

**БИОНДИКАЦИЯ КАК ПОИСК
ИНФОРМАТИВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ
(НА ПРИМЕРЕ ХИРОНОМИД – DIPTERA, CHIRONOMIDAE)**

Т. Д. Зинченко

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003
Россия. E-mail: tdz@mail.333.com*

Приведен обзор использования хирономид (Chironomidae) на разных уровнях их организации как объекта биоиндикации при оценке экологического состояния поверхностных вод в мониторинговых исследованиях.

**BIOINDICATION AS RESEARCH OF INFORMATIONAL COMPONENTS
IN THE BIOMONITORING OF FRESH WATERS (CHARACTERISTICS
OF THE DIPTERA, CHIRONOMIDAE)**

T. D. Zinchenko

*Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, 10 Komzina str., Togliatti,
445003, Russia. E-mail: tdz@mail.333.com*

There's a review of Chironomidae using at the level of their organization as an object of bioindication at the estimation of ecological conditions of fresh waters in biomonitoring researches. Advantages and difficulties in Chironomidae using as bioindicator at the level of organism, population, biocenosis and ecosystem of biomonitoring are being examined in details. Extensive use of Chironomidae as object of bioindication of surface waters is consistent with the abundance and taxa richness of this group in natural habitats.

Согласно определению Н.Ф. Реймерса, «*Биоиндикатор*: 1) группа особей одного вида или сообщество, по наличию, состоянию и поведению которых судят об изменениях в среде, в том числе о присутствии и концентрации загрязнителей... Сообщество *индикаторное* – сообщество, по скорости развития, структуре и благополучию отдельных популяций микроорганизмов, грибов, растений и животных которого можно судить об общем состоянии среды, включая ее естественные и искусственные изменения» (Реймерс, 1990, с. 44, 485). Безусловно, многочисленные исследования свидетельствуют о тесном влиянии абиотических факторов среды на биотические процессы, происходящие в экосистеме (плотность популяций, динамику видовой и трофической структуры, поведенческие особенности). Однако можно использовать обратную закономерность и судить, например, по видовому составу организмов о состоянии и качестве среды. Поэтому «*Биоиндикация* – это определение биологически значимых нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ. В полной мере это относится и ко всем видам антропогенных загрязнений» (Криволуцкий и др., 1988, с. 5–6).

Основной задачей биоиндикации является разработка методов и критериев, которые могли бы адекватно отражать уровень антропогенных воздействий с учетом комплексного характера загрязнения и диагностировать ранние нарушения в наиболее чувствительных компонентах биотических сообществ. Биоиндикация, как и мониторинг,

осуществляется на различных уровнях организации биосферы: макромолекулы, клетки, организмы, популяции, биоценозы (Биоиндикация..., 1994).

Очевидно, что сложность биотической составляющей и характера ее взаимодействия с внешними факторами возрастает по мере повышения уровня организации. Следует подчеркнуть, что экологический мониторинг, связанный со слежением за состоянием экосистем и отдельных видов, остается наименее разработанным при определении социальной значимости этой информации (Захаров, 2000).

Использование метода биоиндикации в большинстве случаев позволяет решать задачи экологического мониторинга в тех случаях, когда совокупность факторов антропогенного давления на биоценозы трудно или неудобно измерять непосредственно. В отдельных случаях делаются практические попытки оценить лимитирующий уровень рассматриваемого фактора загрязнения, т. е. выполнить так называемый анализ биологически значимых нагрузок. В качестве примеров организации комплексных биоиндикационных исследований, в результате которых был сформулирован некоторый комплекс научнообоснованных природоохранных решений, можно привести работы по оценке экологического состояния оз. Байкал (Кожова, 1986), р. Нева (Алимов и др., 1996), р. Чапаевка (Экологическое состояние..., 1997).

Необходимым условием для выявления качественных нарушений биотических процессов, происходящих в экосистемах под влиянием антропогенных факторов, является знание диапазона естественной изменчивости биоценозов, т. е. построение пространства состояния популяций (Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В связи с этим возникает необходимость определения тех параметров, которые позволят с заданной подробностью и точностью оценить состояние биоценоза, вычленив изменения, вызванные действием антропогенных факторов, и получить необходимую и достаточную информацию для прогноза возможных изменений состояния экосистемы. Однако для получения такого «динамически достаточного описания» (Павлов, 2000) необходимы знание «правил» внутреннего преобразования популяций в результате действия каких-либо факторов, глубокое исследование биоиндикационных качеств популяции, этих «правил» для описания состояния популяций, чувствительных, информативных и обладающих достаточной селективностью в рамках поставленной задачи. Поэтому при исследованиях популяций и сообществ важны постоянное накопление информации, ее анализ и синтез, в процессе которых структурно-функциональные особенности биоценозов и их биоиндикационные качества приводятся в соответствие друг с другом.

Методологические трудности биоиндикации возникают и при оценке состояния биоценозов с использованием количественных методов индикации. Например, проблемы, связанные с изучением пространственно-временной дифференциации зоопланктона при проведении мониторинговых исследований, показаны на большом экспериментальном материале О.М. Кожовой и Б.К. Павловым (1986); при планировании бентосных съемок и изучении распределения макрозообентоса и количественного учета кормовой базы рыб-бентофагов – А.И. Бакановым (1977, 1979); при изучении закономерностей функционирования водоемов и водотоков бассейна р. Невы А.Ф. Алимовым (1996; Алимов и др., 1996).

Биоиндикацию можно определить как совокупность методов и критериев, предназначенных для поиска информативных компонентов экосистем, которые могли бы:

- адекватно отражать уровень воздействия среды, включая комплексный характер загрязнения с учетом явлений синергизма и антагонизма;
- диагностировать ранние нарушения в наиболее чувствительных компонентах биотических сообществ и оценивать их значимость для всей экосистемы в ближайшем и отдаленном будущем.

Для решения проблем, возникающих при нахождении адекватной связи индикаторов и индицируемых факторов (Заде, 1974), сложились условия, при которых:

- сформированы банки многолетних данных по наблюдениям за природными экосистемами;

– разработан и апробирован ряд методов и математических моделей интегральной оценки состояния сложных систем различного типа, позволяющих осуществлять «поиск детерминации и распознавание образов в многомерном пространстве экологических факторов для выделения границ между областями нормального и патологического функционирования экосистем» (Левич, Терехин, 1997);

– развиты аппаратные и программные информационные компьютерные технологии, позволяющие анализировать необходимые массивы экологических данных;

– существует достаточный объем неформальных знаний высококвалифицированных специалистов, сконцентрированный в методических работах (Экологический мониторинг..., 1995; Мокров, Гелашвили, 1999).

При внешней простоте задачи оценки состояния «здоровья» среды (по: Захаров, 2000) водных экосистем практическое решение вопроса крайне сложно. «Уже сейчас существуют тысячи методов такой оценки. Существуют биоиндикация, биотестирование, токсикология, используются биосенсоры и биомаркеры, интенсивно изучаются гормональные нарушения (endocrine disruption). И совершенно ясно, что все их использовать невозможно. При использовании же разных систем (что сейчас и происходит), данные оказываются несопоставимые» (Захаров, 2000, с. 19).

Обзор некоторых специальных методов и инструментальных средств построения автоматизированных и неавтоматизированных экспертных систем для решения задач биоиндикации приведен нами в серии публикаций (Зинченко, Шитиков, 1999; Зинченко и др., 2000; Гелашвили и др., 2002; Шитиков и др., 2003).

Из примеров отечественных экспертных систем в области биоиндикации можно привести простейшую региональную экспертную систему биологического анализа уровня загрязнения малых рек Самарской области (Зинченко и др., 1992; Зинченко и др., 2004). Методология интегральной оценки здоровья среды «Биотест», объединяющая в единой концепции ряд подходов (включая токсикологию, биотестирование, биоразнообразие, биоиндикацию и др.), принципиальная особенность которой – сходство оценок, получаемых при разных подходах к оценке гомеостаза организма у разных видов, разработана и успешно применяется в практике экологических исследований В.М. Захаровым (2000).

Рекомендуемый порядок действий и инструментарий, используемый при оценке критических антропогенных нагрузок, используемый при проведении индикационных работ, можно найти в работах В.Н. Башкина (1999) и Т.И. Моисеенко (1998).

Оценка критичности воздействий предполагает комплексное исследование изучаемого объекта и выявление двух основных интегральных составляющих в поведении экосистемы: фактора антропогенной нагрузки на окружающую среду и отклика, определяющего функциональную устойчивость, продуктивность и разнообразие биотических элементов.

В рамках целевой программы России «Возрождение Волги» коллективом Института экологии Волжского бассейна РАН была выполнена оценка критической антропогенной нагрузки на малые реки бассейна Средней Волги. Интенсивность антропогенной нагрузки на различных участках рек рассчитывалась по методике оценки антропогенной нагрузки на малые реки Московской области (Скорняков, 1999), которая учитывала как точечное поступление техногенных веществ со сточными водами, так и загрязнение рек от рассредоточенных источников.

Действующая система экологического мониторинга подразумевает создание баз данных. В разрабатываемом в Институте экологии Волжского бассейна РАН пространственно-распределенном банке экологических и экономических данных (Моисеенкова, Шитиков, 1989; База..., 1991; Розенберг и др., 1995) типичной базой нижнего уровня является специализированная база гидробиологических данных региона (применительно к рекам Самарской области).

Интерес к биоиндикационным исследованиям (после некоторого спада в конце 70–начале 80-х годов) возрос, что в значительной степени связано с необходимостью

совершенствования методов оценки качества воды, привлечения для анализа статистического аппарата и существенным практическим выходом этих работ (прежде всего для решения задач биотического мониторинга и экологического нормирования антропогенных воздействий). Все это потребовало развития новых теоретических, методических и экспериментальных подходов, в которых хирономидам отводится определяющая роль (Rosenberg, 1992; Resh, Jackson, 1993; Johnson, 1995).

Проведенный анализ публикаций из библиографической базы данных BIOSIS, а также использование библиографических сводок, опубликованных в «Chironomus...» (1993–2004), показали, что в практике биомониторинга гораздо чаще используются донные беспозвоночные, среди которых Chironomidae преобладают в сравнении с другими представителями амфибиотических насекомых.

Ниже будет показана роль хирономид в современном биомониторинге с выделением их индикационных показателей на разных уровнях организации: от организменного до экосистемного.

Хирономиды – индикаторы состояния водоемов в биомониторинге пресных вод

Личинки хирономид заселяют разнообразные водоемы и водотоки всех типов, достигая в них численности до нескольких тысяч особей на 1 м^2 . Как важнейший компонент донных биоценозов хирономиды действительно вызывают большой научный интерес как с теоретической, так и с практической точек зрения.

В связи с массовым развитием личинки хирономид играют заметную роль в экономике водоемов. В благоприятных условиях обитания они преобладают над другими донными животными как наиболее ценный кормовой объект для бентосоядных промысловых рыб. В питании осетровых и карповых рыб Каспийского моря личинки хирономид в отдельные годы могут составлять 98,4 % их годовой продукции (Биологическая продуктивность..., 1974). Значительных величин достигает биомасса мотыля в прудах и водохранилищах – более 20 г/м^2 . В составе бентоса Куйбышевского водохранилища, биомасса которого в многолетнем ряду наблюдений увеличилась за последние десятилетия в 2 раза ($28,1\text{ г/м}^2$), на долю личинок хирономид приходится 25,6 % (Zinchenko, 1991).

Анализ основных направлений и результатов исследований по проблемам функционирования речных систем показывает, что личинки хирономид имеют ведущее значение в функциональной роли донных сообществ в экосистеме водотоков, являясь активными участниками процессов самоочищения.

Несмотря на то внимание, которое специалисты уделяют хирономидам, большинство общезкологических работ игнорируют эту группу беспозвоночных или уделяют ей незначительное внимание, обычно приводя небольшой список широко распространенных видов. Одной из причин этого являются трудности в определении видов, с которыми сталкиваются неспециалисты при идентификации материала, особенно при определении личинок хирономид. В последние годы в связи с появлением новых определителей, позволяющих идентифицировать хирономид не только по всем фазам метаморфоза, но и отдельно по личинкам (Chironomidae of Holarctic..., 1983; Определитель пресноводных..., 1999), с учетом произошедших изменений в систематике и номенклатуре хирономид, отчасти восполняется этот пробел.

Определенные выше положительные качества хирономид подразумевают необходимость показать их преимущественную роль в биоиндикационных исследованиях на фоне общепринятых положений. Так, хирономиды явились базовой составляющей при разработке биоиндикационных направлений:

– идентификация видов, являющихся потенциальными показателями антропогенного воздействия состояния озер и рек, использованных для создания системы сапробности Кольквитца–Марссона (Kolkwitz, Marsson, 1902);

– биологическая классификация водоемов (Thienemann, 1922).

Преимущества биоиндикаторов состоят в том, что они:

1) суммируют все без исключения биологически важные данные об окружающей среде и отражают ее состояние в целом, так как воздействие токсических веществ является толчком к разнообразным изменениям внутри экосистемы, компоненты которой тесно связаны между собой;

2) делают необязательным применение дорогостоящих трудоемких физических и химических методов для измерения биологических параметров; живые организмы постоянно присутствуют в окружающей человека среде и реагируют на кратковременные и залповые выбросы токсикантов, которые может не зарегистрировать автоматизированная система контроля с периодическим отбором проб на анализы;

3) отражают скорость происходящих в природе изменений;

4) указывают пути и места скопления различного рода загрязнений в экологических системах и возможные пути попадания этих агентов в пищу человека;

5) позволяют судить о степени вредности тех или иных веществ для живой природы и человека;

6) дают возможность контролировать действие многих синтезируемых человеком соединений;

7) помогают нормировать допустимую нагрузку на экосистемы, различающиеся по своей устойчивости к антропогенному воздействию, так как одинаковый состав и объем загрязнений могут привести к различным реакциям природных систем в разных географических зонах (Кривоуцкий и др., 1991, с. 8–9).

Преимущества и трудности в использовании хирономид как биоиндикаторов.

Высокое видовое богатство хирономид по сравнению с другими донными беспозвоночными свидетельствует о том, что они дают самый широкий спектр ответных реакций на внешние воздействия, тем самым привлекая внимание исследователей разных экологосистематических групп (Freshwater..., 1993). Разработаны надежные методы получения количественных данных (в основном для представителей донной фауны) и обобщены экологические подходы к анализу хирономид, преимущественно к представителям рода *Chironomus* (Мотыль *Chironomus*..., 1983). Многообразны трофические цепи, по которым осуществляется трансформация органических веществ и энергии с участием хирономид в водных экосистемах.

К числу негативных факторов при осуществлении биоиндикационных исследований можно отнести следующие:

– короткие жизненные циклы (что затрудняет в отдельных случаях дать объяснение временным изменениям, вызванным внешними воздействиями);

– отсутствие достаточной информации об ответных реакциях отдельных видов на разные типы загрязнений (сложности проведения экспериментальных работ с представителями холодноводных и реофильных видов);

– небольшие размеры личинок хирономид по сравнению с другими макробеспозвоночными, что делает ограниченным широкое применение хирономид для экспериментальных исследований.

Использование хирономид как биоиндикаторов может быть сопряжено с трудностями технического характера в силу таких причин, как более длительная по времени обработка собранных образцов грунта (при количественном отборе, с применением дночерпателей), а также идентификация результатов по выявлению таксономической принадлежности хирономид. Устранению трудностей первого порядка способствуют применяемые экспресс методы отбора проб, связанные со сбором экзувиев куколок с поверхности воды, широко распространенные в странах Западной Европы (Bítušík, 1991; Langton, 1991). Трудности второго порядка можно исключить при увеличении объемов таксономических исследований. Вместе с тем затруднения могут возникнуть при непосредственной работе с индикатором в водных экосистемах, для которых характерны временная и пространственная неоднородность (сезонная динамика, биологические цик-

лы развития, дрейфт), недостаточность сведений об индикаторной значимости видов в связи с региональными особенностями, несовершенство способов формализации данных о качестве воды с использованием различных биотических индексов, что существенно ограничивает возможность гидробиологической информации (Шитиков и др., 2003).

Использование хирономид на организменном, популяционном, биоценотическом и экосистемном уровнях мониторинга

Организменный уровень. Реакции на внешнее антропогенное воздействие проявляются в первую очередь на биохимическом и физиологическом уровнях, давая раннее предупреждение об изменениях в «здоровье экосистемы» (Graney, Giesy, 1986–1988; Giesy et al., 1988). К сожалению, этот вид индикации в отечественных исследованиях не нашел широкого применения. В настоящее время ведется разработка многих различных биохимических индикаторов, которые включают следующие позиции: определение изменений энергетического метаболизма (применение различных концентраций фосфоаденилата), ферментативной активности (например, ацетилхолинэстераза, целлюлаза) RNA, DNA, содержание аминокислот и протеина, определение концентрации ионов (Johnson et al., 1993). Объектами биохимических исследований обычно являются другие группы донных организмов, хотя перспективность использования хирономид в будущем очевидна (Rosenberg, 1992).

Физиологические индикаторы включают в себя определения скорости энергетического обмена у личинок амфибиотических насекомых (Голубков, 2000). Содержание кислорода, например в текучих водах, в значительной степени зависит от источника воды, скорости течения, температуры, уровня органического загрязнения и других факторов. В случае интенсивного органического загрязнения дефицит кислорода в воде может стать ведущим фактором, определяющим состав и структуру зообентоса рек (Uzunov, Kovachev, 1987). Данные о выносливости многих лимнофильных личинок насекомых к дефициту кислорода в воде были получены рядом авторов (Константинов, 1958; Каширская, 1972; Heinis, Crommentuijn, 1992). Исследования, проведенные С.М. Голубковым (2000), показали, что физиологически обоснованным критерием оксифильности водных личинок насекомых может служить величина «критического содержания кислорода» в воде, ниже которой животные не способны поддерживать необходимый для нормальной жизнедеятельности уровень потребления кислорода. Несмотря на значение энергетического обмена как важного показателя всех физиологических функций амфибиотических насекомых (Maki et al., 1973), личинкам хирономид в этих работах уделяется недостаточное внимание.

При исследованиях влияния летальных и сублетальных концентраций отдельных токсикантов (метафос и хозяйственно-бытовые стоки) на интенсивность дыхания личинок хирономид *C. plumosus*, *C. f.l. thummi*, *Procladius* sp. было установлено, что интенсивность энергетического обмена зависит от концентрации и природы токсиканта, а также от температурных условий, видовой принадлежности и длительности периода интоксикации. Летальные разбавления токсических стоков привели к увеличению потребления кислорода в 1,5–5 раз, что сказалось на функциональном истощении и повышении смертности личинок (Тодераш, 1984).

В работах Darville, Wilhm (1984) сообщается о влиянии нафталина на скорость потребления кислорода у *C. attenuatus* и *Tanytarsus dissimilis*. Поскольку «кислородная зона адаптации» (Голубков, 2000) может быть видо- и стресс-специфичной (Brinkhurst et al., 1983), то эксперименты в пресноводных водоемах необходимо проводить с широким спектром организмов и токсикантов, что позволит выработать методику оценки интенсивности потребления кислорода в зависимости от антропогенных воздействий и использовать ее как повседневный инструмент в практике биомониторинговых исследований. Высокое разнообразие хирономид может сделать их идеальными организмами-индикаторами при проведении таких экспериментов.

Морфологические деформации. Представление о том, что морфологические деформации донных макробеспозвоночных, живущих в загрязненных средах, могут использоваться как показатели антропогенной нагрузки, являлось основополагающим в течение нескольких десятилетий (Brinkhurst et al., 1968; Rosenberg, 1992; Назарова, 2002). Достаточно напомнить, что более 50 % докладов, представленных на 11-м Международном симпозиуме по хирономидам в Амстердаме в 1991 г., в работе которого автор принимал непосредственное участие, были посвящены проблемам деформации морфологических структур личинок хирономид.

В отличие от биохимических и физиологических индикаторов, хирономиды доминируют среди тест-объектов, используемых в исследованиях по изучению морфологических деформаций (Johnson et al., 1993).

Несмотря на то что это одно из наиболее развитых за рубежом направлений в гидробиологии и токсикологии, обращает на себя внимание тот факт, что влияние целого ряда биотических и абиотических факторов на морфологические структуры личинок хирономид не изучено. В России специально проводимые исследования единичны (Sokolova et al., 1991; Скальская, 1994; Nazarova, 1997, 2000; Баканов и др., 2000; Назарова, 2002). В качестве причин возникновения деформаций морфологических структур личинок хирономид рассматриваются в основном воздействия тяжелых металлов, пестицидов и СПАВ (Hamilton, Sæther, 1971; Hare, Carter, 1976; Lenat, 1993). Повышенное количество деформаций обычно регистрируется у личинок родов *Chironomus* и *Procladius*.

При исследовании хирономид как индикаторов токсического загрязнения в р. Чапаевка нами, помимо личинок *C. plumosus*, были отмечены деформации ментума у личинок *Cryptochironomus* gr. *defectus*, численность которых составила 40 экз./м², *Polypedilum* gr. *bicrenatum* (40 экз./м²), *P. nubeculosum* (200 экз./м²), *Dicrotendipes nervosus* (200 экз./м²), *Glyptotendipes paripes* (80 экз./м²). Однако нахождение личинок с измененным ментумом на участке реки выше г. Чапаевск (в отсутствие токсического загрязнения) не позволило нам установить зависимость деформации морфологических структур личинок от интенсивности загрязнения реки (Зинченко и др., 1997).

В настоящее время установлено, что важную роль в возникновении деформаций может играть комбинация физических, химических и биологических параметров среды (Van Urk et al., 1985, 1992; Dickman et al., 1992). Различные виды деформаций частей ротового аппарата, головной капсулы, структур конечностей и другие обусловлены у хирономид определенными поллютантами, из которых, например, проломы ментума (koehn gaps) были обнаружены при повышенном содержании тяжелых металлов в донных отложениях (Hamilton, Sæther, 1971; Warwick, 1985, 1989; Janssens de Bisthoven, 1988, 1990; Janssens de Bisthoven et al., 1995; Назарова, 2002). Воздействие загрязнения (при концентрации поллютантов даже ниже величин ПДК) вызывает изменения структур хромосом у хирономид (Белянина, 1975, 1983; Белянина и др., 1991). Выявлена связь между концентрацией кадмия и частотой возникновения аномалий при воздействии Cd на икру и личинок *C. riparius* на протяжении 7–10 поколений. При этом частота появления деформаций ментума возрастала в последних 4 поколениях и коррелировала с уровнем смертности личинок (Janssens de Bisthoven et al., 1995).

Широкому распространению подобных исследований в России мешают, по-видимому, сложности, связанные с недостаточной точностью применяемой для этих целей микроскопической техники, в результате чего интерпретация состояния тонких морфологических структур затрудняется. Вместе с тем несовершенство методики и широкий спектр проблем, существующих в области изучения морфологических деформаций (остается не обоснованным тезис о появлении деформаций в результате загрязнения окружающей среды), не исключают, а наоборот, подчеркивают необходимость расширения исследований на водоемах с различной степенью и типом антропогенной нагрузки, проведения исследований, направленных на унификацию существующих методов полевых и лабораторных исследований для расширения использования деформаций хирономид в экологических исследованиях (Назарова, 2002).

Несмотря на значительное число проводимых за рубежом исследований и получение (часто противоречивой) информации о пригодности метода для биоиндикационных целей, морфологические деформации остаются всего лишь качественной оценкой наличия загрязняющих веществ в водной экосистеме.

Нам представляется, что разработка количественных подходов к использованию деформаций хирономид как показателя стрессовой нагрузки на водные экосистемы требует следующих шагов:

- использование более широкого спектра видов, помимо часто встречающихся *Chironomus* и *Procladius*;

- усиление контроля при проведении полевых исследований за поиском более надежных методик оценки поллютантов. При этом широкое применение может найти палеоэкологический анализ сообществ хирономид как информационный источник биомониторинга (Walker et al., 1985; Walker, 1995; Б.П. Ильяшук, Е.А. Ильяшук, 2000);

- разработка простых унифицированных показателей (признаков) морфологических деформаций для оценки спектра тяжести антропогенного воздействия. Разработанные методики (Warwick, 1985) требуют сложного технического оснащения, чем препятствуют их широкому применению;

- нахождение взаимозависимости между количеством загрязняющих веществ и ответной реакцией организмов в лабораторных условиях для оценки степени воздействия различных поллютантов на возникновение конкретных деформаций. Необходимо установить связи между дозировками, длительностью воздействия поллютантов, периодичностью возникновения деформаций и степенью их тяжести;

- определение наиболее чувствительной стадии жизненного цикла личинок хирономид, а также степени влияния абиотических и биотических факторов (Т °С, характеристика грунтов, питание) на возникновение деформаций у личинок.

Поведенческие реакции. Отклонения от нормального поведения в ответ на воздействие каким-либо конкретным поллютантом, возможно, связано с физиологическими нарушениями, в связи с чем различные отклонения в поведении должны и могут служить индикаторами раннего предупреждения о сублетальной токсичности (Rand, 1985).

По данным И.К. Тодераша (1984), при воздействии летальных концентраций хозяйственно-бытовых сточных вод в поведении личинок *C. f.l. thummi* наблюдались существенные отклонения от нормы. Было отмечено резкое снижение двигательной активности, мирные формы прекращали строительство домиков и снижали ритм ундуляционных движений. Аналогичные симптомы отравления возникали у личинок хирономид при воздействии таких ядохимикатов, как севин, ДДТ, сапонин, метафос. В зарубежных исследованиях использовалась специальная оптическая техника (optical-fiber light-interruption technique) для изучения влияния хрома на личинок *C. tentans* (Batac-Catalan, White, 1983). Была установлена чувствительность метода при регистрации изменения дыхательных движений (ундуляций). В дальнейшем Хейнис с соавторами (Heinis et al., 1990) использовали методику преобразования общего сопротивления (impedance), разработанную для замера отклонений от нормальной схемы питания личинок *Glyptotendipes pallens*, которые подвергались воздействию кадмия. Были получены величины концентраций кадмия, которые выявляли существенные изменения в пищевом поведении личинок. При концентрации 5,0 и 10,0 мг Cd l⁻¹ личинки полностью отличались аберрантным поведением, что выражалось в длительных периодах отсутствия их активности и принятия пищи. Еще один интересный поведенческий фактор установлен при наблюдении за хирономидами, связанный с особенностями откладки яиц самками при воздействии разных поллютантов. Вильямс с соавторами (Williams et al., 1987) показали, что самки *C. riparius* предпочитали откладывать яйца в растворах с низкой концентрацией кадмия и избегали высоких концентраций. В исследованиях же Даубла и Скальски (Dauble, Skalski, 1983) не было установлено предпочтительной реакции самок *T. dissimilis* откладывать яйца в раствор с регулируемым составом речной воды, однако было так-

же отмечено четкое избегание самками остро токсичных растворов с водорастворимой фракцией угольной жидкости. Тем не менее авторы сделали предположение, что такой вид поведенческих исследований может найти себе применение при оценке степени опасности различных токсических веществ.

Реакции жизненных циклов. Батлер (Butler, 1984, p. 25) дал определение жизненному циклу как «последовательности ряда морфологических стадий и морфологических процессов, которые соединяют одно поколение с другим», а развитию жизненного цикла как «...количественные и качественные подробности разнообразных событий, которые связаны с жизненным циклом». В жизненном цикле пресноводных макробеспозвоночных обычно выделяют три параметра, имеющие существенное значение для оценки антропогенной нагрузки: выживаемость (или смертность), рост (или развитие) и репродукционный период (или регистрация вылета) у насекомых (Johnson et al., 1993). Эти параметры обычно используются при анализе жизненных циклов хирономид в оценке воздействия загрязнения (Wiederholm, 1984). Торнтон и Вилхм (Thornton, Wilhm, 1975) установили две уязвимые точки в жизненном цикле *C. attenuatus*: смертность между I и II возрастами обусловлена условиями эксперимента, а между IV возрастной стадией и фазой куколки – воздействием поллютанта. Хавас и Хатчинсон (Havas, Hutchinson, 1982) показали, что *C. riparius* лучше адаптированы, чем *Orthocladius consobrinus*, к выживанию в условиях низких рН, и оба вида лучше приспособлены к закислению среды, чем ракообразные.

Результаты экспериментов показывают, что присутствие тяжелых металлов оказывает отрицательное воздействие на уязвимые фазы в жизненном цикле хирономид, за исключением *Polypedilum nubifer*, личинки которых оказались устойчивыми к воздействию Cd (Hatakeyama, 1987). При регистрации изменений в пищевом поведении личинок хирономид можно отметить установленные отклонения в форме фекалий, так называемые их морфологические изменения, которые приобретали у *Paratanytarsus parthenogeneticus* при воздействии загрязнения форму эллипса, что явилось новым акцентом при исследовании жизненного цикла личинок хирономид (Hatakeyama, Yasuno, 1981). Использование изменений в жизненных циклах насекомых в биомониторинге пресных вод требует сочетания результатов экспериментальных и полевых исследований. Такое успешное комбинирование данных приведено в работах Вентсела с соавторами (Wentzel et al., 1977, 1978), Хаваса и Хатчинсона (Havas, Hutchinson, 1982).

Необходимо понимание внутривидовой изменчивости, как правило, связанной с природными условиями. Вывод о наличии стресса можно сделать только в том случае, если известны отклонения в жизненном цикле от нормальных закономерностей.

Так, в литературе отмечена тесная зависимость эффективности вылета (особенно короткого, весеннего) и количества отложенных самками яйцекладок от температурных условий в этот период (Шилова, 1960; Соколова, 1965, 1980; Пастухова, 1978). При изучении сезонной динамики *Cricotopus bicinctus*, *Orthocladius oblidens*, *Synorthocladius semivirens*, являющихся доминирующими видами в обрастаниях Учинского водопроводного канала (г. Москва), нами была установлена однородность возрастной структуры популяций указанных видов в мае, обусловленная массовым появлением куколок. В это время стрессовое воздействие на хирономид, находящихся в фазе «куколка», приводит к частичной гибели популяции и, возможно, к выпадению целых поколений.

Так, в сезон 1980 г. было установлено, что в начале мая, после значительного апрельского потепления ($T_{\text{возд.}} 15-20\text{ }^{\circ}\text{C}$), температура воздуха резко снизилась до $1,5-8\text{ }^{\circ}\text{C}$, наблюдались заморозки на почве, осадки в виде снега. Аномальное похолодание продолжалось в течение 20 дней. В обрастаниях нитчатых водорослей откосов канала через 2 нед после начала заморозков отмечалась гибель хирономид, которая за 8 дней составила более 5 тыс. экз./м², или 17,9 % от общего числа хирономид за указанный период.

Наиболее чувствительны к воздействию климатического стресс-фактора оказались хирономиды, составившие 94,7 % от общей плотности погибших животных. Из 17 видов хирономид в обрастаниях на долю трех массовых видов, готовых к вылету (LIV, предку-

колки и куколки), пришлось 72,5 % от общего количества погибших животных. Возрастная структура погибших хирономид на 95 % состояла из куколок и предкуколок. Наибольшее количество погибших куколок отмечено в популяциях *O. oblidens* и *S. semivirens*. Дальнейшие исследования показали, что в июне того же года (1980 г.) после резкого потепления вылетает оставшаяся часть популяций, что приводит к резкому снижению абсолютной и относительной численности личинок ранее доминирующих хирономид. В связи с гибелью части популяции хирономид освободившуюся пищевую нишу занимают личинки того же подсемейства со сходным характером питания: *Cricotopus pirifer*, *C. tibialis*, которые, являясь единичными в предшествующие годы, после воздействия стресс-фактора становятся субдоминантами.

Выедание хирономид или их гибель на стадии личинки только снижает пищевую конкуренцию и ведет к увеличению продукции, тогда как выедание или гибель в 2 раза меньшего числа куколок, по сравнению с количеством личинок, губит популяцию (Солова, 1968; Титаренко, 1977, 1978). Так, модельная популяция хирономид может восстанавливаться в течение года при элиминации 10–80 % личинок, 90 % имаго и не более 40 % куколок. При этом свыше «нормы» выедание куколок на 5–10 % приводит модельную популяцию хирономид к гибели через 2–3 года (Титаренко, 1977).

Нами при изучении межвидовых взаимоотношений у видов, использующих единые пищевые ресурсы и экологическую нишу, и выявлении особенностей, имеющих значение изолирующего механизма, были исследованы жизненные циклы, сезонная динамика численности и биомассы, вертикальное распределение личинок на субстрате, питание и пищевые взаимоотношения, скорость роста и продукционные возможности хирономид.

Нами впервые было установлено, что у фитодетритофагов-собирателей, к которым относятся изученные виды, использование одних и тех же кормов оказывается допустимым благодаря вертикальной ярусной рассредоточенности в обрастаниях канала, неоднородности в характере питания, расхождении в пищевом спектре при совместном обитании личинок в условиях изобилия предпочитаемого корма – органического детрита и водорослей (Zinchenko, 1989).

Сравнение жизненных циклов близкородственных к *C. bicinctus* и *O. oblidens* видов хирономид (*C. pirifer*, *C. tibialis*), сосуществующих в условиях перекрытия ниш, показало, что для обоснования их репродуктивной изоляции могут быть использованы различия в сезонной динамике численности и биомассы, количестве генераций, времени вылета и откладки яиц комарами, продолжительности эмбрионального развития личинок при различной температуре и их ярусного распределения в обрастаниях, а также особенности пищевого поведения личинок. Было установлено, что в условиях пищевой обеспеченности в обрастаниях канала личинки массовых видов хирономид достигают огромной численности, проявляя разные жизненные стратегии, позволяющие им в условиях перекрытия ниш избегать конкурентных взаимоотношений (Зинченко, 1982, 2002; Зинченко и др., 1986; Зинченко, Извекова, 2001).

Знания жизненных стратегий вида и общеэкологических характеристик в природных условиях позволяют исключить целый ряд неопределенностей, появляющихся в токсикологических экспериментах, приводящих к ошибочной трактовке результатов (Rosenberg, 1992).

Популяционный уровень. Гидробионты, которые выводят из своего организма и (или) накапливают загрязняющие вещества, могут использоваться как косвенные «sentinel» индикаторы, оценки концентрации поллютантов в окружающей среде (Baune, 1989; Johnson et al., 1993). Личинки хирономид не часто используются как объекты биогенной миграции элементов, хотя широко известна их роль для оценки влияния абиотических и биотических факторов на уровень загрязнения гидробионтов в составе пресноводных бентосных макробеспозвоночных (Smock, 1983; Krantzberg, Stokes, 1988; Fry, Fisher, 1990). Упоминание о хирономидах-биоиндикаторах в донных сообществах можно найти в ряде зарубежных публикаций (Salánki et al., 1982; Iwakuma et al., 1988; Radwan et al., 1990) и отечественных исследованиях (Тодераш, 1979, 1984; Балушкина, 1987; Моисе-

енко, Яковлев, 1990; Б.П. Ильяшук, Е.А. Ильяшук, 2000; Баканов и др., 2000; Ильяшук, 2002; и др.).

По данным В.А. Яковлева (1999), содержание тяжелых металлов в личинках хирономид из оз. Имандра отражает многолетнее загрязнение озера. Были выявлены различия в накоплении кобальта, никеля и меди личинками хирономид из участков озера с различным термическим режимом. Средние концентрации тяжелых металлов в губе Монче оз. Имандра в 10-километровой зоне вокруг промышленных предприятий составили в личинках хирономид рода *Chironomus* ряд: Zn>Mn>Ni>Cu>Pb>Co>Cd>.

Выполненные в природных условиях исследования показывают определенную чувствительность к токсическому воздействию тяжелых металлов (высокий коэффициент биоаккумуляции для цинка и кадмия) группы хирономид.

Существенным требованием для оценки содержания поллютантов в личинках хирономид является наличие в грунтах крупных и (или) достаточно многочисленных особей (желательно одного вида) с достаточной биомассой, необходимой для проведения токсикологических.

Трудности, возникающие при проведении этих работ, обусловлены небольшим размером личинок, по сравнению с другими донными макробеспозвоночными, а также с необходимостью проведения манипуляций, связанных с извлечением личинок из грунтов и их идентификацией.

Комплексы видов хирономид. Использование комплексов хирономид для целей биомониторинга было впервые предложено при проведении трофической классификации озер (Thienemann, 1954). В последующие годы схема классификации озер по уровню трофии и с использованием комплекса хирономид как биоиндикаторов была видоизменена и усовершенствована (Brundin, 1949, 1958; Sæther, 1979; Wiederholm, 1980). Анализ зарубежных публикаций свидетельствует о том, что предложенная классификация озер нашла свое продолжение, практическое применение и достойную оценку (Kansanen et al., 1984; Meriläinen, 1987; Gerstmeier, 1989). Многомерный подход, ранее взятый на вооружение Джонсоном (Johnson, 1989) для классификации озер, включал применение более субъективного метода, основанного на использовании в качестве индикаторов только профундальных видов хирономид. Позднее Бентический индекс качества (The Benthic Quality Index-BQI), предложенный Видерхольмом (Wiederholm, 1976) для оценки качества воды палеарктических водоемов, был разработан на основе трофической классификации озер. Использовались 5 групп видов-индикаторов, которые имели ранг от 1 (для эвтрофных озер, в которых преобладали личинки *C. plumosus*) до 5 (для олиготрофных озер, в которых доминировали личинки *Heterotrissocladius subpilosus*); «0» присваивался озерам, в которых эти виды-индикаторы отсутствуют (Wiederholm, 1980).

Экзувии куколок комплекса хирономид с успехом использовались для оценки степени органического загрязнения рек (Wilson, McGill, 1977; Wilson, 1989; Ferrington, Crisp, 1989). Сбор экзувиев с поверхности рек сокращает время, необходимое для сбора, обработки и идентификации материала. Вилсон (Wilson, 1989) указывает на увеличение и уменьшение численности некоторых таксонов в зависимости от объема поступления органических сточных вод на восьми реках Англии. Комплексы хирономид и их ответная реакция на антропогенное воздействие (включая состав сточных вод) имели различия в каждой из исследованных рек; однако *C. riparius* являлся доминирующим при различных уровнях загрязнения воды. В связи с этим в дальнейшем процентное соотношение вида *C. riparius* и других видов хирономид было рекомендовано для оценки степени загрязнения воды при сбросе сточных вод в р. Канзас. Значение этого показателя имело свои ограничения при выявлении степени самоочищения воды в связи с тем, что численность личинок вида резко уменьшается на фоне незначительного улучшения качества воды (Ferrington, Crisp, 1989).

Проведенные исследования экспертной оценки качества рек с использованием методики сбора экзувиев с поверхности воды рек правобережья Куйбышевского водохранилища (р. Муранка) и левобережных притоков Саратовского водохранилища (реки Ча-

паевка, Сок, Самарка) показали, что таксономический состав хирономид, определенный по собранным экзuviaм (Langton, 1984) в воде разной проточности, соответствовал экологической характеристике реофильных и лимнофильных видов (Fittkau, Reiss, 1978; Moller Pillot, Buskens, 1990), а их количество – степени загрязнения рек (Зинченко, Моллер Пиллот, 2005, в печати).

Индикаторное значение комплекса хирономид имело положительное решение при оценке трофического уровня пяти подкисленных озер Норвегии на основе системы, разработанной Сæтером (Sæther, 1979, 1981). Розенберг и Венс (Rosenberg, Wiens, 1976) отмечали индикаторные виды, указывающие на загрязнение пресноводных водоемов нефтью и нефтепродуктами.

Проведенные нами исследования комплекса хирономид-обрастателей водопроводного канала (84 вида) выявили их индикаторную роль на очистных сооружениях Восточной водопроводной станции (г. Москва). Были установлены хирономиды-индикаторы закрытых и открытых водоводов канала, отстойных очистных сооружений, обитающие при разных скоростях течения воды, а также выдерживающие хлорирование воды на различных этапах очистки Восточной водопроводной станции Москвы, – *Cricotopus bicinctus*, *Tanytarsus* gr. *gregarius* (Зинченко, 1981а, б; 1982; Zinchenko, 1989).

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что назрела острая необходимость более широкого использования хирономид в биоиндикационных целях. В этой связи необходимо заметить, что биологические индикаторы наиболее эффективны при проведении комплексных исследований одновременно на нескольких биотических группах с использованием данных гидрологических и гидрохимических наблюдений.

Использование комплексов хирономид в палеолимнологическом мониторинге.

Для определения степени нарушения природного лимногенеза при проведении долгосрочных наблюдений в последние десятилетия быстро развивается палеолимнологический биомониторинг (Walker, 1995). Одним из наиболее ценных информационных источников при его проведении и реконструкции лимногенеза пресных водоемов могут служить ископаемые останки хирономид, которые накапливаются в донных отложениях на протяжении всего исторического развития экосистемы (Hofmann, 1988; Walker, 1995; Б.П. Ильяшук, Е.А. Ильяшук, 2000). Еще в середине прошлого столетия развитие отечественной лимнологии было отмечено появлением двух пионерных работ по реконструкции исторического развития озер с использованием анализа ископаемой фауны хирономид (Ласточкин, 1949; Константинов, 1951). Из более поздних работ следует назвать исследования Варвика (Warwick, 1980) в зал. Куинте на оз. Онтарио и публикацию Кансанена (Kansanen, 1985, 1986), представляющую результаты наблюдений за изменениями в оз. Ванаявеси в Финляндии, в связи с промышленным освоением бассейна озера. В процессе эвтрофикации озера в многолетнем ряду наблюдений установлено увеличение численности личинок *Ch. plumosus*. Нельзя не согласиться с Д. Розенбергом (Rosenberg, 1992) в том, что даже при наличии базовой информации предшествующая экологическая оценка, сделанная за несколько лет до начала глобальных экологических изменений, не может сравниться с результатами тысячелетней давности, полученными на основании исследования донных отложений. Было показано, что сообщества хирономид имеют тенденцию к существенным изменениям структурной организации начиная с первых этапов антропогенного воздействия на экосистему озер (Б.П. Ильяшук, Е.А. Ильяшук, 2000). На основании известной классификации профундальной фауны хирономид (Sæther, 1979) были реконструированы сообщества нижнего слоя донных отложений (11–12 см), соответствующие ультраолиготрофному характеру водоема, что подтверждалось присутствием хирономид *Oliveridia tricornis* (Oliver) и личинок рода *Pseudodiamesa*. Более широкое использование метода реконструкции сообществ хирономид по их останкам на водоемах, испытывающих различные типы антропогенного воздействия, в историческом аспекте позволит создать в будущем обширную информационную основу и теоретическую базу для формирования более точных экологических прогнозов состояния озер по сообществам зообентоса. Новой границей для палеолимнологии является потепление

климата на земном шаре (Smol et al., 1991), а лимнологические изменения, имевшие место в конце последнего оледенения (Walker, Mathewes, 1987), могут послужить фоновой основой для оценки современных изменений, в которой хирономидный комплекс будет играть существенную индикационную роль (Walker, 1995).

Биоиндикационное значение хирономид на биоценоотическом уровне. Использование донных беспозвоночных для биоиндикационных исследований в оценке качества воды шло разными путями в Европе и Северной Америке (Resh, Jackson, 1993). Европейцы использовали качественные подходы в течение многих десятилетий, тогда как североамериканцы стали чередовать качественные и количественные методы за последние три десятилетия. Примеры использования хирономид в количественных методах индикации на уровне сообществ представлены в литературных источниках (Wiederholm, 1984; Johnson et al., 1993). В настоящее время в Европе и Северной Америке большее предпочтение отдается качественным методам, так называемой методике быстрой оценки (rapid assessment technique), о чем упоминает в обзоре Д. Розенберг (Rosenberg, 1992).

Общепринятыми можно считать несколько способов биоиндикации с быстрой оценкой качества воды, в которых на протяжении длительного времени используются хирономиды (Resh, Jackson, 1993). Укажем некоторые из них:

- оценка видового состава или богатство таксономических групп (richness). Производится подсчет таксонов в месте отбора проб, имеющих индикационную значимость, заранее установленную;

- подсчет численности (enumerations) всех собранных организмов, определение относительной плотности разных таксономических групп;

- оценка разнообразия сообществ (community diversity). Сочетание видового богатства и численности, выраженное в виде суммарной статистической единицы (например, индекс Шеннона);

- индексы сходства сообществ. Сопоставление структуры сообществ в пространстве и времени (например, применение индексов Жаккара, Серенсена);

- биотические индексы. Использование заранее установленных величин толерантности для таксонов, собранных и идентифицированных в исследуемом водоеме (например, Биотический индекс Вудивисса, система Чандлера и др.);

- установление трофической структуры по выделенным функциональным группам питания, основанной на особенностях поведения и соотношении трофических групп в конкретном месте или водоеме (например: Извекова, 1975; Голубков, 2000; Зинченко, 2002; Кочарина, Хаменкова, 2003);

- комбинированные индексы. Сочетание двух или более из вышеуказанных категорий (например, индексы Баканова, 1999; Балушкиной, 1997, 2003; Зинченко и др., 2000), сводят до минимума недостатки, по мнению авторов, зависящие от использования только одного параметра. Более подробно критерии оценки качества вод приводятся в работе В.К. Шитикова с соавторами (2003).

Использование хирономид на экосистемном уровне. Исследования на экосистемном уровне, где «действующим лицом» являются хирономиды, редки из-за высокой стоимости проводимых работ. Можно привести пример многолетних данных, полученных при исследовании озер на северо-западе Онтарио (Канада), где оценка антропогенного эвтрофирования водоемов и последующего закисления озер проводилась с привлечением данных по учету вылетов имаго хирономид (Shindler, 1988). Полученные результаты исследования 7 озер разного трофического статуса (Davies, 1980) были использованы для разработки моделей зависимости количества вылетов и пространственного распределения хирономид в зависимости от продуктивности озер. Было установлено, что мелкие хирономиды типичны для олиготрофных озер, тогда как крупные чаще встречались в эвтрофных. Размер их зависел от глубины: из мелководных участков вылетали, как правило, мелкие особи, а доля крупных увеличивалась с глубиной.

При антропогенном подкислении озер с 6,8 до 5,0 pH за 8 лет исследований в жизненном цикле хирономид наблюдалось увеличение вылетов имаго в течение первых

5 лет наблюдений, после чего отмечено достоверное снижение вылетевших комаров, в отличие от контрольной партии озер, где количество имаго оставалось стабильным в течение всего периода исследований (Shindler et al., 1985). По данным Дэвиса (Davies, 1991), при pH = 5,0–5,1 в озере число вылетевших хирономид снизилось в 2 раза в результате acidификации озер и выедания личинок хирономид рыбами. Количество установленных родов хирономид не изменилось. Редкие виды подвергались наиболее жесткому прессу факторов воздействия. В течение 5 лет исследований отмечено снижение массовых видов с 7–10 до одного оставшегося вида – *Cladotanytarsus aeiparthenus*. Били и Дэвис (Bilyi, Davies, 1989) смогли установить уровни толерантности 7 новых видов рода *Cladotanytarsus*.

В обзоре Шиндлера (Shindler, 1987, 1988, 1990) приводятся результаты мониторинговых данных, полученных в рамках работ по международной программе EIA, где в оценке состояния водных экосистем хирономиды имеют преобладающее значение.

Использование хирономид в токсикологических исследованиях. Несмотря на то что токсикологическое тестирование отмечалось еще в 1800 г., пресноводные бентосные макробеспозвоночные для этих целей не использовались до середины XX столетия (Buikema, Voshell, 1993).

Исследования ведутся с отдельными видами и комплексом видов хирономид в острых и хронических опытах. Делаются попытки использовать хромосомные aberrации личинок хирономид в качестве индикаторов при выдерживании личинок в растворах поллютантов. При изучении использования политенных хромосом слюнных желез *Ch. plumosus* для биотестирования генотоксичности шестивалентного и трехвалентного хрома были отмечены деструкция хромосом в концентрации азотнокислого хрома в концентрации 1 мг/мл и выявление наличия хромосомных aberrаций в концентрации 0,1–1 мг/л в растворе бихромата калия (Кунин, 2000).

Полученные в эксперименте данные не адекватны результатам природных исследований (Buikema, Voshell, 1993). Проведение опытов обычно длится 48–96 ч, во время которых регистрируется влияние токсических веществ на выживаемость, рост и поведенческие реакции личинок. При хронических исследованиях эксперимент длится период, составляющий от 2 до 100 % продолжительности жизни личинки. В опытах используются легко культивируемые виды. В результате получают данные о потенциальной смертности, росте, возможности вылетов имаго и др. Использование в эксперименте комплекса видов имеет более высокую степень экологической правомочности, по сравнению с испытанием на одном виде. Такие опыты длятся от нескольких дней до месяцев и окончательные результаты включают в себя характеристики сообщества (видовое разнообразие, продуктивность, плотность) или такие параметры, как рост, смертность, трофические взаимоотношения.

В зависимости от целей токсикологические исследования проводятся в микрокосмах (небольших контролируемых экспериментальных системах, заполненных биотой) и мезокосмах (крупных природных экспериментальных системах) для изучения, например, воздействия стоков (или классификации токсичности сточных вод) на отдельный вид или комплекс таксонов (Buikema, Voshell, 1993). Такие исследования часто используются для целей прогнозирования разных типов антропогенного воздействия на окружающую среду. При этом хирономиды обладают рядом ценных качеств, который делает их удобным объектом при использовании для оценки тератогенного эффекта поллютантов (Anderson, 1980; Назарова, 2002):

- наличие коротких фаз в жизненном цикле;
- возможность идентифицировать фазы жизненного цикла;
- разработанная методика поддержания культуры в лабораторных условиях;
- наличие подробной информации по биологии отдельных видов хирономид (например, фитофильных хирономид – Калугина, 1960, 1961, 1963 а, б, в; *C. attenuatus* – Thornton, Wilhm, 1974; *T. dissimilis* – Anderson, 1980; *C. bicinctus*, *O. oblidens*, *S. semivirens*, род *Cricotopus* sp. – Зинченко, 1981а, б, 1982; Zinchenko, 1989; *Cryptochironomus* gr. *defectus* – Морозова, 1995; виды подсем. Tanyrodinae – Сергеева, 1995; виды подсем.

Diamesinae – Макаrenchко, 1998; и др.), что особенно важно для выбора необходимых параметров при оценке воздействия токсикантов.

Использование в экспериментах нескольких видов хирономид обусловлено тем, что они являются важной составной частью природных экосистем благодаря своему разнообразию, повсеместному распространению и доминирующему положению в пищевых цепях. При анализе литературных данных отмечаются три особенности:

- в скрининге используется широкое разнообразие поллютантов-стрессоров (металлы, пестициды, нефтепродукты, рН), действующих на тест-вид в экспериментальных условиях за достаточно короткое время;

- за длительный период практических исследований отобраны виды для острых и хронических опытов, из которых наиболее часто используются *C. decorus*, *C. riparius*, *C. tentans*, *T. dissimilis* – Rosenberg, 1992; Назарова, 2002);

- в исследованиях, проводимых в микро - и мезокосмах, результативность достигается за счет получения информации по неизмеримо большему числу видов хирономид.

Разработка новых методик оценки степени токсичности поллютантов и отбор новых видов хирономид для токсикологических исследований идут довольно медленно, хотя в различных регионах России (например, в Татарии) разработаны и внедрены методы оценки токсичности сточных вод с использованием в качестве биоиндикаторов личинок хирономид.

Таким образом, очевидное разнообразие хирономид свидетельствует о том, что эта группа представляет собой интригующую альтернативу «статус-кво» (Rosenberg, 1992) и позволяет расширить токсикологические исследования за счет еще более широкого набора тест-видов среди донных организмов.

Хирономиды надежно зарекомендовали себя при изучении морфологических деформаций как маркеры при трофической классификации озер и в палеолимнологии, а также при проведении токсикологических исследований. Их использование стало образцом при изучении поведенческих реакций организмов, особенностей жизненных циклов, а также в практике биомониторинга на уровне сообществ или экосистемном уровне.

Резюмируя вышесказанное, отметим, что в результате сравнения разных методов биоиндикации на модельном водном объекте (р. Чапаевка, приток Саратовского водохранилища.) нами показана значимая роль комплекса хирономид в донных сообществах (Экологическое состояние..., 1997) как индикаторов антропогенных процессов (эвтрофирование, загрязнение). Эффективность биоиндикации может быть повышена за счет сопряженного использования различных индикаторов, она зависит от региональных условий, от гидродинамических и топологических особенностей водоемов, от степени и характера антропогенной нагрузки, контрастности и физиономичности участков гидроэкосистем.

Литература

- Алимов А.Ф. О биологической оценке состояния экосистем и качества вод (вместо предисловия) // Экол. состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы. СПб.: НЦ РАН, 1996. С. 4–12.
- Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Умнов А.А. Подходы к оценке состояния водных экосистем // Экол. экспертиза и критерии экол. нормирования. СПб., 1996. С. 37–47.
- База эколого-экономических данных крупного региона: метод. пособие. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1991. 62 с.
- Баканов А.И. Сравнительная оценка эффективности работы дночерпателей различных систем: обзор // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 2. С. 97–103.
- Баканов А.И. Номограмма для оценки качества проб гидробионтов в случае их статистического распределения по закону Пуассона // Биол. внутр. вод: информ. бюл. 1979. 41. С. 69–71.
- Баканов А.И. Использование комбинированных индексов для мониторинга пресноводных водоемов по зообентосу // Водные ресурсы. 1999. Т. 26, № 1. С. 108–111.

- Баканов А.И., Гапеева М.В., Гребенюк Л.П., Еришов Ю.В., Томилина И.И. Оценка качества донных отложений Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биол. внутр. вод. 2000. № 4. С. 163–174.
- Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.
- Балушкина Е.В. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Реакция озерных экосистем на изменение биот. и абиот. условий. 1997. С. 266–292. (Тр. ЗИН РАН; т. 272).
- Балушкина Е.В. Структура сообществ донных животных и оценка экологического состояния р. Ижоры: влияние гидрофизических и гидрохимических параметров воды // Биол. внутр. вод. 2003. № 1. С. 74–80.
- Башкин В.Н. Оценка степени риска при критических нагрузках загрязняющих веществ на экосистемы // География и природ. ресурсы. 1999. № 1. С. 35–39.
- Белянина С.И. О добавочных микрохромосомах у хирономид из Волги // Цитология. 1975. Т. 17, 2. С. 208–209.
- Белянина С.И. Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 39 с.
- Белянина С.И., Сигарева Л.Е., Логинова Н.В. Морфологические и кариологические особенности видов *Chironotus batatonicus* и *Ch. muratensis* // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. Л.: ЗИН АН СССР, 1991. С. 17–21.
- Биоиндикация: теория, методы, приложения // под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти: Интер-Волга, 1994. 266 с.
- Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1974. 245 с.
- Гелашивили Д.Б., Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Карандашова А.А. Интегральная оценка экологического состояния водных объектов по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. НЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 270–275.
- Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. ЗИН РАН. 2000. Т. 284. 294 с.
- Заде Л. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня. М.: Знание, 1974. С. 5–49.
- Захаров В.М. Здоровье среды: концепция. М.: Центр экол. политики России, 2000. 30 с.
- Зинченко Т.Д. Хирономиды – биологические помехи водоснабжения // Перспективы развития исследований по естеств. наукам на Зап. Урале в свете решений XXVI съезда КПСС: тез. докл. Пермь, 1981а. С. 42.
- Зинченко Т.Д. Хирономиды – основная группа фауны обрастаний Уччинского водопроводного канала и некоторые вопросы биоиндикации качества вод // Науч. основы контроля качества вод по гидробиол. показателям: тр. Всесоюз. конф. Л.: Гидрометеиздат, 1981б. С. 183–193.
- Зинченко Т.Д. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) – обрастатели водопроводного канала как биологические помехи в водоснабжении: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 23 с.
- Зинченко Т.Д., Извекова Э.И., Семенов Ю.Б. Пищевое поведение личинок *Cricotopus bicinctus* Meig. и *Orthocladius oblidens* Walk. – хирономид-обрастателей водопроводного канала // Поведение водных беспозвоночных: материалы IV Всесоюз. симпозиум, Борок, 1983. Андропов, 1986. С. 130–135.
- Зинченко Т.Д., Николаев С.Г., Соколова Н.Ю. и др. Метод биологического анализа уровня загрязнения малых рек Самарской области. Временные методические указания. М., 1992. 42 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Марченко Н.А. Состав и распределение макрозообентоса // Экол. состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация). Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 124–145.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. Разнообразие хирономид в равнинных реках Самарской области // Проблемы биол. разнообразия водных организмов Поволжья: материалы конф. памяти Н.А. Дзюбана. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 87–97.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. Гидробиологический мониторинг как основа типологии малых рек Самарской области // Изв. Самар. НЦ РАН. 1999. № 1. С. 118–127.
- Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. НЦ РАН. 2000. Т. 2, № 2. С. 233–243.

- Зинченко Т.Д., Извекова Э.И. Экология хирономид подсемейства Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) в условиях перекрытия ниш в обрастаниях водоводов // Малые реки: Совр. экол. состояние, актуальные проблемы: тез. докл. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 88.
- Зинченко Т.Д. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколого-фаунистический обзор. Самара; Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. 174 с.
- Зинченко Т.Д., Извекова Э.И., Николаев С.Г., Насыров Г.А. Биологический анализ загрязнения рек Самарской области: учеб. пособие. Тольятти: ВУиТ, 2004. 45с.
- Зинченко, Пиллот, 2005, в печати
- Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: автореф. дис.... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1975. 23 с.
- Ильяшук Б.П., Ильяшук Е.А. Палеоэкологический анализ сообществ хирономид горного озера как информативный источник для биомониторинга // Экология. 2000. № 5. С. 384–389.
- Ильяшук Б.П. Зообентос // Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука, 2002. С. 200–223.
- Калугина Н.С. Систематика и биология фитофильных хирономид Учинского водохранилища (Diptera, Chironomidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1960. 15 с.
- Калугина Н.С. Систематика и развитие комаров *Endochironomus albipennis* Mg., *E. tendens* F. и *E. impar* Walk. (Diptera, Tendipedidae) // Энтомол. обозрение. 1961. Т. 40, № 4. С. 900–919.
- Калугина Н.С. Личинка и куколка *Chironomus (Camptochironomus) pallidivittatus* Mall. (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1963а. Т. 42, № 4. С. 624–627.
- Калугина Н.С. Места обитания личинок и смена поколений у семи видов *Glyptotendipes* Kieff. и *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963б. С. 173–212.
- Калугина Н.С. Систематика и развитие комаров-звонцов *Glyptotendipes glaucus* Mg. и *G. gripekove-ni* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Энтомол. обозрение. 1963в. Т. 42, № 4. С. 889–908.
- Каширская Е.В. Зависимость интенсивности газообмена личинок хирономид от концентрации кислорода в среде // Науч. докл. Высш. шк. биол. наук. 1972. № 6. С. 7–12.
- Кожова О.М., Павлов Б.К. Популяционные аспекты исследования зоопланктона оз. Байкал // Прогнозирование экол. процессов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 132–138.
- Кожова О.М. Прогноз состояния водных экосистем и приемы экологической оценки действия антропогенных факторов // Прогнозирование экол. процессов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 27–34.
- Константинов А.С. История фауны хирономид некоторых озер заповедника «Боровое» (Северный Казахстан) // Тр. Лаборатории сапропелевых отложений АН СССР. 1951. Вып. 5. С. 97–107.
- Константинов А.С. Биология хирономид и их разведение // Тр. Саратов. отд-ния ВНИОРХ. 1958. Т. 5. 356 с.
- Кочарина С.Л., Хаменкова Е.В. Структура сообществ донных беспозвоночных некоторых водотоков бассейна р. Тауй (Магаданская область) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 91–106.
- Кривоуцкий Д.А., Степанов А.М., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М.: Наука, 1988. С. 4–16.
- Кривоуцкий Д.А., Шаланки Я., Гусев А.А. Введение. Международное сотрудничество в области биоиндикации антропогенных изменений среды // Биоиндикация и биомониторинг. М.: Наука, 1991. С. 5–9.
- Кунин А.М. Хромосомные aberrации личинок хирономид в растворах бихромата калия и азотно-кислого хрома // Водные экосистемы и организмы-2: материалы науч. конф. М.: МАКС-Пресс, 2000. С. 51.
- Ласточкин Д.А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ // Тр. ВГБО. 1949. Т. 1. С. 57–72.
- Левич А.П., Терехин А.Т. Метод расчета экологически допустимых уровней воздействия на экосистемы (метод ЭДУ) // Водные ресурсы. 1997. Т. 24, № 3. С. 328–335.
- Макарченко Е.А. Хирономиды подсемейства Diamesinae (Diptera, Chironomidae) Северного полушария (Систематика, биология, биогеография): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1998. 41 с.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 1990. 221 с.

- Моисеенко Т.И. Экотоксикологический подход к нормированию антропогенных нагрузок на водоемы Севера // Экология. 1998. № 6. С. 452–461.
- Моисеенкова Т.А., Шитиков В.К. Принципы организации регионального банка эколого-экономической информации // Моделирование процессов экологического развития. 1989. № 7. С. 110–117.
- Мокров И.В., Гелашвили Д.Б. Оценка качества городской среды по стабильности развития березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Экол. и метеорол. проблемы больших городов и промышленных зон: тез. докл. СПб.: Изд-во РГГМУ, 1999. С. 43–44.
- Морозова Е.Е. Систематика и экология волжских видов *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* Kieffer (Diptera, Chironomidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М.: Наука, 1983. 309 с.
- Назарова Л.Б. Морфологические деформации личинок комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) в гидробиологических исследованиях // Успехи совр. биол. 2002. Т. 122, № 5. С. 505–512.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. СПб.: ЗИН РАН, 1999. 998 с.
- Павлов Б.К. Методологические аспекты экологического мониторинга // Методология оценки состояния экосистем: учеб. пособие / Отв. ред. О.М. Кожова, В.В. Воробьев. Ростов-н/Д: ЦВВР, 2000. С. 87–96.
- Пастухова Е.В. Закономерности формирования макробентоса в малых долинных водохранилищах, экология и продукция массовых видов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 21 с.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Розенберг Г.С., Краснощекоев Г.П., Шитиков В.К. К созданию пространственно-распределенной базы эколого-экономических данных бассейна крупной реки (на примере Волжского бассейна) // Вопр. экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: межвед. сб. науч. тр. Самара: Самар. ун-т, 1995. С. 8–15.
- Сергеева И.В. Систематика и диагностика таниподин (Diptera, Chironomidae: Tanypodinae) из водоемов России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с.
- Скальская И.А. Реакция зооперифитона озер Дарвинского заповедника на ацидификацию // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб.: Наука, 1994. С. 170–185.
- Скорняков В.А. Учет распределения природных факторов и антропогенных нагрузок при оценке качества воды в реках // Проблемы гидрологии и гидроэкологии. Вып. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1999. С. 238–261.
- Соколова Н.Ю. Экспериментальные исследования выедания бентоса рыбой в Учинском водохранилище // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 1. С. 52–62.
- Соколова Н.Ю. Продукция хирономид Учинского водохранилища // Тр. ВГБО. 1968. Т. 9. С/ 53–73.
- Соколова Н.Ю. Экология хирономид (Diptera, Chironomidae). Жизненные циклы и динамика численности // Бентос Учинского водохранилища. 1980. С. 44–72. (Тр. ВГБО; т. 23).
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Титаренко Г.В. Модель популяции хирономид, реализованная на ЭВМ // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 4. С. 530–537.
- Титаренко Г.В. О качестве биологического времени // Биол. внутр. вод: информ. бюл. 1978. № 40. С. 43–46.
- Тодераш И.К. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) водоемов бассейна Днестра и их роль в биологических процессах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1979. 22 с.
- Тодераш И.К. Функциональное значение хирономид в экосистеме водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1984. 172 с.
- Шилова А.И. О сезонных изменениях численности и биомассы тендипедид в Рыбинском водохранилище // Бюл. ИБВ АН СССР. 1960. Вып. 6. С. 30–32.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 396 с.
- Экологический мониторинг. Методы биомониторинга: учеб. пособие: в 2 ч. Ч. 1. / под ред. Д.Б. Гелашвили. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 1995. 192 с.
- Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация) / отв. ред. Т.Д. Зинченко и Г.С. Розенберг. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. 337 с.

- Яковлев В.А. Изменение структуры зообентоса северо-восточной Фенноскандии под влиянием природных и антропогенных факторов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 49 с.
- Anderson R.L. Chironomidae toxicity tests-biological background and procedures // Aquatic Invertebrate Bioassays, ASTM STP 715. American Society for Testing and Materials / eds Buikema A.L. (Jr.), Cairns J. (Jr.). Philadelphia, 1980. P. 70–80.
- Batac-Catalan Z., White D.S. Effect of chromium on larval Chironomidae as determined by the optical-fiber light-interruption biomonitoring system // Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: 6th Symp. / eds W.E.Bishop, R.D.Cardwell, B.B.Heidolf. Philadelphia, 1983. P. 469–481.
- Baune B.L. Measuring the biological effects of pollution // The Mussel Watch approach. Water Sci. Technol. 1989. V. 21. P. 1089–1100.
- Bilyi B., Davies I.J. Description and ecological notes on seven new species of Cladotanytarsus (Chironomidae: Diptera) collected from experimentally acidified lake // Can. J. Zool. 1989. V. 67, N 4. P. 948–962.
- Bitušík P. Využitie pakomárovitých (Diptera: Chironomidae) pre biologické hodnotenie 180 km dlhého úseku rieky Hron: Autoref. Diz. ... kand. Biol. Vied. Bratislava, 1991. 22 s.
- Brinkhurst R.O., Hamilton A.L., Herrington H.B. Components of the bottom fauna of the St. Lawrence, Great Lakes // NoPR 33. Great Lakes Inst. Univ. Toronto, 1968. V. 33. P. 50.
- Brinkhurst R.O., Chapman P.M., Farrell M.A. A comparative study of respiration rates of some aquatic oligochaetes in relation to sublethal stress // Intern. Rev. ges. Hydrobiol. 1983. V. 68. P. 683–699.
- Brundin L. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1949. N 30. 914 p.
- Brundin L. The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1958. V. 13. P. 288–297.
- Buikema A.L., Voshel J.R. (Jr.). Toxicity studies using freshwater benthic macroinvertebrates // Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates / eds Rosenberg D.M., Resh V.H. N.Y.: Chapman and Hall, 1993. P. 344–398.
- Butler M.G. Life histories of aquatic insects // The Ecology of aquatic insects / eds Resh V.H., Rosenberg D.M. N.Y.: Praeger, 1984. P. 24–55.
- Chironomidae of Holarctic region: Keys and diagnoses / ed Wiederholm T. Part 1. Larvae // Entomol. Scand. 1983. Suppl. 19. P. 19–457.
- Chironomus. Newsletters on Chironomidae research. 1993–2004. N 5–16.
- Darville R.G., Wilhm J.L. The effect of naphthalene on oxygen consumption and hemoglobin concentration in *Chironomus tentans* and on oxygen consumption and life cycle of *Tanytarsus dissimilis* // Environ. Toxicol. Chem. 1984. V. 3. P. 135–141.
- Dauble D.D., Skalski J.R. Oviposition of *Tanytarsus dissimilis* (Diptera, Chironomidae) in avoidance trials with coal liquid water-soluble components // Environ. Entomol. 1983. V. 12. P. 1733–1736.
- Davies I.J. Relationships between dipteran emergence and phytoplankton production in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37. P. 523–533.
- Davies I.J. Canadian freshwater biomonitoring: the programme of Fisheries and Oceans // Probl. of ecological monitoring and ecosystem modeling / eds Izrael Yu.A., Semenov S.M., Insarov G.E., Abakumov V.A., Golovina T.A. V. 13. L.: USSR Acad. of Sci., 1991. P. 75–88.
- Dickman M., Brindle I., Benson M. Evidence of teratogens in sediments of Niagara River Watershed as reflected by chironomid (Diptera, Chironomidae) deformities // J. Great Lakes Res. 1992. V. 18 (3). P. 467–480.
- Ferrington L.C., Crisp N.H. Water chemistry characteristics of receiving streams and the occurrence of *Chironomus riparius* and other Chironomidae in Kansas // Advances in Chironomidology. Proceedings of the Tenth Intern. Chironom. Sympos. Debrecen. Pt 2. Acta Biologica Debrecina. Oecologica Hungarica. V. 3. Debrecen, Hungary, 1989. P. 115–126.
- Fittkau E.J., Reiss F. Chironomidae // Limnofauna Europaea / ed Illies J. Stuttgart; New York; Amsterdam, 1978. P. 404–440.
- Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates / eds Rosenberg D.M., Resh V.H. N.Y.: Chapman and Hall, 1993. 488 p.
- Fry D.M., Fisher S.W. Effect of sediment contact and uptake mechanisms on accumulation of three chlorinated hydrocarbons in the midge, *Chironomus riparius* // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1990. V. 44. P. 790–797.
- Gerstmeier R. Lake typology and indicator organisms in application to the profundal chironomid fauna of Starnberger See (Diptera, Chironomidae) // Arch. Hydrobiol. 1989. V. 116. P. 227–234.

- Giesy J.P., Graney R.L., Newsted J.L. et al. Comparison of three sediment bioassay methods using Detroit River sediments // Environ. Toxicol. Chem. 1988. V. 7. P. 483–498.
- Graney R.L., Giesy J.P. (Jr.) Effects of long-term exposure to pentachlorophenol on the free amino acid pool and energy reserves of the freshwater amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield (Crustacea, Amphipoda) // Ecotoxicol. Environ. Safety. 1986. V. 12. P. 233–251.
- Graney R.L., Giesy J.P. (Jr.) The effects of short-term exposure to pentachlorophenol and osmotic stress on the free amino acid pool of the freshwater amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1987. V. 16. P. 167–176.
- Graney R.L., Giesy J.P. (Jr.) Alterations in the oxygen consumption, condition index and concentration of free amino acids in *Corbicula fluminea* (Mollusca: Pelecypoda) exposed to sodium dodecyl sulfate // Environ. Toxicol. Chem. 1988. V. 7. P. 301–315.
- Hamilton A.L., Sæther O.A. The occurrence of characteristic deformities in the chironomid larvae of several Canadian lakes // Can. Entomol. 1971. V. 103. P. 363–368.
- Hare L., Carter J.C.H. The distribution of *Chironomus* (s.s.)? *cucini* (*salinarius* group) larvae (Diptera: Chironomidae) in Parri Sound, Georgian Bay, with particular reference to structural deformities // Can. J. Zool. 1976. V. 54. P. 2129–2134.
- Hatakeyama S., Yasuno M. A method for assessing chronic effects of toxic substances on the midge, *Paratanytarsus parthenogeneticus* – effects of copper // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1981. V. 10. P. 705–713.
- Hatakeyama S. Chronic effects of Cd on reproduction of *Polypedilum nubifer* (Chironomidae) through water and food // Environ. Pollut. 1987. V. 48. P. 249–261.
- Havas M., Hutchinson T.C. Aquatic invertebrates from the Smoking Hills, N.W.T.: effects of pH and metal on mortality // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. V. 39. P. 890–903.
- Heinis F., Timmermans K.R., Swain W.R. Short-term sublethal effects of cadmium on the feeding chironomid larva *Gliptotendipes pallens* (Meigen) (Diptera) // Aquat. Toxicol. 1990. V. 16. P. 73–86.
- Heinis F., Crommentuijn T. Behavioural responses to changing oxygen concentrations of deposit feeding chironomid larvae (Diptera) of littoral and profundal habitats // Arch. Hydrobiol. 1992. Suppl. 124. P. 173–185.
- Hofmann W. The significance of chironomid analysis (Insecta: Diptera) for paleolimnological research // Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol. 1988. V. 62. P. 501–509.
- Iwakuma T., Yasuno M., Sugaya Y., Sasa M. Three large species of Chironomidae (diptera) as biological indicators of lake eutrophication // Biological monitoring of environmental pollution / Proc. of Intern. Symp. Tokyo, Japan, 1988. P. 101–113.
- Janssens de Bisthoven L. The occurrence of deformed *Chironomus* gr. *tummi* larvae (Diptera: Chironomidae) in the polluted lowland river Diyle (Belgium) // Proc. Symp. Invertebrates of Belgium. Brussels, 1988. P. 56.
- Janssens de Bisthoven L. Buccal deformities in *Chironomus* group *tummi* larvae (Diptera, Chironomidae) of a natural population in the Diyle watershed as a signal for toxic stress: quantification // Belg. J. Zool. 1990. V. 120. P. 191–209.
- Janssens de Bisthoven L., Haysmans C., Ollevier F. The in situ relationship between sediment concentrations of micropollutants and morphological deformities in *Chironomus* gr. *tummi* larvae (Diptera, Chironomidae) from lowlandriver (Belgium): a spatial comparison // Chironomidae: from genes to ecosystems / ed Cranston P.S. Canberra: CSIRO-publication, 1995.
- Johnson R.K. Classification of profundal chironomid communities in oligotrophic / humic lakes of Sweden using environmental data // Acta Biol. Debrecina Oecol. Hungarica. 1989. N 3. P. 167–175.
- Johnson R.K., Wiederholm T., Rosenberg D.M. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations and species assemblages of benthic macroinvertebrates // Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates / eds Rosenberg D.M., Resh V.H. N.Y.: Chapman and Hall, 1993. P. 40–158.
- Johnson R.K. The indicator concept in freshwater biomonitoring // Chironomids: From genes to ecosystems / ed P. Cranston. Melbourne: CSIRO, 1995. P. 11–27.
- Kansanen P.H., Aho J., Paasivirta L. Testing the benthic lake type concept based on chironomid associations in some Finish lakes using multivariate statistical methods // Ann. Zool. Fennice. 1984. V. 21. P. 55–76.
- Kansanen P.H. Assessment of pollution history from recent sediments of Lake Vanajavesi, southern Finland. II. Changes in the Chironomidae, Chaoboridae and Ceratopogonidae (Diptera) fauna // Ann. Zool. Fennice. 1985. V. 22. P. 57–90.
- Kansanen P.H. Information value of chironomid remains in the uppermost sediment layers of a complex lake basin // Hydrobiol. 1986. V. 143. P. 159–165.

- Kolkwitz R., Marsson M. Gruntzatzte fur die biologische Beurtheilung des Wassers nach seiner Flora und Fauna // Mitteil. Aus der konigl. Prufungang fur Wasserbesorg. und Abwasserbes. 1902. N 1. 33 S.
- Krantzberg G., Stokes P.M. The importance of surface adsorption and pH in metal accumulation by chironomids // Environ. Toxicol. Chem. 1988. V. 7. P. 653–670.
- Langton P.H. A key to pupal exuviae of British Chironomidae. Privately published from 3, St. Felix Road, Ramsey Forty Foot, Cambs., PE17 1YH. England, 1984.
- Langton P.H. A Key to pupal exuviae of West Palaearctic Chironomidae. Huntingdon, England, 1991. 386 p.
- Lenat D.R. Using mentum deformities of *Chironomus* larvae to evaluate the effects of toxicity and organic loading in streams // J. of the North American Benthological Society. 1993. V. 12. P. 265–269.
- Maki A.W., Stewart K.W., Silvey J.K.G. The effects of Dibrom on respiratory activity of the stonefly, *Hydroperla crosbyi*, hellgrammite, *Corydalis cornutus* and the golden shiner, *Notemigonus crysoleucas* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1973. V. 102. P. 806–815.
- Meriläinen J.J. The profundal zoobenthos used as an indicator of the biological condition of Lake Päijänne // Biol. Res. Rep. Univ. of Jyväskylä. 1987. N 10. P. 87–94.
- Moller Pillot H.K.M., Buskens R.F.M. De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera): autoekologie en verspreiding. 1C // Nederl. Faun. Meded. Nederland, 1990. 87 p.
- Nazarova L. Effect of main pollutants of oil-extracting region on incidence of mentum deformities in Chironomidae (Diptera) larvae // 13th Intern. Symp. on Chironomidae. Freiburg, 1997. P. 87.
- Nazarova L. A point of view on chironomid deformities investigation // Chironomus Newsletter of Chironomid research. 2000. N 13. P. 7.
- Radwan S., Kowalik W., Kornijow R. Accumulation of heavy metals in a lake ecosystem // Sci. Total Environ. 1990. V. 96. P. 121–129.
- Rand G.M. Behavior // Fundamentals of Aquatic Toxicology. Methods and Applications / eds Rand G.M., Petrocelli S.R. Washington: Hemisphere Publishing Corporation, 1985. P. 221–263.
- Resh V.H., Jackson J.K. Rapid assessment approaches to biomonitoring using benthic macroinvertebrates // Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates / eds Rosenberg D.M., Resh V.H. N.Y.: Chapman and Hall, 1993. P. 195–233.
- Rosenberg D.M., Wiens A.P. Community and species responses of Chironomidae (Diptera) to contamination of freshwaters by crude oil and petroleum products, with special reference to the Trail River, Northwest territories // J. Fish. Res. Board of Can. 1976. V. 33, N 9. P. 1955–1963.
- Rosenberg D.M. Freshwater biomonitoring and Chironomidae // Neth. J. Aquat. Ecol. 1992. V. 26, N 2–4. P. 101–122.
- Sæther O.A. Chironomid communities as water quality indicators // Holarct. Ecol. 1979. V. 2. P. 65–74.
- Sæther O.A. Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) from the British West Indies, with descriptions of *Antillocladius* n. gen., *Lipurometriocnemus* n. gen., *Compterosmittia* n. gen. and *Diplosmittia* n. gen. // Ent. Scand. Suppl. 1981. V. 16. P. 1–46.
- Salánki J., Balogh K.V., Berta E. Heavy metals in animals of Lake Balaton // Water Res. 1982. V. 16. P. 1147–1152.
- Shindler D.W., Mills K.H., Malley D.F. et al. Long-term ecosystem stress: the effects of years of experimental acidification on a small lake // Science. 1985. V. 228. P. 1395–1401.
- Shindler D.W. Detecting ecosystem responses to antropogenic stress // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. V. 44 (Suppl. 1). P. 6–25.
- Shindler D.W. Experimental studies of chemical stressors on whole lake ecosystems // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1988. V. 23. P. 11–41.
- Shindler D.W. Experimental perturbations of whole lake as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function // Oikos. 1990. V. 57. P. 25–41.
- Smock L.A. The influence of feeding habits on whole-body metal concentration in aquatic insects // Freshwat. Biol. 1983. V. 13. P. 301–311.
- Smol J.P., Walker I.R., Leavitt P.R. Paleolimnology and hindcasting climatic trends // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1991. V. 24. P. 1240–1246.
- Sokolova N.U., Paliy A.V., Izvekova B.I. Biology of *Chironomus piger* str. (Diptera: Chironomidae) and its role in the self-purification of a river // 11th Intern. Symp. on Chironomidae. Amsterdam, 1991. P. 509–519.
- Thienemann A. Die beiden Chironomusarten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen. Ein hydrobiologisches Problems // Arch. Hydrobiol. 1922. V. 13. P. 609–646.
- Thienemann A. *Chironomus* Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der *Chironomus* // Die Binnengewässer. 1954. Bd 20. 834 S.

- Thornton K.W., Wilhm J.L. The effects of pH, phenol, and sodium chloride on survival and caloric, lipid, and nitrogen content of a laboratory population of *Chironomus tentans* (Walk.) // Hydrobiol. 1974. V. 45. P. 261–280.
- Thornton K.W., Wilhm J.L. The use of life tables in demonstrating the effects of pH, phenol and NaCl on *Chironomus tentans* populations // Environ. Entomol. 1975. V. 4. P. 325–328.
- Uzunov Y., Kovachev S. The macrozoobenthos of Struma River: An example of a recovered community after the elimination of a heavy industrial impact with suspended material // Arch. Hydrobiol., Suppl. 1987. Vol. 76. P. 169–196.
- Van Urk G., Kerkum F.C.M., Wiersma S.M. Bodemfauna in verontreinigde waterbodems // Water. 1985. V. 18. P. 509–513.
- Van Urk G., Kerkum F.C.M., Smit H. Life cycle patterns, density and frequency of deformities in *Chironomus* larvae (Diptera: Chironomidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 2291–2299.
- Walker I.R., Fernando C.H., Paterson C.G. Associations of Chironomidae (Diptera) of shallow, acid, humic and bog pools in Atlantic Canada, and a comparison with an earlier paleoecological investigation // Hydrobiol. 1985. V. 120. P. 11–22.
- Walker I.R., Mathewes R.W. Chironomidae (Diptera) and postglacial climate at Arion Lake, British Columbia, Canada // Quaternary Res. 1987. V. 27. P. 89–102.
- Walker I.R. Chironomids as indicators of past environmental change // The Chironomidae: biology and ecology of Non-Biting Midges / eds Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. L.: Chapman & Hill, 1995. P. 405–422.
- Warwick W.F. Chironomidae (Diptera) responses to 2800 years of cultural influence: a paleolimnological study with special reference to sedimentation, eutrophication and contamination processes // Can. Entomol. 1980. V. 112. P. 1193–1238.
- Warwick W.F. Morphological abnormalities in Chironomidae (Diptera) larvae as measures of toxic stress in freshwater ecosystems: indexing antennal deformities in *Chironomus tentans* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 1881–1914.
- Warwick W.F. Morphological deformities in larvae of *Procladius* Scuse (Diptera: Chironomidae) and their biomonitoring potential // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V. 46. P. 1255–1271.
- Wentzel R., McIntosh A., Atchinson G. Sublethal effects of heavy metal contaminated sediment on midge larvae (*Chironomus tentans*) // Hydrobiol. 1977. V. 56. P. 153–156.
- Wentzel R., McIntosh A., McCafferty W.P. Emergence of the midge *Chironomus tentans* when exposed to heavy metal contaminated sediment // Hydrobiol. 1978. V. 57. P. 195–196.
- Wiederholm T. Chironomids as indicators of water quality in Swedish lakes. // Naturvårdsverkets Limnologiska Undersökningar. 1976. V. 10. P. 1–17.
- Wiederholm T. Use of benthos in lake monitoring // J. Water Pollut. Contr. Fed. 1980. V. 52. P. 537–547.
- Wiederholm T. Responses of aquatic insects to environmental pollution // The Ecology of Aquatic Insects / eds Resh V.H., Rosenberg D.M. Praeger; New York, 1984. P. 508–557.
- Williams K.A., Green D.W.J., Pascoe D., Gower D.E. Effect of cadmium on oviposition and egg viability in *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1987. V. 38. P. 86–90.
- Wilson R.S., McGill J.D. A new method of monitoring water quality in a stream receiving sewage effluent, using chironomid pupal exuviae // Water Res. 1977. V. 2. P. 959–962.
- Wilson R.S. The modification of chironomid pupal assemblages by sewage effluent in rivers within the Bristol Avon catchment, England // Acta Biol. Debrecina Oecol. Hungarica. 1989. V. 3. P. 367–376.
- Zinchenko T.D. Chironomidae (Diptera) as biological hindrances in the water-supply // Acta Biol. Debr. Hung. 1989. V. 3. P. 377–386.
- Zinchenko T.D. Long-term dynamics of Chironomidae in the Kuibyshev water reservoir associated with eutrophication processes // 11th Intern. Symp. on Chironomidae. Amsterdam, 1991. P. 104.