

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *DIAMESA TSUTSUI* TOKUNAGA (DIPTERA, CHIRONOMIDAE, DIAMESINAE)

Е.М. Саенко, Е.А. Макаrenchенко

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока, 159, г. Владивосток, 690022, Россия.

E-mail: sayenko@biosoil.ru, makarchenko@biosoil.ru

Обсуждаются характеристики хранящихся в коллекции Лаборатории пресноводной гидробиологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток) личинок и самцов имаго хирономид *Diamesa tsutsui* (Tokunaga, 1936) из сборов на о-ве Сахалин и в Приморском крае. Проведен анализ систематических признаков с целью отбора критериев, наиболее подходящих для их использования в определительных таблицах.

TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF *DIAMESA TSUTSUI* TOKUNAGA (DIPTERA, CHIRONOMIDAE, DIAMESINAE)

E.M. Sayenko, E.A. Makarchenko

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, 159 Stoletiya Vladivostoka Avenue, Vladivostok, 690022, Russia.

Collection of larvae and male imago of *Diamesa tsutsui* (Tokunaga, 1936) (Diamesinae, Chironomidae, Diptera) from a few localities of Sakhalin Island and Primorye stored in the Laboratory of Freshwater Hydrobiology FSCEATB FEB RAS (Vladivostok) is under discussion. A comparison of conchological features with the purpose to check the validity of taxonomic characters is made.

Введение

Хирономиды относятся к отряду двукрылых насекомых, чьи личинки заселяют преимущественно внутренние водоемы. В пресной воде нет группы многоклеточных животных того же таксономического ранга, равных им по обилию видов, численности и экологической пластичности. Повсеместность распространения и массовость хирономид в сочетании с высокими пищевыми качествами насекомых делают их одним из важнейших кормовых объектов бентосных рыб в континентальных водоемах (Тодераш, 1984; Балушкина, 1987; Поздеев, 2006). Помимо большого рыбохозяйственного значения, хирономиды важны как биоиндикаторы чистоты водных объектов (Зинченко, Шитиков, 1999; Зинченко и др., 2000; Жукова, Мاستицкий, 2014).

Для изучения питания рыб большое практическое значение имеет определение возрастного состава личинок хирономид. С одной стороны, знание возрастного

состава личинок хирономид, поедаемых рыбой, позволяет уточнить места нагула последних, поскольку биотопы, которых держатся хирономиды по мере роста, различны. С другой стороны, знание размерного состава личинок хирономид позволяет более точно судить о пищевых взаимоотношениях рыб. Возрастной анализ хирономид также необходим для исследования биологии данных насекомых, в частности, темпах их развития, числе генераций в конкретно изучаемых условиях.

Вопрос о числе возрастных стадий у хирономид решался путем трудоемких наблюдений над линькой отдельных особей (Константинов, 1958а; Садчиков, 2008, 2009; Алексеева, 2009), однако вместо этого можно провести биометрическую обработку промеров разноразмерных личинок, собираемых в природных водоемах. Известно, что рост головной капсулы у хирономид в период между двумя последовательными линьками отсутствует (Калугина, 1959), а вариационные ряды размеров головных капсул у личинок, выращиваемых в искусственных условиях, разграничиваются четче, чем у особей из естественных местообитаний (Константинов, 1958а, б), т.е. изменчивость хирономид по рассматриваемому признаку выше в природных водоемах, где условия более разнообразны. В таком случае, у разноразмерных личинок из природных водоемов обязательно будут присутствовать несколько размерных групп.

В данной работе предпринята попытка применить математический анализ в изучении морфологических признаков на примере *Diamesa tsutsui* Tokunaga, 1936. Данный восточнопалеарктический вид выбран по нескольким причинам. Во-первых, *Diamesa tsutsui* является одним из самых массовых видов, что делает его важнейшим объектом питания рыб (Тиунова и др., 2008; Волобуев, Марченко, 2011; Лабай, 2020). Во-вторых, вид характеризуется довольно широким распространением. На Дальнем Востоке он известен с Охотского побережья Магаданской области, полуострова Камчатка, из Приморья, бассейна Амура, Курильских островов, о-ва Монерон, Сахалина, а также Японии (Макаренко и др., 2005а, б; Травина, 2005; Хаменкова и др., 2014; Хаменкова, Тесленко, 2017; и др.). Западной границей ареала этого вида считается бассейн оз. Байкал, вид также отмечали в бассейне оз. Хубсугул (Монголия) (Ербаева, 1998), хотя личинки *D. tsutsui* также были указаны для бассейнов ряда рек Армении (Качворян и др., 2007; Petrova et al., 2011; Оганесян, 2012), что на наш взгляд является ошибочным и связано с их неправильным определением.

Была поставлена задача проанализировать систематические признаки трех популяций вида – южно-приморской, сихотэ-алинской и сахалинской с целью отбора критериев, наиболее подходящих для их использования в определительных таблицах.

Материал и методы

Материалом послужили хранящиеся в Лаборатории пресноводной гидробиологии энтомологические (имаго) и гидробиологические (личинки) сборы *D. tsutsui* за 1976–1977, 1983, 1985 гг. из следующих районов Дальнего Востока: о-в Сахалин (р. Тымь) и Приморский край, а именно Хасанский р-он (заповедник «Кедровая Падь», р. Кедровая), Партизанский р-он (р. Фроловка), Сихотэ-Алинский заповедник (ключ Ясный, р. Заболоченная).

Для определения количества личиночных возрастов были промерены 90 личинок из четырех серий, собранных в 1979–1980 гг. в р. Фроловка. У личинок измеряли длину тела, ширину головной капсулы и массу. В качестве основного

признака для биометрического метода анализа морфометрической дифференцировки личинок была выбрана ширина головной капсулы, т.к. просмотр ширины головы очень прост и не трудоемок. Для получения хороших результатов нажим покровного стекла на головную капсулу должен быть не сильным и во всех случаях стандартным.

С целью анализа таксономической значимости признаков для каждой популяции были подготовлены по 30 постоянных препаратов самцов имаго по стандартной методике (Шилова, 1976; Панкратова, Шилова, 1982; Макаренченко, 1985; Макаренченко, Макаренченко, 2011).

Промеры имаго самца проводились по 13 признакам: ширина головы; «индекс антенны» (отношение длины последнего членика к сумме длин всех предыдущих члеников жгутика, AR); количество дорсоцентральных щетинок среднеспинки груди (Dc); количество преанальных щетинок среднеспинки груди (Pa); длина крыла (Lw); количество макротрихий крыла на жилках $R+R_1$ и R_{4+5} ; отношение длины гоноксита к длине гоностия (HR); длина анального отростка; отношение длины анального отростка к длине гоностия; отношение длины придатка гоностия к длине гоностия.

При измерении индексов ног приняты следующие сокращения: P_I – передняя, P_{II} – средняя, P_{III} – задняя нога; fem – длина бедра; ti – длина голени; ta_{1-5} – длина члеников лапки с 1-го по 5-й. Индексы ног (LR , SV , BV) подсчитаны для всех трех пар ног каждой особи, где

$$LR = \frac{ta_1}{ti}, SV = \frac{fem+ti}{ta_1}, BV = \frac{fem+ti+ta_1}{ta_2+ta_5}.$$

Работы проводили на микроскопах Carl Zeiss Amplival и МБС-1.

Для оценки достоверности таксономической значимости признаков сравнивали их варибельность в пределах вида. Для этого проводили анализ на разных уровнях иерархии: первоначально сравнивалась изменчивость признаков между разными популяциями, затем анализировалась изменчивость признаков для всего массива данных; вычисляли стандартное отклонение как среднее квадратическое отклонение (σ), равное квадратному корню из среднего квадрата отклонений отдельных значений признака от средней арифметической. Оценка коэффициента вариации признаков с большой варибельностью проводили по размаху варьирования.

Результаты и обсуждение

Ниже приводится краткое описание морфологии самцов имаго и личинок *Diamesa tsutsuii* с указанием на основные признаки, используемые в данной работе; используется принятая терминология (Макаренченко, 1985; Sæther, 1980; Sæther et al., 2000).

Морфология личинки. Тело делится на голову и туловище, состоящее из 3-х грудных и 9–10 брюшных сегментов. На первом грудном сегменте вентрально находятся передние подталкиватели, или ложные ножки, покрытые хитиновыми крючками. Задние подталкиватели (ложноножки), также с дистально расположенными в несколько рядов крючками, находятся на последнем сегменте брюшка. Предпоследний брюшной сегмент дорсально имеет одну пару подставок, редуцированных до слабо склеротизованного кольца и апикально несущих по одному пучку щетинок преанальной кисточки; 4 щетинки кисточки игловидные, 1–2 латеральные щетинки сидят непосредственно на теле.

Голова коричнево-желтая, с размытыми коричневыми пятнами на лобном и щечном склеритах. Два глазных пятна не соприкасаются, их окружает светлое пятно. Кпереди от глаз находятся желтовато-коричневые антенны. Крупный кольцевой орган антенны находится у основания базального членика, маленький – в середине базального членика. Большая ветвь щетинки антенны достигает основания 4-го членика, маленькая – основания 3-го членика; щетинка 2-го членика плоская, достигает основания 4-го членика. Третий членик антенны кольчатый.

Мандибула темно-коричневая, вершинный зубец длинный и тонкий, остальные зубцы остро-треугольной формы. Щетинка под зубцами плоская и короткая, внутренняя щетинка состоит из 20–22 простых перистых ветвей.

Лабium с 1 срединным и 10 парами боковых зубцов, причем срединный и первые две пары боковых зубцов выделяются более светлой окраской.

Морфология самца имаго. Тело разделено на три отдела: голову, грудь и брюшко. Голова покрыта щетинками. Глаза большие, широко расставлены, опушены короткими щетинками. Антенны 9-члениковые. Первый членик (скапус) шаровидный, темнее остальных восьми, образующих жгутик. Жгутик с редкими, короткими щетинками, его вершинный членик длиннее остальных, с тремя субапикальными щетинками. Клипеус с округленным передним краем, покрыт щетинками. Ротовой аппарат редуцирован. Максиллярные щупики светлоокрашенные, 4-члениковые, первый членик самый короткий, четвертый – самый длинный; членики покрыты щетинками, причем на 1–3-м члениках они длиннее, чем на 4-м.

Переднеспинка груди посередине с выемкой. Среднеспинка хорошо развита, ее дорсальная и латеральная части с рядами щетинок. Дорсальная часть среднеспинки с рядами дорсоцентральных (=дорсолатеральных) и преалярных щетинок.

Наиболее длинные задние ноги, самые короткие – средние. Дистальные концы передних голеней с одной шпорой, средних – с двумя шпорами. Задние голени, кроме шпор, дистально имеют гребень из многочисленных игловидных щетинок. Членики лапки покрыты щетинками. Дистальный конец пятого членика вооружен коготками.

Поверхность крыла покрыта микротрихиями, видимыми лишь при большом увеличении микроскопа. Жилки R , R_1 и R_{4+5} опушены макротрихиями. Анальная лопасть крыла хорошо развита.

Гениталии коричневые или темно-коричневые. IX тергит с анальным отростком, длина которого относительно постоянна. Гонококсит с придатками, массивный. Гоностиль простой, т.е. не расщеплен на две ветви, изогнут, постепенно расширяется к середине, терминальный шип мелкий.

Морфометрическая дифференцировка личинок. Немаловажное значение для использования биометрического метода имеет удачный выбор элементов промера. Очевидно, что чем выше будет точность измерения, тем меньше будет искажаться истинная картина варьирования размеров, обусловленная индивидуальной изменчивостью особей. В качестве одного из наиболее удобных показателей может служить ширина головной капсулы, однако точность измерения зависит от степени нажима покровного стекла на головную капсулу. Несколько более трудоемок, но дает лучшие результаты промер длины гулярно-лабиального склерита. Поскольку вентральная сторона головной капсулы в продольном направлении почти не изогнута, результаты промеров длины гулярно-лабиального склерита не зависят от нажима покровного стекла и отражают истинную картину варьирования выбранного размерного показателя. Для данной работы был выбран первый способ (измерение ширины головной капсулы) как менее трудоемкий и, что важнее, дающий незначительную

ошибку, которой можно пренебречь. Именно этот признак стали использовать при анализе размерно-массовой характеристики личинок хирономид (Безматерных, Щербина, 2015а, б).

По литературным данным, для личинок вида *Diamesa tsutsuii* характерно наличие 4-х возрастных стадий (Макарченко, 1985). По результатам промеров нами выявлено три пика, что отражает присутствие в обработанном материале личинок трех возрастных стадий (табл. 1). Личинки первого возраста в сборах практически не присутствуют, скорее всего, по нескольким причинам: с одной стороны, у *D. tsutsuii* они очень мелкие и почти отсутствуют в бентосе, держась в толще воды, с другой стороны, личиночная молодежь этого вида существует очень короткое время и поэтому могла просто не попасть в пробы. Вылет комаров *D. tsutsuii* происходит раньше других массовых видов, в декабре–марте.

Таблица 1

Средние показатели массы и длины личинок *Diamesa tsutsuii* Tokunaga из р. Фроловка

Характеристика	Возрастная стадия личинок		
	II	III	IV
Масса, мг	0,73	1,35	2,54
Длина, мм	3,17	5,31	7,06
Длина головной капсулы (min–max), мкм	200–232	235–440	445–500

Основными внешними факторами, определяющими пределы варьирования размеров головной капсулы личинок, является температура воды и, в меньшей степени, условия питания.

По результатам промеров найдены средние масса и длина личинок II–IV возрастов (табл. 2). Эти сведения могут быть использованы при расчете частного и общего индекса потребления в пищевом комке рыб, т.к. по данным о соотношении ширины головной капсулы и массы личинок для конкретных видов хирономид можно высчитать показатель массы личинок хирономид в пищевом комке рыб (Безматерных, Щербина, 2018).

Таблица 2

Динамика состава личинок *Diamesa tsutsuii* Tokunaga (в %), р. Фроловка

Месяц	Возрастная стадия личинок		
	II	III	IV
Март	40	43,4	16,6
Апрель	36,7	20	43,3
Май	20	26,7	53,3
Июнь	40	20	40

Статистическая оценка систематических признаков *Diamesa tsutsuii*. При идентификации имаго самцов хирономид наибольшее значение имеют строение глаз, клипеуса, степень развития максиллярного щупика и фронтальных бугорков головы, антенн, строение и хетотаксия груди, особенно передне- и среднеспинки, жилкование крыльев, строение гениталий. В строении гипопигия особое внимание обращают на форму верхних и нижних придатков гонококсита, анального отростка.

По таким признакам, как ширина головной капсулы, количество дорсоцентральных щетинок среднеспинки груди (*Dc*), длина крыла и длина анального отростка, наблюдались явные различия южно-приморской популяции от двух остальных, при этом различия оказались значимы (табл. 3). В случае применения

этих признаков в диагностических целях, необходимо учитывать, что они крайне вариабельны внутри вида.

При сравнении индексов ног установлено, что наименьшей внутривидовой изменчивостью обладают индексы для первой пар ног (LR_{PI} , SV_{PI} , BV_{PI}) (табл. 3).

Большинство диагностических признаков генитального аппарата самца *Diamesa tsutsuii* (отношение длины гонококсита к длине гоностиля, отношение длины анального отростка к длине гоностиля, отношение длины придатка гоностиля к длине гоностиля) показали незначительную внутривидовую изменчивость (табл. 3). Данные признаки рекомендуем использовать в случаях, когда видовая идентификация каждой особи должна проводиться с минимальной потерей ее веса, например, при экологических исследованиях с измерением сухого веса особи.

Таблица 3

Морфометрические признаки (среднее значение ± стандартное отклонение) имаго *Diamesa tsutsuii* Tokunaga

Признак		Популяции		
		Южно-Приморская	Сихотэ-Алинская	Сахалинская
Ширина головной капсулы, мкм		693,1 ± 7,62	702,2 ± 5,09	702,0 ± 3,42
Индекс антенны (AR)		0,29 ± 0,04	0,33 ± 0,06	0,30 ± 0,05
Длина члеников максиллярного щупика, мкм	I	102,5 ± 6,13	107,9 ± 6,94	92,1 ± 6,7
	II	137,9 ± 6,28	147,3 ± 6,02	144,1 ± 6,74
	III	143,2 ± 6,28	145,3 ± 6,71	143,1 ± 6,58
	IV	214,9 ± 6,04	223,3 ± 6,98	207,0 ± 7,0
Количество дорсоцентральных щетинок среднеспинки груди (Dc)		14,8 ± 2,12	17 ± 2,61	13 ± 3,1
Количество преалярных щетинок среднеспинки груди (Pa)		8 ± 2,9	9 ± 2,83	9 ± 2,9
Длина крыла (Lw), мм		3,47 ± 0,02	3,97 ± 0,02	3,86 ± 0,02
Количество макротрихий на жилках $R+R_1$		31 ± 3,2	30 ± 2,1	37 ± 1,89
Количество макротрихий на жилке R_{4+5}		14 ± 2,7	16 ± 2,5	18 ± 1,2
Отношение длины гонококсита к длине гоностиля (HR)		1,33 ± 0,80	1,27 ± 0,82	1,31 ± 0,34
Длина анального отростка, мкм		229,1 ± 5,67	200,9 ± 6,59	256,7 ± 4,8
Отношение длины анального отростка к длине гоностиля		0,65 ± 0,06	0,65 ± 0,08	0,66 ± 0,06
Отношение длины придатка гоностиля к длине гоностиля		0,46 ± 0,08	0,41 ± 0,05	0,46 ± 0,06
Индексы ног	LR_{PI}	0,60 ± 0,12	0,61 ± 0,09	0,56 ± 0,07
	SV_{PI}	0,42 ± 0,05	0,44 ± 0,09	0,41 ± 0,05
	BV_{PI}	0,58 ± 0,12	0,60 ± 0,12	0,55 ± 0,02
	LR_{PII}	3,52 ± 0,81	3,61 ± 0,48	3,22 ± 0,54
	SV_{PII}	5,16 ± 0,73	4,69 ± 0,65	5,18 ± 0,70
	BV_{PII}	3,29 ± 0,49	3,73 ± 0,71	3,74 ± 0,58
	LR_{PIII}	6,93 ± 0,63	7,15 ± 0,59	7,26 ± 0,58
	BV_{PIII}	7,69 ± 0,75	7,87 ± 0,78	7,97 ± 0,80
	BV_{PIII}	6,51 ± 0,83	6,67 ± 0,80	6,46 ± 0,93

Наиболее доступны и просты в вычислении такие параметры как «индекс антенны» (AR) и отношение длины гонококсита к длине гоностиля (HR); эти признаки удобно использовать, когда необходимо быстрое определение материала, однако с учетом некоторой доли возможной ошибки.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147-6).

Литература

- Алексеевнина М.С. 2009.** Морфометрические параметры предимагинальных стадий хирономид (Diptera, Chironomidae) из дельты Волги // Вестник Пермского университета. Вып. 10 (36). С. 39–42.
- Балушкина Е.В. 1987.** Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 142. 185 с.
- Безматерных В.В., Щербина Г.Х. 2015а.** Размерно-массовая характеристика личинок старших возрастов хирономид (Diptera, Chironomidae), наиболее распространенных в бассейне Верхней Волги // Биология внутренних вод. № 2. С. 1–5.
- Безматерных В.В., Щербина Г.Х. 2015б.** Размерно-массовая характеристика личинок старших возрастов хирономид (Diptera, Chironomidae) оз. Виштынецкое // Биология внутренних вод. № 3. С. 91–96.
- Безматерных В.В., Щербина Г.Х. 2018.** Питание линия *Tinca tinca* (Cyrprinidae) в условиях малого эвтрофного водоема // Вопросы ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 464–470.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011.** Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.
- Ербаева Э.А. 1998.** Водные насекомые озера Хубсугул (Монголия) // Энтомологические проблемы байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. С. 28–31.
- Жукова А.А., Мاستицкий С.Э. 2014.** Биоиндикация качества природной среды. Минск: БГУ. 112 с.
- Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. 2000.** Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 2. № 2. С. 233–243.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. 1999.** Гидробиологический мониторинг как основа типологии малых рек Самарской области // Известия Самарского НЦ РАН. № 1. С. 118–127.
- Калугина Н.С. 1959.** О некоторых возрастных изменениях в строении и биологии личинок хирономид (Diptera, Chironomidae) // Труды Весомозного гидробиологического общества. Т. 9. С. 85–107.
- Качворян Э.А., Оганесян В.С., Петрова Н.А., Зеленцов Н.И. 2007.** Видовой состав хирономид и мошек (Diptera, Chironomidae, Simuliidae) р. Раздан в Армении и гидрохимические особенности водоема // Энтомологическое обозрение. Санкт-Петербург. Т. 8. № 1. С. 104–113.
- Константинов А.С. 1958а.** Биология хирономид и их разведение // Труды НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. Саратовское отделение. Саратов. Т. 5. 362 с.
- Константинов А.С. 1958б.** О типе роста личинок хирономид // Доклады АН СССР. Т. 120. № 5. С. 1151–1154.
- Лабай В.С. 2020.** Сезонная динамика макрозообентоса кренали лесного ручья южного Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Труды «СахНИРО». Южно-Сахалинск: «СахНИРО». Т. 16. С. 159–185.
- Макарченко Е.А. 1985.** Хирономиды Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 200 с.
- Макарченко Е.А., Макарченко М.А., Зорина О.В., Сергеева И.В. 2005а.** Первые итоги изучения фауны и таксономии хирономид (Diptera, Chironomidae) российского Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 394–420.
- Макарченко Е.А., Макарченко М.А., Зорина О.В., Холин С.К., Сергеева И.В. 2005б.** Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Часть 2. Владивосток: Дальнаука. С. 189–222.

- Макаренко Е.А., Макаренко М.А. 2011.** Методы сбора и обработки хирономид (Diptera, Chironomidae), обитающих в водотоках // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы докладов Всероссийской конференции с международным участием (г. Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.). Тольятти: Кассандра. С. 106.
- Оганесян В.С. 2012.** Паразиты и хищники кровососущих двукрылых (Diptera: Tabanidae, Simuliidae, Culicidae) фауны Армении: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Ереван. 49 с.
- Панкратова В.Я., Шилова А.И. 1982.** Методика сбора и хранения личинок, куколок и имаго хирономид // Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе: Дониш. С. 20–22.
- Поздеев И.В. 2006.** Роль личинок хирономид в донных сообществах рек бассейна Верхней и Средней Камы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 22 с.
- Садчиков А.П. 2008.** Биотехнология культивирования водных беспозвоночных. М.: Изд-во МАКС Пресс. 160 с.
- Садчиков А.П. 2009.** Культивирование водных и наземных беспозвоночных (принципы и методы). М.: Изд-во МАКС Пресс. 272 с.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Макаренко М.А. 2008.** Спектры питания молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), видовой состав сообщества и дрефта беспозвоночных реки Барабашевка (Южное Приморье) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 258–278.
- Тодераш И.К. 1984.** Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца. 172 с.
- Травина Т.Н. 2005.** Видовое разнообразие и значение личинок хирономид (Diptera, Chironomidae) в донных сообществах бассейна р. Большая (западная Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 368–373.
- Хаменкова Е.В., Макаренко Е.А., Макаренко М.А. 2014.** Предварительные данные по фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна р. Ола в Магаданской области // Евразийский энтомологический журнал. Т. 13. Вып. 2. С. 190–198.
- Хаменкова Е.В., Тесленко В.А. 2017.** Структура сообществ макрозообентоса и динамика их биомассы в реке Ола (северное побережье Охотского моря, Магаданская область) // Зоологический журнал. Т. 96. № 6. С. 619–630.
- Шилова А.И. 1976.** Хирономиды Рыбинского водохранилища. Ленинград: Наука. 251 с.
- Petrova N.A., Zhirov S.V., Zelentsov N.I., Kachvoryan E.A. 2011.** On the fauna of Chironomidae (Diptera) of the Hrazdan basin (Armenia) // Entomological Review. V. 91. N 3. P. 360–366.
- Sæther O.A. 1980.** Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae) // Entomologica scandinavica. Supplement 14. P. 1–51.
- Saether O.A., Ashe P., Murray D.A. 2000.** Family Chironomidae / Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with special reference to the flies of economic importance). Budapest: Science Herald. V. 4. N 6. P. 13–334.