиальную астму, сезонные риниты и конъюнктивиты (Kawai, Konishi, 1986, 1988). Аллергические реакции также могут возникать от гемоглобина личинок некоторых видов *Chironomus*, называемых в народе мотылем, у аквариумистов и работников прудовых хозяйств во время кормления рыб (Baueg et al., 1983).

В настоящее время для мировой фауны хирономид известно не менее 5000 видов из 11 подсемейств: Tanypodinae, Aphroteniinae, Podonominae, Usambaromyiinae, Buchonomyiinae, Chilenomyiinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae, Chironominae и Telmatogetoninae. Хирономиды подсемейств Aphroteniinae, Usambaromyiinae и Chilenomyiinae распространены лишь в Южном полушарии, все остальные представлены в зоогеографических областях Северного полушария.

Для Палеарктики зарегистрировано более 1500 видов (Ashe, Cranston, 1990; Sæther et al., 2000), для Неарктики – 1051 вид из 205 родов (Oliver et al., 1990). В России по предварительным данным обитает более 900 видов (Макарченко, Макарченко, 2009).

Фауна хирономид Урала и Приуралья изучена еще недостаточно. В частности, слабо разработана таксономия и систематика подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Podonominae и Orthoclaadiinae по имаго, для многих видов отсутствуют данные по преимагинальным стадиям развития, а также их биологии; плохо изучено географическое распространение. Всё изложенное выше повлияло на выбор тематики настоящего исследования и определило его цель и задачи.

**Цель и задачи исследования.** Целью данного исследования является изучение фауны, систематики, распространения и биотопической приуроченности хирономид подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Podonominae и Orthocladiinae на территории Среднего, Северного Урала и Приуралья в пределах Пермского Прикамья.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить таксономический состав и определить таксономическую структуру фауны хирономид подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Podonominae и Orthocladiinae для указанной территории. Составить аннотированный список таксонов.

2. Составить определительные таблицы для родов и видов хирономид Среднего и Северного Урала.

3. Определить типы ареалов хирономид, обнаруженных на территории Среднего, Северного Урала и Приуралья в пределах Пермского Прикамья, охарактеризовать зоогеографическую структуру хирономидофауны.

4. Выявить биотопическую приуроченность личинок хирономид.

5. Изучить фенологию некоторых видов комаров-звонцов на территории Среднего Урала.

**Научная новизна.** Впервые для хирономид подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Podonominae и Orthocladiinae Урала и Приуралья обобщены оригинальные и литературные данные по фауне, систематике и распространению. Всего зарегистрировано 253 вида из 60 родов. На Северном Урале выявлено 207 видов, относящихся к 54 родам, на Среднем Урале – 148 видов из 47 родов. По оригинальным данным составлен аннотированный список таксонов указанных подсемейств. Обнаружены 4 новых для науки вида, 1 род и 11 видов оказались новыми для фауны России, 58 видов – для фауны Урала. Впервые составлена определительная таблица по имаго самцов для родов и видов указанных подсемейств.

Изучен таксономический состав фауны хирономид Урала и Приуралья, проведен ее зоогеографический анализ.

Обобщены данные по биотопической приуроченности личинок 88 видов комаров-звонцов, впервые получена информация по фенологии 96 видов хирономид Среднего Урала и Приуралья.

Автором разработана полусинтетическая среда (сандараконный бальзам), для приготовления постоянных препаратов из любых энтомологических объектов (Krasheninnikov, 2011), которые можно заключать в препарат без специальных проводок через спирты и (или) другие органические растворители.

**Теоретическая и практическая ценность.** Полученные данные расширяют наши знания о биоразнообразии такого крупного региона, как Урал, а также могут быть использованы для фауногенетических реконструкций. Составленные определительные таблицы будут полезны сотрудникам природоохранных и рыбохозяйственных учреждений. Фаунистические данные важны при оценке и сохранении биологического разнообразия, а также при составлении региональных Красных книг. Возможно использование сведений по биотопической приуроченности личинок в целях диагностики качества вод.

Сандараквый бальзам пригоден для изготовления постоянных препаратов из любых энтомологических объектов и может быть использован в ВУЗах, академических и природоохранных учреждениях России.

Вся полученная информация может использоваться в учебном процессе при проведении «Большого практикума по энтомологии и защите растений», «Большого практикума по ихтиологии и рыбоводству» ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет».

**Личное участие в получении научных результатов.** Материалом для исследования послужили энтомологические и гидробиологические сборы имаго, куколок и личинок комаров-звонцов, выполненные автором на стационарах и в ходе экспедиций по Северному и Среднему Уралу в 2004–2011 гг. на 26 родниках, 21 малой реке, 4 крупных реках, 19 озерах и прудах и 2 болотах. Планирование работ и выполнение экспериментов проведены самостоятельно. Интерпретация полученных результатов проведена совместно с научным руководителем к.б.н. Н.Н. Паньковым и научным консультантом д.б.н. Е.А. Макаренко. Все литературные данные, использованные в работе, имеют ссылки на источники.

**Апробация работы.** Результаты работы были доложены на 18 Международном симпозиуме по хирономидам в Норвегии в 2011 г. (18<sup>th</sup> International Symposium on Chironomidae, Trondheim, Norway, 4–6 July 2011); X трихонтерологическом симпозиуме и IV Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым (Владикавказ, 2010); VII межрегиональной научно-практической конференции «Грибушинские чтения – 2009» (Кунгур, 2009); научно-практической конференции «Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование» (Пермь, 2008); заседании кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» (Пермь, 2011); отделе зоологии Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток, 2011).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 11 работ, из них 5 – в журналах списка ВАК.

**Структура и объём работы.** Работа состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы. Текст диссертации изложен на 227 страницах и содержит 29 рисунков и 13 таблиц. Список литературы включает 358 источников, из них 244 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Выражаю искреннюю признательность моему научному консультанту, зав. лабораторией пресноводной гидробиологии Биолого-почвенного института ДВО РАН, д.б.н. Е.А. Макаренко за ценные консультации и советы, помощь на всех этапах выполнения и написания работы; моему научному руководителю, зав. кафедрой зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», к.б.н. Н.Н. Панькову. Выражаю сердечную признательность за помощь в определении материалов из Вишерского заповедника и ценные консультации по систематике подсемейства Orthocladinae М.А. Макаренко. Автор искренне благодарен В.А. Крашенинниковой и Б.А.

Швецову за организацию и проведение стационарных и полевых работ на территории Суксунского р-на Пермского края; к.б.н. Е.Г. Ефимик – за организацию сплава по р. Чусовой; В.В. Семенову – за организацию полевых исследований на территории Вишерского заповедника; д.б.н. С.Л. Есюнину – за ценные консультации по вопросам зоогеографии.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ВВЕДЕНИЕ

Во введении приведены общие сведения о семействе Chironomidae, обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи исследования, приведены научная новизна, теоретическое и практическое значение работы.

## ГЛАВА 1. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИСТЕМЕ КОМАРОВ-ЗВОНЦОВ ПОДСЕМЕЙСТВ *RODONOMINAE*, *PRODIAMESINAE*, *DIAMESINAE*, *ORTHOCLADIINAE* И ИХ СОВРЕМЕННАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ

### 1.1. История систематики хирономид

Первые комары-звонцы были описаны К. Линнеем в 1758 году в составе рода *Tipula*. Долгое время хирономиды рассматривались в составе семейства *Culicidae*. В начале XX века Дж. Маллохом (Malloch, 1915) в составе семейства *Chironomidae* выделены три подсемейства: *Ceratopogoninae*, *Tanypodinae*, *Chironominae*. Ж.Ж. Киффер разделил семейство на четыре подсемейства: *Ceratopogoninae*, *Chironominae*, *Clunioninae*, *Tanypodinae* (по Goetghebuer, 1932). Н.Н. Липина (Липина, 1928) выделила в семействе четыре подсемейства: *Chironominae*, *Tanypodinae*, *Orthocladinae*, *Ceratopogoninae*.

В 1929 г. Ф. Эдвардс (Edwards, 1929) выделил пять подсемейств хирономид: *Tanypodinae*, *Chironomidae*, *Diamesinae*, *Orthocladinae*, *Clunioninae*.

В дальнейшем, изучением систематики комаров-звонцов занимались М. Гетгебюр (Goetghebuer, 1932, 1939a, 1939b, 1939c), О.А. Иоганнсен (1936), Ф. Пагаст (Pagast, 1947), А. Тинеманн (Thienemann, 1954), Я. Заврел (Zavřel, 1924, 1926, 1929, 1938, 1939, 1941), Л. Брундин (1947, 1956, 1966), К. Штрэнцке (Strenzke, 1950), О. Сæтер (Sæther, 1973, 1976, 1977, 1980, 1983, 1985, 1989, 1990, 1995) и др. В 1976 О. Сæтером установлено подсемейство *Prodiamesinae* (Sæther, 1976).

Долгое время существовали две отдельные системы хирономид: для имаго (Kieffer, Edwards, Goetghebuer и др.) и для личинок и куколок (Johannsen, Thienemann, Zavřel, Potthast и др.). К 60-м годам XX века накопился значительный материал по исследованию развития от личинки до комара. В 1983–1989 гг. под общей редакцией Видерхольма коллективом крупнейших специалистов-хирономидологов было издано трехтомное руководство по морфологии, систематике и биогеографии комаров-звонцов на родовом уровне (Wiederholm, 1983, 1986, 1989).

Первым руководством по морфологии и систематике личинок и куколок хирономид в России была работа Н.Н. Липиной (1928). Следующей вехой в исследовании личинок явился определитель А.А. Черновского (1949). Через 20 лет появился первый определитель имаго (Шилова, 1969). В 1964 г. была завершена докторская диссертация А.А. Линевиц «Тендипедиды (хирономиды) Прибайкалья и Западного Забайкалья». С 1970 по 1983 г. В.Я. Панкратова обобщила все имеющиеся к тому времени материалы и опубликовала трехтомное руководство по определению личинок и куколок хирономид СССР подсемейств Orthoclaadiinae (Панкратова, 1970), Tanypodinae, Podonominae (Панкратова, 1977), Chironominae (Панкратова, 1983). А. И. Шилова (1976) опубликовала монографию «Хирономиды Рыбинского водохранилища». Н.И. Зеленцовым (1980) детально изучен род *Psectrocladius*.

В 1985 г. вышла в свет работа Е.А. Макаренко, содержащая полные материалы по морфологии и систематике комаров-звонцов Дальнего Востока СССР (Макаренко, 1985).

В 2006 году издана четвертая книга шестого тома «Определителя насекомых Дальнего Востока России». Большую ее часть составила глава, посвященная комарам-звонцам. Она написана Е.А. Макаренко, М.А. Макаренко, О.В. Зориной, И.В. Сергеевой.

## **1.2. Современная классификация хирономид подсемейств Podonominae, Prodiamesinae, Diamesinae и Orthoclaadiinae**

Основой для построения современной системы комаров-звонцов служат признаки всех стадий развития. По мере накопления информации о строении личинок и куколок объединяются две различные, исторически сложившиеся классификации: имагинальная и преимагинальная. Этот процесс еще далек от завершения, поскольку существуют объективные методические трудности по выведению имаго холодолюбивых видов, к которым относятся многие представители рассматриваемых подсемейств.

В главе приведен перечень родов, зарегистрированных в Палеарктике в соответствии с системой О. Сэтера и др. (Sæther et al, 2000). Деление на трибы в подсемействе Orthoclaadiinae в настоящее время не принято. В подсемействе Podonominae указано 7 родов, Diamesinae – 13 родов, Prodiamesinae – 4 рода, Orthoclaadiinae – 90 родов и один вид неясного систематического положения.

## **ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ФАУНИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ХИРОНОМИД УРАЛА**

Изучение таксономии и фауны комаров-звонцов Северного Урала начато О.С. Зверевой (1950, 1953а, 1953b, 1962, 1969), продолжено В.Н. Шубиной (1986, 2006), Я.С. Кузьминой (Kuzmina, 2001; Кузьмина и др., 2003), Т.Н. Филинковой (1993 а, b; 1994; 1996 а, b) и И.В. Поздеевым (2007). Большинство исследователей занимались и занимаются изучением преимагинальных стадий развития хирономид, лишь в работах Т.Н. Филинковой и С.И. Беляниной (Филинкова, Белянина 1993 а, b, 1994, 1996; Белянина, Филинкова, 1996) и Я.С. Кузьминой (2001, 2003) приводятся данные по имаго.

Первые видовые списки Chironomidae, определенных по личинкам, для Среднего Урала приводятся А.Л. Бенингом (Бенинг, 1928). Хирономиды из сборов экспедиции, проходившей под его руководством, были идентифицированы Ф. Ленцем до родов и групп видов (31 таксон). Дальнейшие исследования личинок продолжены В.В. Громовым (Громов, 1936, 1949, 1954, 1959, 1960); Э.Я. Граевским и М.В. Поганкиным (Граевский, Поганкин, 1937); Г.М. Фридман (1939); С.Н. Уломским (Уломский, 1941); Н.П. Керенцевой, Л.Н. Набоких, В.В. Егошиным (Керенцева, Набоких, Егошин, 1945); А.О. Таусон (Таусон, 1947); М.Л. Грандилевской-Дексбах, Г.А. Соколовой и Е.В. Шилковой (Грандилевская-Дексбах, 1961; Грандилевская-Дексбах, Шилкова, 1968; Соколова, 1974, 1976, 1979а, 1979б); О.А. Бобровой (Боброва, 1969); М.С. Алексевниной и А.С. Буйдовым (Алексевнина, 1988; Алексевнина, Буйдов, 1997, 2000; Буйдов, Алексевнина, 2000); Н.Н. Паньковым (1997, 2004); И.В. Поздеевым (Поздеев, Алексевнина, 2004; Беляева, Поздеев, 2005; Поздеев, 2006).

Особо следует отметить работы В.В. Громова (1951, 1953), в которой автор приводит список хирономид р. Камы по трем стадиям развития (определены А.А. Черновским и М. Гётгебюром).

Таким образом, к началу наших исследований с территории Среднего, Северного и Приполярного Урала, а также Приуралья было известно 180 видов и форм из подсемейств Podonominae, Diamesinae, Prodiamesinae и Orthoclaadiinae, причем только 62 вида были определены по имаго.

### **ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

#### **3.1. Рельеф**

Урал представляет собой асимметричный горный хребет, вытянутый в почти меридиональном направлении, расположен между 50—69° с. ш. и 55—65° в. д. Это сложная горная страна, площадь которой составляет около 380 000 км<sup>2</sup>. Его протяженность с севера на юг достигает 2200 км при средней ширине около 170 км и максимальной на юге 400 км.

Западные склоны, носящие название Предуралья, значительно более пологи, чем восточные, и постепенно переходят в Русскую равнину.

По характеру рельефа и другим природным особенностям Урал делят на пять основных районов: Полярный, Приполярный, Северный, Средний и Южный (Быков, 1963).

#### **3.2. Гидрография**

Реки Урала принадлежат к бассейнам Баренцева, Карского и Каспийского морей. Сток рек в эти моря осуществляется через Печору, Обь, Волгу и Урал. На развитие гидрографической сети Урала влияют климатические условия, которые в свою очередь находятся в зависимости от географического положения его отдельных районов, особенностей рельефа и геологического строения.

Озера на Урале распространены неравномерно. В Приуральской части Русской равнины, на Уфимском плато, в предгорьях западного склона Урала, в горной области Урала и в предгорьях восточного склона их сравнительно немного. Особенно широким распространением они пользуются в Зауралье и в средней части Зауральского пенепплена.

Для Приуралья и западных предгорий Урала наиболее характерны пойменные озера, расположенные по долинам рек Камского бассейна, хотя в северной части Приуралья, в области древнего оледенения, встречаются озера и вне речных долин.

### **3.3. Климат**

Климат рассматриваемой зоны Урала умеренно континентальный. На севере в горной области количество осадков может достигать 1000—1050 мм, сток — 700—800 мм, суммарное испарение — 270—300 мм. В южной части зоны осадки снижаются до 550—800 мм, сток — до 160—470 мм, а суммарное испарение увеличивается до 300—350 мм.

Основным источником питания рек являются снеговые и дождевые воды. Начало половодья рек на юге зоны начинается в среднем в конце марта — начале апреля, а на севере зоны в конце апреля — начале мая в зависимости от широтного и высотного положения их бассейнов. Продолжительность половодья от 40 до 70 дней. Продолжительность ледостава 5—6 месяцев. Наблюдается промерзание рек с водосборами до 10 000 км<sup>2</sup> (Быков, 1963).

### **3.4. Почвенно-растительный покров**

Согласно И. М. Крашенинникову (Геология СССР, 1969), в пределах Северного и Среднего Урала могут быть выделены две почвенно-растительных зоны:

- а) подзолисто-таежно-лесная;
- б) лесостепная зона серых почв и выщелоченных черноземов. Отдельные островки пятнистой горной тундры покрывают крупные горные вершины Северного Урала в его гольцовой части.

### **3.5. Характеристика пунктов сбора материала**

Приведен полный перечень всех точек сбора материала на территории Северного, Среднего Урала и Приуралья, содержащий сведения о географических координатах, высоте над уровнем моря, относительном местоположении и характеристике биотопа. Районы исследований отмечены на рис. 1.

## **ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Материалом для исследования послужили энтомологические и гидробиологические сборы имаго, куколок и личинок комаров-звонцов, выполненные автором на стационарах и в ходе экспедиций по Северному и Среднему Уралу в 2004—2011 гг.

Стационарные исследования были выполнены на участке среднего течения р. Сылва около п. Суксун, на сероводородном источнике и р. Иргина около с.

Ключи Суксунского р-на Пермского края в 2009–2010 гг. Сбор материала на стационарах проводился в течение всего 2009 г. и первого полугодия 2010 г. Энтомологические пробы отбирались один раз в 7–10 дней, гидробиологические – раз в сезон.

Экспедиционные исследования проводились в Вишерском заповеднике (июль – август 2007 г.), среднем течении р. Вишера (июль – август 2009 г.), среднем течении р. Чусовая (июль 2008 г.), среднем течении р. Сытва (2004–2011 гг.), на территории Суксунского р-на Пермского края (2004 – 2011 гг.).

Всего обработано 196 сборов имаго из 90 пунктов и 33 гидробиологические пробы. Изготовлено более 1000 постоянных препаратов имаго, куколок и личинок комаров-звонцов. Кроме фаунистических сборов, использован материал, полученный в результате выведения имаго хирономид из личинок или куколок. Проведено более 200 выведений для 6 видов.

Хирономид собирали и обрабатывали по общепринятой методике, подробно описанной в литературе (Черновский, 1949; Schlee, 1966; Панкратова, 1970; Шилова, 1976; Панкратова, Шилова, 1982; Макаренко, 1985).

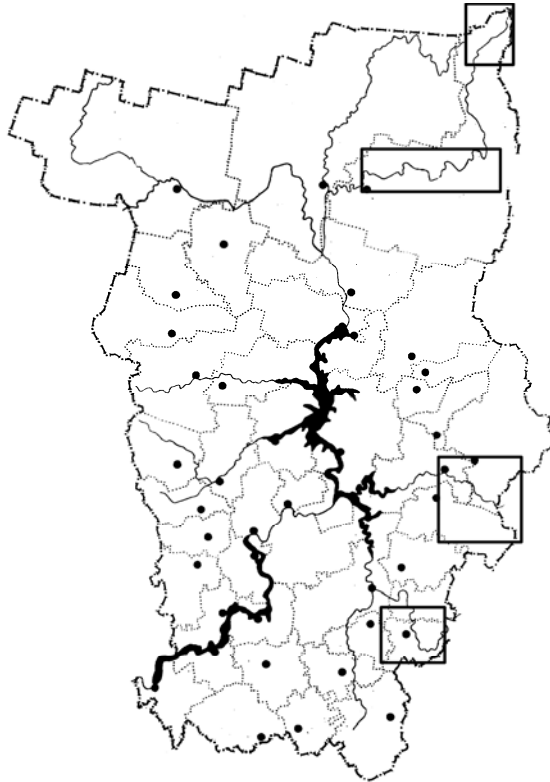


Рис. 1. Карта-схема расположения районов исследований. Точками отмечены районные центры Пермского края, прямоугольниками – районы сбора материала.

Для систематического изучения и длительного хранения имаго, куколок и личинок хирономид изготавливали постоянные препараты в жидкости Фора-Берлезе, окантованные бесцветным лаком для ногтей. Однако заключение объектов в жидкость Фора-Берлезе имеет ряд существенных недостатков, а именно: со временем наполнитель становится зернистым, что ухудшает оптические свойства препарата, кроме того очень часто лак трескается и хлоралгидрат испаряется, приводя, в худшем случае, к утрате препарата.

Во избежание таких негативных последствий типовые и редкие экземпляры помещены в сандаловый бальзам – аналог эупарала (Gilson, 1906) в оригинальной модификации, позволяющий изготавливать постоянные препараты без проводки объекта через серию спиртов и ксилол (Krasheninnikov, 2011).

При видовой идентификации комаров-звонцов использованы работы Макаренко (Макаренко, 1985; Макаренко, Макаренко, 2006, 2008, 2009, 2010a, 2010b, 2010c; Макаренко и др., 2005, 2006), Асхе (Ashe and Cranston, 1990), Брундина (Brundin, 1947, 1956, 1966, 1989), Крэнстона (Cranston and Sæther, 1982; Cranston and Oliver, 1988; Cranston, P. S., Oliver, D. R. and Sæther, 1989), Фу (Fu et al., 2009, 2010a, 2010b), Хирвенойя (Hirvenoja, 1973; Hirvenoja and Hirvenoja, 1988), Лэнгтона и Пиндера (Langton and Pinder, 2007; Pinder, 1978), Лехмана (Lehmann, 1969, 1972), Оливера (Oliver et al., 1990; Oliver and Roussel, 1983), Россаро (Rossaro, Lencioni, 2000; Rossaro et al., 2003), Сэтера (Sæther and Wang, 1995; Sæther, 1973, 1976, 1977, 1985, 1989a, 1989b, 1990, 1995; Sæther and Sublette, 1983; Sæther et al., 2000), Саса (Sasa, Suzuki, Sakai, 1998), Шли (Schlee, 1968), Сопонис (Soponis, 1977, 1990), Штрэнцке (Strenzke, 1950, 1960), Туискунена (Tuiskunen, 1985, 1986; Tuiskunen and Lindeberg, 1986), Вана (Wang and Sæther, 1993) и Вилассена (Willassen et al., 2005) и др. Вся специальная терминология приводится по О.А. Сэтеру (Sæther, 1980).

Сравнение фаун сопредельных территорий проводилось кластерным анализом (метод UPGMA) в программе Past ver. 1.57. Для определения сходства фаун использовался коэффициент Чекановского-Съёренсена.

## **ГЛАВА 5. КРАТКИЙ ОЧЕРК МОРФОЛОГИИ КОМАРОВ-ЗВОНЦОВ**

Определение комаров-звонцов невозможно без детального изучения их морфологии. В данном разделе приведена краткая характеристика строения имаго самца, куколки и личинки, рассмотрены наиболее важные диагностические признаки для всего семейства. В описании морфологии хирономид мы придерживались терминологии О. Сэтера (1980) и Е.А. Макаренко (1985).

При идентификации родов и видов имаго самцов наибольшее значение имеет строение глаз, клипеуса, степень развития максиллярного щупика и фронтальных бугорков головы, антенн, строение и хетотаксия груди, особенно передне- и среднеспинки, наличие или отсутствие шпор и пульвилл у ног, жилкование крыльев, наличие и степень опушения чешуйки крыла и строение гениталий. В строении гипопигия необходимо особо обратить внимание на форму верхних и нижних придатков гоноксита, анального отростка, поперечной стерноподемы, наличие или отсутствие вирги.

## ГЛАВА 6. ТАКСОНОМИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФАУНА ХИРОНОМИД ПОДСЕМЕЙСТВ DIAMESINAE, PODONOMINAE, PRODIAMESINAE И ORTHOCLADIINAE СРЕДНЕГО, СЕВЕРНОГО УРАЛА И ПРИУРАЛЬЯ В ПРЕДЕЛАХ ПЕРМСКОГО ПРИКАМЬЯ

В настоящей главе приведен аннотированный список видов, проанализирована таксономическая структура и зоогеографический состав фауны комаров-звонцов подсемейств Diamesinae, Podonominae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae Приполярного, Северного, Среднего Урала и Приуралья. Даны определительные таблицы родов и видов для указанных подсемейств по имаго самцов.

### 6.1. Аннотированный список видов

В аннотированном списке приведена характеристика 151 вида хирономид, относящихся к 45 родам из 4 подсемейств, которая включает в себя информацию по синонимии, месту сбора имаго и количеству экземпляров, срокам лета на территории Среднего Урала, изученности стадий метаморфоза, экологии и географическому распространению. В список включены виды и формы комаров-звонцов, определенные только автором. Для редких и новых для науки видов дается полное описание и рисунки, отражающие диагностические признаки.

На территории Урала и Приуралья обнаружены 4 новых для науки вида, из которых описаны три: *Hydrobaenus vernus* Krasheninnikov et Makarchenko, 2011, *Krenosmittia novokshonovi* Krasheninnikov et Makarchenko, 2009 и *Limnophyes visheraensis* Krasheninnikov et Makarchenko, 2009. Описание *Corynoneura makarchenorum* Krasheninnikov, sp. n. находится в печати.

Новыми для России оказались 1 род *Tavastia* Tuiskunen и 11 видов: *Acamptocladus reissi* Cranston et Sæther, *Bryophaenocladus ictericus* (Meigen), *Chaetocladus* (s. str.) *grandilobus* Brundin, *Doncricotopus dentatus* Tuiskunen, *Limnophyes bidumus* Sæther, *Paratrichocladus goetghebueri* Spies, *Pseudosmittia albipennis* (Goetghebuer), *P. obtusa* Strenzke, *Sympothastia macrocera* Serra-Tosio; *Tavastia yggdrasilia* Brodin et al., *Thienemanniella obscura* Brundin.

Новыми для Урала являются 58 видов: *Bryophaenocladus akiensis* (Sasa et al.), *B. inconstans* (Brundin), *B. subparallelus* (Malloch), *B. vernalis* (Goetghebuer), *Chaetocladus* (s. str.) *binotatus* (Lundström), *Ch.* (s. str.) *laminatus* Brundin, *Corynoneura aurora* Makarchenko et Makarchenko, *C. carriana* Edwards, *C. fittkaui* Schlee, *C. prima* Makarchenko et Makarchenko, *Cricotopus* (s. str.) *festivellus* (Kieffer), *C.* (s. str.) *flavocinctus* (Kieffer), *C.* (s. str.) *politus* (Coquillett), *C.* (s. str.) *septentrionalis* Hirvenoja, *C. (I.) laetus* Hirvenoja, *C. (I.) obnixus* (Walker), *Diamesa incallida* (Walker), *D. parancysta* Serra-Tosio, *D. tonsa* (Haliday), *Eukiefferiella boevrensis* Brundin, *Hydrobaenus fusistylus* (Goetghebuer), *H. cf. maladistinctus* Makarchenko et Makarchenko, *Hydrosmittia*

*oxoniana* (Edwards), *Limnophyes aagaardi* Sæther, *L. angelicae* Sæther, *L. edwardsi* Sæther, *L. eltoni* (Edwards), *L. margaretae* Sæther, *L. natalensis* (Kieffer), *L. torulus* Sæther, *Metriocnemus* (s. str.) *caudigus* Sæther, *Nanocladius balticus* (Palmén), *N. distinctus* (Malloch); *N. cf. minimus* Sæther, *Orthocladius* (s. str.) *wetterensis* Brundin, *Parakiefferiella smolandica* (Brundin), *Paraphaenocladius impensus* (Walker), *P. pseudirritus* Strenzke, *Paratrichocladius rufiventris* (Meigen), *P. skirwithensis* (Edwards), *Pseudorthocladius* (s. str.) *curtistylus* (Goetghebuer), *Pseudosmittia angusta* (Edwards); *P. danconai* (Marcuzzi), *P. mathildae* Albu, *P. trilobata* (Edwards), *Rheocricotopus* (s. str.) *fuscipes* (Kieffer), *Smittia akanduodecima* Sasa et Kamimura, *S. controversa* Makarchenko et Makarchenko, *S. extrema* (Holmgren), *S. seiryuwexea* Sasa, Suzuki et Sakai, *Stilocladius intermedius* Wang, *Thienemanniella chuzeduodecimicus* Sasa, *Th. majuscula* (Edwards), *Th. oyabedilata* Sasa, Kawai et Ueno, *Tokunagaia rectangularis* (Goetghebuer), *T. scutellata* (Brundin), *Trissocladius heteroceris* Kieffer, *Zalutschia tatica* (Pagast).

Продолжительность и сроки лёта хирономид подробно рассмотрены для 96 видов со Среднего Урала. Северный Урал в этом отношении изучен недостаточно. Биотопическая приуроченность личинок установлена для 88 видов, куколки известны для 104 видов, а личинки – для 91 вида.

## 6.2. Таксономическая структура

Общеизвестно, что в Северном полушарии таксономическое разнообразие у большинства насекомых возрастает от приполярных областей к субтропическим (Лелей, Стороженко, 2010). Однако хирономиды являются исключением из этого правила, что наглядно показано на примере подсемейства Diamesinae (Макарченко, 1998).

Для выяснения общих закономерностей изменения таксономической структуры фауны хирономид подсемейств Diamesinae, Podonominae, Prodiamesinae, Orthoclaudiinae Урала и Приуралья использован приведенный выше аннотированный список видов, дополненный публикациями по Северному и Приполярному Уралу (Kuzmina, 2001; Лоскутова и др., 2010), Северному и Среднему Уралу (Поздеев, 2010), а также списками видов сопредельных с Уралом регионов: бассейна верхней Волги (Шилова, Зеленцов, 2003), Хибинских озер Кольского полуострова (Зеленцов, 2009), Заполярья Красноярского края (Шилова, Зеленцов, 2000), архипелагов Новая и Северная Земля (Зеленцов, 2007), устья р. Лены (Зеленцов, Шилова, 1996).

Сравнение крупных и хорошо изученных фаун Северного и Среднего Урала и бассейна Верхней Волги показало, что прослеживается тенденция уменьшения таксономического разнообразия (на уровне родов в 1,7 раза, а на уровне видов почти в 3 раза) от зоны приполярных тундр и темнохвойной тайги к зоне смешанных и широколиственных лесов (рис. 2).

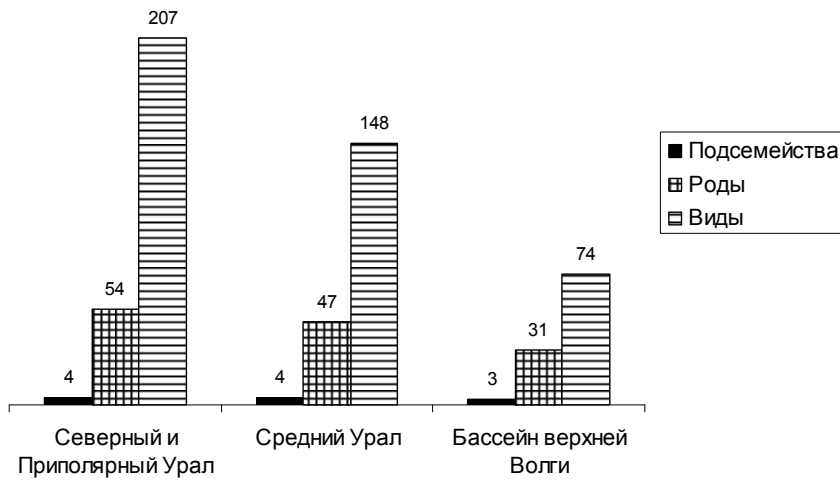


Рис. 2. Соотношение числа таксонов хирономид Урала и сопредельных территорий.

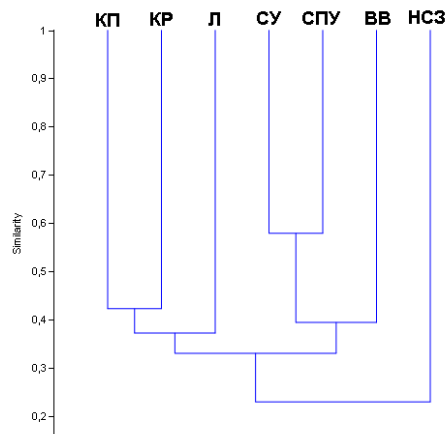


Рис. 3. Дендрограмма сходства фаун Урала и сопредельных территорий (UPGMA,  $I_{CS}$ ). Обозначения: КП – Кольский полуостров; КР – заполярье Красноярского края; Л – устье р. Лена; СУ – Средний Урал и Приуралье; СПУ – Северный и Приполярный Урал; ВВ – бассейн Верхней Волги; НСЗ – Новая и Северная Земля.

Построенная на основе кластерного анализа (UPGMA,  $I_{CS}$ ) дендрограмма сходства фаун Урала и сопредельных территорий (рис. 3) демонстрирует, что наиболее изолированным является кластер островов Северного Ледовитого океана. По-видимому, своеобразие фауны архипелагов Новая и Северная Земля связано с островной изоляцией и недостаточной изученностью. При уровне сходства 0,32 выделяются две группы кластеров, одна из которых соответствует заполярным районам, а другая – Уралу и бассейну верхней Волги. Наиболее близки между собой фауны Северного и Среднего Урала, а своеобразие фауне верхней Волги придает наличие здесь ряда западнопалеарктических видов.

### 6.3. Зоогеографический анализ

Выявленные выше различия в фаунах хирономид Урала и сопредельных районов, по-видимому, обусловлены не только современными климатическими факторами, но и историей формирования биоты этого региона Евразии.

Для описания ареалов видов выбрана система понятий Городкова (1984). Из трех составляющих ареала использована только долготная. Голарктические виды не подразделяются на группы. Ареалы значительного числа видов считаются дизъюнктивными. Однако это может быть следствием слабой изученности хирономид в некоторых крупных регионах Палеарктики. В связи с этим данная характеристика ареала не используется.

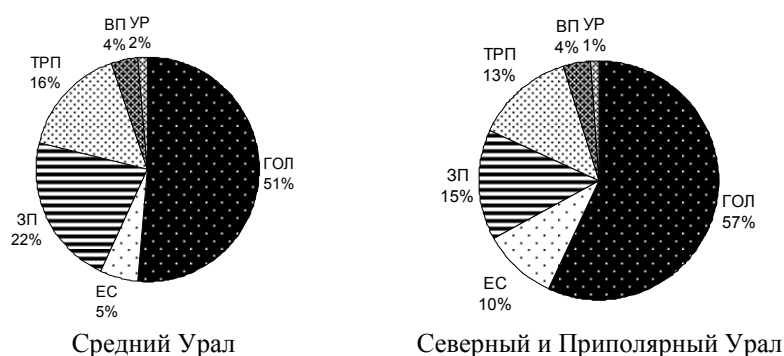


Рис. 4. Распределение видов хирономид Урала и сопредельных территорий по типам ареала. Обозначения: ГОЛ – голарктический; ЗП – западнопалеарктический; ВП – восточно-палеарктический; ЕС – европейско-сибирский; ТРП – транспалеарктический; УР – уральский.

Достоверно отмеченные с Урала и сопредельных территорий виды хирономид отнесены к 7 долготным группам: голарктические, транспалеарктические, западнопалеарктические, восточнопалеарктические, европейско-сибирские, уральские, островные.

Для Урала и сопредельных территорий характерно доминирование голарктических видов над палеарктическими. Среди палеарктических видов

на севере Урала выше доля европейско-сибирских видов, а в средней части Урала увеличивается доля западно- и транспалеарктических видов (рис. 4). Судя по гетерогенному и малоспецифичному зоогеографическому составу и значительной доле широкоареальных форм, хирономидофауна Урала имеет аллохтонный характер. Очевидно, в процессе ее становления определенную роль сыграли исторические события, связанные с взаимодействием миграционных потоков биоты.

#### **6.4. Определительные таблицы родов и видов комаров-звонцов по имаго самцов**

Приведены определительные таблицы хирономид подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Podonominae и Orthoclaadiinae Среднего и Северного Урала по имаго самцов для 60 родов и 246 видов.

### **ГЛАВА 7. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КОМАРОВ-ЗВОНЦОВ СРЕДНЕГО И СЕВЕРНОГО УРАЛА**

В настоящей главе приведены сведения по биотопической приуроченности личинок комаров-звонцов Среднего и Северного Урала, а также данные по фенологии хирономид Среднего Урала и Приуралья.

#### **7.1. Биотопическая приуроченность личинок хирономид**

На основе литературных данных и собственных наблюдений автора выяснена биотопическая приуроченность достоверно определенных по имаго и личинкам 88 видов хирономид подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Podonominae и Orthoclaadiinae Среднего и Северного Урала. На основании местообитаний личинок выделено 7 групп видов. Большинство видов (38%) являются обитателями текучих и стоячих вод, менее многочисленны обитатели родников и рек (15%), родников (13,5%), почвы (13,5%), стоячих водоемов (11%), рек (8%) и фекалий крупных копытных (1%).

Для Северного Урала отмечается увеличение доли видов, личинки которых обитают в родниках, что может быть обусловлено хорошо развитой речной сетью этого региона. На Среднем Урале и в Приуралье возрастает доля видов, личинки которых населяют исключительно реки или почву. Увеличение доли почвенных личинок, вероятно, связано с более сильным и длительным промерзанием почвы на севере, по сравнению со Средним Уралом.

#### **7.2. Фенология хирономид подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae и Orthoclaadiinae Среднего Урала и Приуралья**

Сезонные ритмы в жизни хирономид входят в число важнейших составляющих их экологии. Сведения о фенологии комаров-звонцов очень неполны в связи со слабой изученностью этих насекомых в исследованном регионе, особенно подсемейства Orthoclaadiinae. Для территории России данные по фенологии имеются в немногих источниках. К ним следует отнести работы А.И. Шиловой (1976) по Рыбинскому водохранилищу, Э.И. Извековой (1980) по Учинскому водохранилищу, Г.Х. Щербины (1985, 1988, 1989 а, б) по Калининградской области, М.С. Алексевниной (1973, 1974), Т.Д. Зин-

ченко и М.С. Алексевниной (1996) по дельте Волги, Е.А. Макаренко (1998) по диамезинам Голарктики, Т.Д. Зинченко (2002, 2011) по хирономидам поверхностных вод бассейна средней и нижней Волги, и Н.М. Яворской (2010) по бассейну Нижнего Амура.

Для выяснения сроков лёта имаго комаров-звонцов были организованы стационарные наблюдения. Они проводились на участке среднего течения р. Сылва около пос. Суксун, на сероводородном источнике и р. Иргина около с. Ключи Суксунского р-на Пермского края. Охарактеризована фенология 96 видов комаров-звонцов.

На основе анализа видового разнообразия хирономид в разные периоды года можно выделить 6 пиков (рис. 5): ранневесенний, поздневесенний, июльский, позднелетний, раннеосенний и зимний. Вылет имаго хирономид на территории Среднего Урала и Приуралья длится круглый год. Зимой «вылетает» только один вид – *Diamesa tonsa* (Haliday). Лёт имаго других видов наблюдался с начала марта до конца октября.

Ранневесенний пик связан с вылетом холодолюбивых видов (*D. tonsa* (Haliday), *Chaetocladius* (s. str.) *piger* (Goetghebuer), *D. parancysta* Serrato-Tosio, *Orthocladius* (s. str.) *wetterensis* Brundin и др.). Поздневесенний пик определяется видами, вылетающими из временных водоемов, оставшихся после таяния снега (например, *Trissocladius heteroceris* Kieffer, *Hydrobaenus vernus* Krashennikov et Makarchenko и др.). В июле происходит вылет большинства (39) видов, поскольку на Среднем Урале это самый теплый месяц в году. Позднелетний пик связан с началом лёта летне-осенних видов.

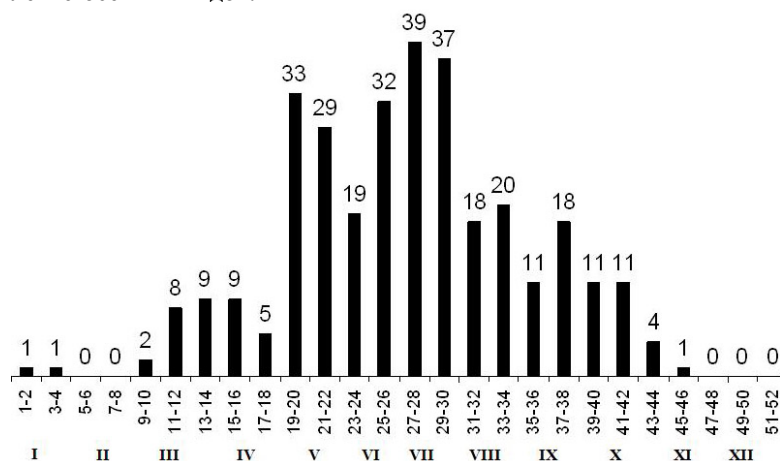


Рис. 5. Динамика видового разнообразия имаго комаров-звонцов на территории Среднего Урала в течение года. На оси абсцисс указаны номера недель (арабские цифры) и месяцев (римские цифры) в году.

По срокам лёта имаго хирономид выделено 8 групп видов: летняя (34 вида), весенне-летняя (19 видов), весенне-летне-осенняя (15 видов), весенняя (14 видов), летне-осенняя (6 видов), весенне-осенняя (4 вида), осенняя (3 ви-

да), осенне-зимне-весенняя (1 вид). В основу классификации положена схема, предложенная Н.М. Яворской (2010).

Следует отметить, что как на территории Среднего Урала и Приуралья, так и в бассейне Нижнего Амура большинство хирономид входит в группы летних и весенне-летних видов (рис. 6). Для указанных территорий характерно наличие весенне-летне-осенней, весенней, летне-осенней, весенне-осенней и осенней групп видов. Различия наблюдаются в группах видов, вылетающих зимой: на Среднем Урале это осенне-зимне-весенняя группа, в бассейне Нижнего Амура – зимне-весенняя и зимне-весенне-летне-осенняя.

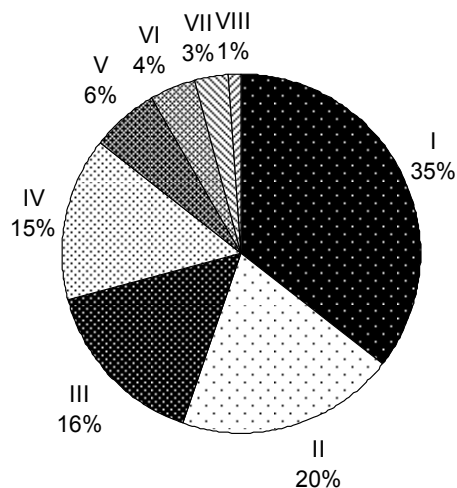


Рис. 6. Распределение числа видов хирономид по фенологическим группам на Среднем Урале. Обозначения: I – летняя; II – весенне-летняя; III – весенне-летне-осенняя; IV – весенняя; V – летне-осенняя; VI – весенне-осенняя; VII – осенняя; VIII – осенне-зимне-весенняя.

Дальнейшее изучение хирономидофауны других районов Палеарктики позволит выявить причину сходства фенологии комаров-звонцов таких разных регионов России, как Урал и Дальний Восток.

## ВЫВОДЫ

1. Фауна комаров-звонцов Урала и Приуралья насчитывает 253 вида из 60 родов и 4 подсемейств: Podonominae (3 рода, 3 вида), Diamesinae (5 родов, 13 видов), Prodiamesinae (3 рода, 5 видов), Orthoclaadiinae (49 родов, 232 вида). Для Приполярного и Северного Урала зарегистрировано 207 видов из 54 родов, Среднего Урала и Приуралья – 148 видов из 47 родов. Обнаружены 4 новых для науки вида, 1 род и 11 видов оказались новыми для фауны России, 58 – для фауны Урала. Составлена определительная таблица по имаго самцов для родов и видов изученных подсемейств.

2. Для фауны Урала и сопредельных регионов характерно снижение таксономического разнообразия от зоны приполярных тундр и темнохвойной тайги (4 подсемейства, 54 рода, 207 видов) к зоне смешанных и широколиственных лесов (3 подсемейства, 31 род, 74 вида) и доминирование по числу родов и видов подсемейства Orthoclaadiinae.

3. Сравнение фауны хирономид Урала и сопредельных территорий показало, что наиболее близки между собой фауны Северного и Среднего Урала, которые вместе с фауной бассейна верхней Волги образуют единую группу. Фауны заполярных материковых районов (Кольский полуостров, заполярье Красноярского края, устье р. Лена) формируют другую группу. Наиболее обособлена фауна островов Северного Ледовитого океана.

4. Среди хирономид Урала и Приуралья преобладают голарктические виды. На севере Урала доля голарктов составляет 57%, а на Среднем Урале уменьшается до 51 % за счет увеличения доли западнопалеарктических и транспалеарктических видов.

5. Для территории Северного и Среднего Урала охарактеризована биотопическая приуроченность личинок 88 видов комаров-звонцов. Большинство из них (38%) являются обитателями текущих и стоячих вод, менее многочисленны обитатели родников и рек (15%), родников (13,5%), почвы (13,5%), стоячих водоемов (11%), рек (8%) и фекалий крупных копытных (1%). Для Северного Урала отмечается увеличение доли видов, личинки которых обитают в родниках, а на Среднем Урале и в Приуралье возрастает доля видов, личинки которых населяют исключительно реки или почву.

6. По срокам лёта имаго комаров-звонцов выделено 8 групп видов. Большинство хирономид относится к летней группе (34 вида). Достаточно хорошо представлены весенне-летняя (19 видов), весенне-летне-осенняя (15 видов), весенняя (14 видов) группы. Менее многочисленны летне-осенняя (6 видов), весенне-осенняя (4 вида), осенняя (3 вида) и осенне-зимне-весенняя (1 вид) группы. В целом наблюдается сходство фенологии хирономид Среднего Урала и бассейна Нижнего Амура.

7. В бассейне р. Сылва на территории Среднего Урала отмечено 6 пиков лёта комаров-звонцов: ранневесенний, поздневесенний, июльский, позднелетний, раннеосенний и зимний. Ранневесенний пик связан с вылетом холодолюбивых видов, поздневесенний определяется видами, вылетающими из временных водоемов, оставшихся после таяния снега. На Среднем Урале наибольшее число видов (39) вылетает в июле – самом теплом месяце в году. Зимний выплод характерен лишь для одного вида из подсемейства Diamesinae – *Diamesa tonsa* (Haliday).

**По теме диссертации опубликованы следующие работы:**

**Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:**

**1. Крашенинников А.Б.,** Макарченко Е.А. Новые и малоизвестный виды хирономид (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) из Вишерского государственного природного заповедника (Северный Урал) // Евразийский энтомологический журнал, 2009. Т. 8, Прил. 1, С. 97–101.

**2. Крашенинников А.Б.,** Макарченко М.А. К фауне хирономид подсемейств Podonominae, Diamesinae и Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae) заповедника Вишерский и прилегающих территорий (Северный Урал) // Евразийский энтомологический журнал. 2009. Т. 8. Вып. 3. С. 335–340.

**3. Крашенинников А.Б.** Новые сведения по фауне комаров–звонцов (Diptera, Chironomidae) бассейна реки Вишера (Северный Урал) // Евразийский энтомологический журнал. 2010. Т. 9. Вып. 3. С. 387–391.

**4. Krasheninnikov A.B., Makarchenko E.A.** *Hydrobaenus vernus* sp.n. (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) from the Kama River Basin of the Middle Urals (Perm Territory, Russia) // Euroasian Entomological Journal. 2011. Vol. 10 (2). P. 201–202.

**5. Krasheninnikov A.B.** Mounting technique of entomological preparations in sandarac medium // Euroasian Entomological Journal. 2011. Vol. 10 (3). P. 283–284.

**Статьи, опубликованные в отечественных периодических изданиях и региональных сборниках:**

**6. Крашенинников А.Б.** Новые сведения по фауне комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) Среднего Урала // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука, 2011. С. 247–264.

**Работы, опубликованные в материалах всероссийских и международных конференций и симпозиумов:**

**7. Паньков Н.Н., Крашенинников А.Б.,** Старова О.С., Панькова Н.В. Фауна родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции (5–6 ноября 2008 г., Пермь). 2008. С. 146–151.

**8. Крашенинников А.Б.** Некоторые особенности биологии *Diamesa tonsa* (Holiday, 1856) (Diptera, Chironomidae) – обитателя рек Прикамья // Грибушинские чтения – 2009. Музей в пространстве и времени. Тез. докл. и сообщ. VII межрегиональной научно-практич. конф. (г. Кунгур, 23–25 апреля 2009 г.). Кунгур, 2009. С. 365–367.

**9. Крашенинников А.Б.** Хирономиды рода *Diamesa* (Diptera, Chironomidae) горных рек Среднего Урала // Животный мир горных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. С. 65–67.

**10. Крашенинников А.Б.** Новые сведения по фауне ортокладиин (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) реки Чусовой (Средний Урал и Предуралье) // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы X трихонтерологического симпозиума и IV Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым, Северо-Осетинский ГУ. Владикавказ. 2010. С. 41–45.

**11. Krasheninnikov A.B.** New data on chironomids in the Middle Urals // Abstract of 18th International Symposium on Chironomidae, Trondheim (Norway), 4–6 July 2011. P. 27.