

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ М. И. Гладышев
подпись
« _____ » _____ 2020 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

060301.10- Биология

Влияние объема вылета хирономид из степных водоёмов на разнообразие
прибрежных сообществ насекомых травостоя

Научный
руководитель

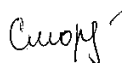


подпись, дата

доцент, к.б.н.
должность, учебная
степень

Борисова Е. В.
фамилия, инициалы

Выпускник



подпись, дата

ББ16-33Б
номер группы

Смородова О. В.
фамилия, инициалы

Красноярск 2020

РЕФЕРАТ

Бакалаврская работа по теме «Влияние объема вылета хирономид из степных водоёмов на разнообразие прибрежных сообществ насекомых травостоя» содержит 56 страниц текстового документа, 10 иллюстраций, 12 таблиц и 47 использованный источников.

Ключевые слова: хортобионтные насекомые, биоразнообразие локальных сообществ, хирономиды, степные водоемы, озеро Шира.

Цель работы – выявить влияние объема вылета хирономид из степных водоемов на структуру и разнообразие прибрежных сообществ насекомых травостоя на примере .

В данной работе представлена постространственная динамика показателей разнообразия локальных сообществ насекомых в окрестностях трех водоемов с различным объемом вылета хирономид.

Факторный анализ данных показал, что объем потока вылетающих имаго хирономид в прилегающих участках степи оказывает влияние на разнообразие и выравненность сообществ хортобионтных насекомых: с умеренным увеличением обилия хирономид в травостое связано повышение таксономического богатства (индекс Маргалефа) и выравненности видов по обилию (на уровне семейств всего энтомокомплекса и на уровне видов в отрядах жесткокрылых и полужесткокрылых насекомых). При наличии фактора выпаса выявленные тенденции изменения показателей разнообразия нивелируются в связи с повышением дисперсии показателей структуры сообществ.

Оглавление	
Введение	4
Глава 1. Обзор литературы	6
1.1 Разнообразие сообществ как показатель благоприятности среды обитания	6
1.2 Характеристика сообществ степи Хакасии	6
1.3 Характеристики водоемов степи и сообщества водных насекомых	10
Глава 2. Район и методы исследования	15
2.1 Район исследования	15
2.2 Характеристика пробных площадей	17
2.3 Материал и методы исследования.....	21
Глава 3. Результаты и обсуждение	233
3.1. Состав и структура сообществ хортобионтов побережий степных водоемов.....	23
3.2. Факторный анализ показателей разнообразия сообществ хортобионтов	30
Выводы	24
Список литературы	25
ПРИЛОЖЕНИЕ	29

Введение

Изучение взаимного влияния водных и наземных экосистем является одной из актуальных задач экологии.

Важнейшим процессом взаимодействия между водными и наземными экосистемами в различных ландшафтах и биомах является перенос органических веществ и биогенных элементов через границу вода/суша [1]. Дополнительные источники вещества и энергии, произведенные во внутренних водах, особенно важны в наземных малопродуктивных ландшафтах, например, в аридных системах пустынь и степей [2].

Во внутренних соленых водоемах и водотоках этих биомов, основу зообентосного сообщества часто составляют гетеротопные насекомые. В водной экосистеме эти насекомые на стадии личинки утилизируют органическое вещество, а в период массового вылета имаго переносят накопленное вещество и энергию из водных экосистем в наземные [3]. Наряду с общим потоком органического углерода, имаго вылетающих насекомых выносят на сушу специфические биохимические вещества, например длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты омега-3, которые синтезируются преимущественно водными продуцентами [4]. Гетеротопные насекомые являются показателем продуктивности водоемов. Так, при повышении трофности численность некоторых групп, например хирономид, увеличивается, в результате чего происходит смена доминантов и видового состава сообщества гидробионтов в целом [5].

Для степной зоны характерно большое количество озер различной глубины и минерализации [6]. Постоянные водоемы оказывают заметное влияние на микроклимат, уменьшая его континентальность, увеличивая продолжительность весны и осени, материковый влагооборот, способствуя повышению осадков, появлению туманов. В зависимости от расположения на рельефе, от минерализации водоема формируются своеобразные прибрежные биотопы. Их характеризуют луговые, лугово-черноземные солонцово-солончакового почвы [7], луговая растительность и специфический режим поступления биогенных веществ из водоема.

Беспозвоночных травостоя принято рассматривать как отдельный ярус животного населения суши. Тесная связь хортобионтов с растительностью позволяет ожидать их выраженную реакцию на изменения структуры травостоя под воздействием всего комплекса факторов [8].

Таким образом, разнообразие и устойчивость прибрежных сообществ хортобионтных насекомых является показательным для изучения влияния выноса биогенов водного происхождения на наземные экосистемы.

Объектом исследования являются хортобионтные сообщества насекомых. Предмет исследования - влияние на свойства наземных сообществ дополнительных ресурсов, выносимых из водоемов гетеротопными насекомыми.

Цель работы: выявить влияние объема вылета хирономид из степных водоемов на структуру и разнообразие прибрежных сообществ насекомых травостоя.

Задачи:

1. Выявление таксономического состава и численности насекомых травостоя прибрежных и степных участков трех водоемов с различным обилием вылета хирономид.
2. Оценка разнообразия сообществ насекомых разнотипных местообитаний.
3. Факторный анализ показателей разнообразия сообществ насекомых, формирующихся при наличии различных факторов (биотоп, обилие хирономид, выпас скота).

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Разнообразие сообществ как показатель благоприятности среды обитания

Любая экосистема для своего существования и для поддержания гомеостаза должна иметь определенную величину разнообразия биогеоценотических связей, по количеству и качеству соответствующих уровню организации системы и компенсирующих влияние деструктивных факторов. Прежде всего, природное равновесие поддерживается за счет видового разнообразия биоты и выполняемых ею функций [9]. Разнообразие позволяет увеличить вероятность возникновения экологических связей между организмами, стабилизирующих сообщество [10]. Представители конкретных видов вступают в сложные биотические и абиотические отношения и тем самым определяют функционирование экосистем. Разнообразие организмов – важнейший показатель состояния биосферы и входящих в нее экосистем. Оно представляет собой некую оценку способности системы к взаимодействиям между элементами внутри ее. Количество видов и их соотношение по обилию может рассматриваться как показатель разнообразия и структурной сложности экологических систем [11].

1.2 Характеристика сообществ степи Хакасии

Травянистые сообщества в районе исследования представлены 3 основными вариантами растительности: степь, низинные луга и участки выпаса.

В современном растительном покрове степного пояса Хакасии степная растительность занимает 7,5 тыс. га или, 47,5% от всей площади пояса. Так же представлены луговая растительность, растения низинных болот и агрокультуры. Широкое распространение имеют мелкодерновинные настоящие степи, занимающие как равнинные, так и склоновые местообитания на каштановых и южных черноземах, а также полидоминантно злаковые, злаково-типчаковые, житняково-дерновинно-злаковые, караганные дерновинно-злаковые мелкодерновинные степи, производные от них осочково-злаковые и полынно-злаковые степи. Основу травостоя образуют мелкодерновинные засухоустойчивые злаки – типчак ложноовечий (*Festuca pseudovina*), тонконог стройный (*Koeleria cristata*), ковыль обманчивый (*Stipa fallacina*), мятлики кистевидный (*Poa botryoides*) и даурский (*Poa dahurica*), змеевка (*Cleistogenes sp.*), осоки твердоватая (*Carex duriuscula*) и стоповидная (*Carex pediformis*). Из разнотравья обычны вероника беловойлочная (*Veronica incana*), астры алтайская (*Aster sibiricus*) и альпийская (*A. alpinus*), лук тончайший (*Allium subtilissimum*), полынь холодная (*Artemisia frigida*) и сизая (*Artemisia glauca*), эдельвейс степной

(*Leontopodium fedtschenkoanum*), копеечник Гмелина (*Hedysarum gmelinii*) и довольно разнообразные виды астрагалов (*Astragalus*) и остролодочников (*Oxytropis*). На степях нередко встречаются степные кустарники, особенно карликовая карагана (*Caragana pygmaea*), распределяющаяся диффузно, и карагана колючая (*C. spinosa*), образующая самостоятельные изолированные ценозы в виде округлых пятен среди мелкодерновинной степи [12].

Степные сообщества имеют своеобразную биоту. Влагообеспеченность в степной зоне очень низкая. Нередко потребление большого количества пищи в степи определяется потребностью не в энергии, а в воде. Важнейшим источником влаги являются растения. В связи с этим насекомым степи свойственна способность сочетать хищничество и сапрофагию с фитофагией (некоторые степные прямокрылые, жужелицы) [13]. Поскольку степь вегетирует долго, с апреля по октябрь, то степные животные всегда имеют свежий корм. Степные кормовые растения очень богаты зольными химическими элементами. Отмеченные свойства степного травостоя благоприятствуют естественному отбору в степи животных-фитофагов, как позвоночных, так и беспозвоночных.

Хортобионтные насекомые составляют важную часть цепей питания луговых и степных сообществ, участвуя в них преимущественно как фитофаги и зоофаги. В состав этой группы входят как постоянные обитатели травостоя, так и виды, встречающиеся в травянистом ярусе эпизодически. Видовой состав и численность представителей этой группы непостоянен и отличается высокой дневной, сезонной и многолетней динамикой. Характер изменений определяется структурой травостоя, погодными условиями и характером антропогенного воздействия [14].

Энтомофауна степей разнородная по составу. Здесь встречаются виды – обитатели настоящих степей, лугово-степные, лугово-лесные, мезоксерофилы и эврибионтные виды насекомых, однако в целом энтомофауна несёт на себе зональное влияние. Она имеет лесостепной облик с некоторой ксерофитизацией её состава, как в связи с особенностями песчаных почв, так и приуроченностью степных площадей к хорошо прогреваемым склонам южной экспозиции. Животное население степей характеризуется непостоянством видового разнообразия, численности и биомассы [15].

Для обитателей травостоя характерны вертикальные миграции, в том числе межъярусные перемещения и перемещение в толще травостоя. Благодаря таким перемещениям отдельных компонентов сообщества хортобионтов, а также из-за значительного разнообразия факторов среды, влияющих на травостой, хорошо выражены суточные, сезонные и годовые колебания в составе сообщества обитателей травяного яруса и количественных соотношениях групп его обитателей [16].

Большое разнообразие растений травяного яруса обеспечивает кормовую базу десяткам видов полужесткокрылых-фитофагов. В степи по числу видов среди облигатных хортобионтов отряда Heteroptera лидируют

семейства: Miridae, Pentatomidae, Tingidae, Lygaeidae, Rhopalidae, Coreidae, Nabidae и Scutelleridae. По режиму питания среди облигатных хортобионтов рассматриваемого отряда представлены фитофаги, зоофитофаги и хищники. К фитофагам относятся все Tingidae, Piesmatidae, Stenoccephalidae, Lygaeidae, Stenoccephalidae, Coreidae, Alydidae, Rhopalidae, Plataspididae, Thyreoscoridae, Scutelleridae и Pentatomidae. Хищные виды и зоофитофаги в целом немногочисленны. К хищным облигатным хортобионтам относят 9 видов слепняков (Miridae) из родов *Deraeocoris*, *Dicyphus*, *Macrolophus*, 7 видов рода *Nabis* (Nabidae), по одному виду из родов *Orius* (Anthocoridae) и *Phymata* (Reduviidae). Зоофитофаги представлены единичными видами из родов *Brachycoleus*, *Campylomma*, *Globiceps*, *Grypocoris*, *Mecomma*, *Myrmecoris*, *Orthotylus*, *Phytocoris* и *Systellonotus* (Miridae), а также семейством *Berytidae* (5 видов из родов *Berytinus* и *Neides*) [17].

Данные о составе хортобионтов района исследования малочисленны и рассредоточены в фаунистических работах по отдельным таксономическим группам насекомых. Так, в хортобионтных сообществах степей Хакасии выявлены 36 видов насекомых из 12 семейств и 3 отрядов – Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera [18]. Выявлено 221 вид молевидных чешуекрылых – Microlepidoptera [18], среди Hymenoptera известно 36 представителей рода *Bombus*. [46]

Особенностью сообществ степи является их мозаичность. Одной из обычных причин является мозаичность почвенно-растительных условий и пищевая избирательность животных по отношению к растениям: степные фитофаги, как правило, предпочитают наиболее типичные степные растения и равнодушны к пришельцам из смежных зон [13]. Также преобразование растительности может достигаться при интенсивном выпасе скота.

В выпасных участках наблюдается переход от заметного видового разнообразия и пестрой пространственной структуры в исходных растительных сообществах к снижению разнообразия и относительно равномерному распределению растений на пастбищах с умеренной нагрузкой и пятнистому распределению доминантов [19]. Избыток копытных приводит к обеднению и изменению видового состава мелкодерновинных степей и переходов их в злаковополюнные и злаково-осочковые мелкодерновинные степи [12].

На местах с умеренным выпасом в негустом и невысоком травостое преобладают злаки: типчак (*Festuca pseudovina*), тонконог (*Koeleria gracilis*), мятлик кистевидный (*Poa botryoides*), ковыль обманчивый (*Stipa decipiens*), реже отмечается змеевка (*Cleistogenes squarrosa*). Из разнотравья обычны вероника седая (*Veronica incana*), зорька сибирская (*Lychnis sibirica*), Лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis*), астра альпийская (*Aster alpines*), Астра алтайская (*A. altaicus*), схизонепета многонадрезанная (*Schizonepeta multifida*). Среди бобовых выделяются астрагалы (*Astragalus adsurgens*, *A. palibinii*, *A. depauperatus*) и копеечник Гмелина (*Hedysarum gmelinii*).

Повышение пастбищной нагрузки приводит к увеличению в травостое осочки твердоватой (*Caexx duriuscula*) и полыни холодной (*Artemisia frigida*) [12].

Численность и видовое разнообразие насекомых в выпасных участках в сравнении со степными ниже [19]. Из-за вносимого навоза скотом на пастбищах сообщество насекомых становится более "копрофильным" [19]. Экскременты богаты различными полупереваренными и легко усвояемыми веществами, в них развиваются многочисленные микроорганизмы и грибы. Обитающие в них личинки двукрылых могут иметь различные типы питания. Сообщество личинок копрофагов привлекает и многочисленных хищников. С навозом связано развитие отдельных видов Trichoceridae и Chloropidae, многих Psychodidae и Ceratopogonidae, Scatopsidae, Sciaridae, Anisopodidae, некоторых Stratiomyidae (Sarginae). Весьма многочисленны среди копрофагов представители высших круглошовных двукрылых. Почти все виды Sphaeroceridae, Sepsidae, некоторые Syrphidae, Otitidae, Milichiidae, Carnidae, Phoridae, Anthomyiidae, Lonchaeidae, Platystomatidae, Ulidiidae в личиночной стадии – копрофаги. Характерна копрофагия для Fanniidae, Muscidae, многих Sarcophagidae и Calliphoridae, части Scathophagidae. Многие виды из трех предпоследних семейств являются хищниками копробионтами, или тип питания у них меняется с возрастом: личинки младших возрастов – копрофаги, а взрослые личинки – хищники. Одна из особенностей представителей Muscidae, связанных с навозом – очень короткий жизненный цикл вследствие отрождения личинок уже 2-го и даже 3-го возраста [20].

Таким образом, выпас приводит к снижению видового разнообразия в сообществах растений и насекомых. На выпасных участках в энтомокомплексах по численности начинают доминировать копрофильные виды.

В зависимости от расположения на рельефе и от минерализации водоема формируется характерная прибрежная растительность.

В Хакасской степи к растениям, образующим хорошо выраженные пояса на переувлажненных, самых близких к ложу солоноватого озера территориях, отнесены сообщества с доминированием терофитов: (*Salicornia perennans*, *Suaeda prostrata*, *Suaeda acuminata*, *Salicornia perennans* + *Suaeda acuminata*, *Suaeda acuminata* + *Ofaiston monandrum*, *Suaeda* sp. + *Puccinellia distans*).

К небольшим понижениям с близким залеганием грунтовых вод приурочены сообщества с доминированием гемикриптофитов и хамефитов (*Artemisia santonica*, *Puccinellia distans*, *Puccinellia distans* + *Artemisia santonica*, *Artemisia santonica* + *Limonium gmelinii* и др.).

Комплексы сообществ на низкой озерной надпойменной террасе формируются в условиях неглубокого залегания минерализованных грунтовых вод. Здесь встречаются ассоциации: *Artemisia santonica*, *Artemisia santonica* + *Limonium gmelinii*, *Puccinellia tenuissima* + *Artemisia santonica*, *Artemisia lerchiana* + *Artemisia pauciflora*.

Для степной растительности на приозерных террасах характерно обилие осок, тростник. Характерен разнотравно-типчаковый покров отдельными куртинками; из разнотравья представлена карагана карликовая, вероника седая, тимьян ползучий [21].

В зависимости от растительности на участках формируются различные сообщества насекомых с разными видами-доминантами. Например, на луговидных участках многочисленны саранчовые вида *Chorippus bicolor*, *Ch. Prallelus*, на берегах соленых озёр обитают *Tridactylus variegalis*, *Grillotalpa unispina*, для солончаков типичны *Ailopus thalassinus*, *Epacromius coerulipes*, а в полынных степях доминирует *Omocestus Petraeus*. Цикадовые, типичные для разных видов степей, снижают свою численность и разнообразие вдоль побережий. Полужесткокрылые имеют самое большое разнообразие в лесостепях, на солончаках и побережьях разнообразие сильно снижается. На увлажненных местообитаниях степи разнообразны и многочисленны мезофильные и гигрофильные виды Жуков [47].

Таким образом, сообщества степи Хакасии имеют большое разнообразие хортобионтных насекомых. При этом в прибрежных участках происходит смена доминирующих групп, а для некоторых отрядов насекомых наблюдается снижение разнообразия. Влияет на разнообразие и выпас скота- снижается разнообразие и комплекс доминантов формируют копрофильные виды.

1.3 Характеристики водоемов степи и сообщества водных насекомых

Среди насекомых значительная часть представителей в своем развитии используют водные ресурсы. Так, имеет личинку, развивающуюся за счет водных ресурсов 11 из 29 отрядов современной фауны насекомых [22]. К амфибионтным насекомым относятся представители отрядов *Diptera*, *Odonata*, *Plecoptera*, *Ephemeroptera*, *Trichoptera*, *Hemiptera*, *Coleoptera*, некоторые *Lepidoptera* и паразитические *Hymenoptera*.

Представители отряда двукрылых *Diptera*: комары-звонцы (*Chironomidae*) которые являются доминирующими амфибионтными насекомыми в составе зообентоса, составляют основу вылета в течение всего вегетационного сезона [1]. Имаго являются афагами. В прибрежной полосе ими питаются такие наземные консументы, как пауки, насекомые, птицы. Комары-коретры (*Chaoborus*), личинки которых живут на илистом дне также являются обитателями водоема в течение всего сезона. Для комаров-долгоножек, или карамор (*Tipulidae*) характерен один массовый вылет за сезон. Имаго питаются нектаром или являются афагами. У настоящих комаров, или кровососущих комаров (*Culicidae*), массовый лет наблюдается в период, когда дневная температура поднимается до 19-30°C, а ночные не опускаются ниже 12,0-15°C. В остальное время отмечается лет единичных особей. Для многих представителей характерен эктопаразитизм, но большая часть питается нектаром и соками растений. У пчеловидок,

или ильниц (*Syrphidae*), вылет приходится на последнюю декаду мая – первые числа июня. Имаго питаются нектаром.

Из личинок Стрекоз (*Odonata*) в конце мая начинают вылетать имаго, лет продолжается с мая по август. Являются хищниками.

Имаго Веснянок (*Plecoptera*) большую часть времени ведут скрытый и малоподвижный образ жизни, сидя на стеблях прибрежной травы. Живут сутки, летают весной и в первой половине лета, являются афагами.

Поденки (*Ephemeroptera*) являются типичными обитателями быстрых ручьев и рек, но встречаются и в стоячих водоёмах. Имаго живут от нескольких часов до суток. Обитают вблизи водоемов, являются афагами.

Ручейники (*Trichoptera*) летают мало, чаще они сидят на прибрежных растениях. Срок их жизни ограничен 1-2 неделями, не питаются [22].

Таким образом, подавляющая часть гетеротопных насекомых на стадии имаго не участвует в сложении хортобионтных сообществ насекомых, а лишь предоставляет кормовые ресурсы для консументов и редуцентов прибрежных местообитаний.

В умеренной зоне эти насекомые на стадии личинки утилизируют органическое вещество в водной экосистеме, а в период массового вылета имаго переносят накопленное вещество и энергию из водных экосистем на наземные [23]. Большая часть биомассы экспортируется из водных экосистем на побережья в основном на расстоянии в 10 метров от воды и уменьшается экспоненциально до 100-500 метров. В данном потоке имаго *Diptera* составляют 60-99 % биомассы, остальную часть составляют имаго *Ephemeroptera*, *Plecoptera* и *Trichoptera* [24].

Очевидно, что величина экспорта органического вещества на сушу зависит от свойств водоема, в котором оно было произведено.

Все природные воды подразделяются на пресные (соленость до 1,0‰), солоноватые, соленые и пересоленные. Имеются различия в таксономической структуре и числе видов водных беспозвоночных для каждого типа водных экосистем с различной соленостью, и имеют определенные пределы видового разнообразия [25]. Так, при возрастании минерализации вод количество видов в сообществах зоопланктонных и донных животных сначала возрастает, а затем уменьшается. Известно, двукрылые заселяют слабо минерализованные воды, кислые воды и воды с высоким содержанием минеральных солей. Некоторые *Stratiomyidae* выдерживают засоление до 104 г/л-1 [20]. Оз. Шира - слабосоленое, оз. в п. Жемчужный - слабосоленое, поэтому ожидается, что в оз. Шира большее видовое разнообразие насекомых.

Размер водоема влияет на видовое разнообразие и численность обитающих там насекомых. Так, в умеренной зоне, разнообразие и численность клопов, стрекоз, поденок, ручейников, жуков выше в малых водоемах [26].

Глубина так же влияет на таксономическое разнообразие и численность насекомых. Большая часть насекомых относится к жизненной форме –

зообентосу, его продукция в неглубоких водоемах (1,9–2,3 м) достигает 86% всей продукции первичных консументов. Остальные принадлежат к нектобентосу, перифитону, нейстону и минерам [27]. Так же от глубины зависит размер хирономид: из мелководных участков вылетали, как правило, мелкие особи, а доля крупных увеличивалась с глубиной [28].

Характеристики зообентоса отличаются и в зависимости от вида грунта. Так, в умеренной зоне обнаружили, что средняя биомасса бентоса на илах выше, чем на песках [29].

В умеренной зоне максимальная плотность насекомых зарегистрирована по берегам рек и болот, заросших ивнякаами, ольхами и прибрежной водной растительностью [30].

В стоячих водоемах (озера, эфемерные водоемы) и медленно текущие водоемы (заводы рек, пойменные водоемы) обитают наибольшее количество видов насекомых. Их предпочитают стрекозы [31], водные и амфибионтные полужесткокрылые [32].

Трофическая типизация озёрных экосистем основывается на оценке уровня биологической продуктивности как главной функциональной характеристики водоёма.

Существуют трофические типизации озёр, базирующиеся на небольшом числе показателей или даже на одном, наиболее информативном, к которым, бесспорно, относится величина первичной продукции как мера интенсивности процесса новообразования органического вещества в водоёме - основы всей трофической пирамиды [33]. Основоположниками первой трофической типизации озёрных экосистем являются Тинеманн и Науманн. Ими была предложена принятая впоследствии терминология деления озёр на олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные. Их характеристика трофического типа водоёма строится на связи биологических показателей с абиотическими факторами среды - средней и максимальной глубинами, цветом воды, прозрачностью, гипolimниальным дефицитом O₂, pH [33] (Таблица 1).

Олиготрофные водоёмы отличаются большой глубиной, высокой прозрачностью, присутствием кислорода во всей толще воды в течение всего года. Донные отложения бедны органическим веществом. В олиготрофных водоёмах первичная продуктивность из-за недостатка биогенных элементов низка. В связи с этим не развивается фитопланктона, но хорошо развивается бентосная растительность. Биомасса прибрежно-водных растений низкая [34].

Мезотрофные водоёмы отличаются глубиной до 3-5 м, прозрачностью воды — 1-4 м, слабощелочной реакцией среды (pH 8) и невысокой минерализацией (около 18 мг/л). Очень часто дефицит кислорода наблюдается в самых придонных слоях воды, тогда как в толще воды он проявляется в основном в зимнее время. Озёра мезотрофного типа зарастают в среднем на 35% (очень часто на 60 %). В растительном покрове достаточно высок процент площадей, занятых полупогружённой растительностью (в

основном тростником), богаче видовой состав флоры; количество видов увеличивается до 60. Очень часто доминируют погружённые растения, представленные преимущественно харовыми водорослями. При средней эвтрофикации наблюдается увеличение численности «мотыля», трубочники единичны [34]. Мезотрофные водоёмы встречаются во всех природно-климатических и географических зонах.

Эвтрофные водоёмы — это неглубокие водоёмы с обильным поступлением биогенных соединений с водосборной площади. Прозрачность в таких водоёмах составляет 0,5-2 м. Растворённый в воде кислород чаще всего наблюдается в поверхностном слое воды. Зимой, особенно в мелких водоёмах очень часто наблюдаются заморные явления. В эвтрофных водоёмах обилие биогенов сопровождается массовым развитием фитопланктона, помутнением воды, обеднением бентосной растительности из-за недостатка света, дефицитом кислорода на глубине, что ограничивает биоразнообразие. В таких водоёмах чаще всего доминируют тростник, рогоз, камыш, элодея, роголистник, рдесты и др. Экосистема утрачивает многие виды, упрощается, становится неустойчивой. Эвтрофные водоёмы располагаются в равнинной или слабохолмистой местности при наличии рыхлых пород [34] (Таблица 1).

Таблица 1- Гидрологические характеристики водоемов основных типов трофности [35].

Тип водоема / Признак	Олиготрофный	Мезотрофный	Эвтрофный
Глубина	глубокие (свыше 30 м)	среднеглубокие (15-30м)	неглубокие (до 10—15 м)
Цвет воды	голубой	зеленый, голубой	желтый, зеленый
Прозрачность	свыше 4 м	1-4 м	0,5-2 м
Содержание O ₂	насыщенные кислородом на любой глубине не менее, чем на 60-70%	дефицит кислорода наблюдается в самых придонных слоях воды	в поверхностном слое воды
pH	кислая (pH = 5,5-4,0)	нейтральная и слабощелочная реакция среды (pH 8)	нейтральная или щелочная реакция водной среды (pH=8)

Трофический уровень конкретного водоема можно определить не только по различным физико-химическим характеристикам, но и по видовому составу и обилию тех гидробионтов, которые в этом водоеме обитают. С их помощью можно определить качество воды и изменение трофического уровня водоема в связи с увеличением концентрации биогенов при загрязнении [36].

По данным исследования, проводимым в озерно-речной системе лесостепной зоны, имеющей значительное количество органических веществ в донных отложениях, среди всех донных беспозвоночных большую часть

занимают насекомые. Наибольшим видовым разнообразием отличались двукрылые, из которых доминирующим семейством по количеству видов были хирономиды, также из насекомых встречались стрекозы, поденки, клопы, ручейники и жуки [36].

Установлено, что для олиготрофных озер типичны мелкие хирономиды, тогда как крупные чаще встречались в эвтрофных [28].

В водоемах, где органические вещества, соединения азота и фосфора присутствуют в умеренных концентрациях, количество видов гидробионтов и их обилие обычно выше, чем в водоемах, содержащих низкие концентрации биогенных и органических веществ. Для многих водных организмов, обитающих в мезо- и эвтрофных водах, умеренный уровень загрязнения является нормальным состоянием среды обитания. Часть таких видов вполне может служить индикаторами загрязнения воды органическими и биогенными веществами. Другая часть видов, обитающих в узких пределах условий окружающей среды, не выдерживают даже небольшого загрязнения и исчезают – такие виды являются хорошими индикаторами низких уровней загрязнения [36].

При эвтрофикации водоема наблюдается нарушение кислородного режима в придонных слоях, что приводит к изменению в составе зообентоса [37]. Из сообщества выпадают личинки подёнок, снижается численность личинок ручейников и других насекомых, многих моллюсков. Возрастает плотность популяций личинок комаров-звонцов (мотыль) и малощетинковых червей. В результате бентос становится беднее и однообразнее. На поздних этапах эвтрофирования в глубинной области водоёмов остаются немногие организмы, приспособленные к недостатку кислорода. Только брюхоногие моллюски и личинки стрекоз, обитающие на стеблях прибрежных растений, не испытывают недостатка в кислороде [37]. В то же время в больших количествах развиваются менее чувствительные к дефициту кислорода личинки кровососущих комаров, потому что дышат в основном атмосферным воздухом [37].

Личинки некоторых двукрылых выносят высокую степень органического загрязнения (многие Syrphidae, Stratiomyidae, Ptychopteridae, Psychodidae). Большинство водных личинок двукрылых ведет придонный образ жизни или обитает во влажном грунте на берегах водоемов. Наиболее обычные донные обитатели – некоторые Ceratopogonidae, личинки Chironomidae [20]. Хирономиды заселяют разнообразные водоемы и водотоки всех типов, достигая в них численности до нескольких тысяч особей на 1 м^2 . В связи с массовым развитием, личинки хирономид играют заметную роль в экономике водоемов. В благоприятных условиях обитания они преобладают над другими донными животными [28]. Значительных величин достигает биомасса мотыля в прудах и водохранилищах – более 20 г/м^2 . При антропогенном подкислении озер с pH 6.8 до 5.0 наблюдалось увеличение их вылетов [28].

Таким образом, большой объем потока амфибионтов характерен для соленых озер в сравнении со слабосолеными и пресными, малые по размеру и глубине так же характеризуются большим количеством насекомых. Наименьший вылет гетеротопных насекомых наблюдается в олиготрофных водоемах, более обильный - в мезотрофных, для эвтрофных водоемов характерен наибольший вылет.

Глава 2. Район и методы исследования

2.1 Район исследования

Исследование проводилось в окрестностях п. Жемчужный, Ширинского района, республики Хакассия. Ширинский район находится в степном поясе, занимающем наиболее пониженные пространства Минусинской котловины. Для северной части степного пояса характерны холмистые поднятия, мелкосопочник и моноклиналильные возвышенности. В понижениях располагаются бессточные озерные котловины, занятые солеными и пресными озерами [38]. Климат характеризуется резкой континентальностью, засушливостью [39].

Сбор хортобионтов осуществлялся вблизи трёх водоемов, различающихся по объемам вылета амфибионтных насекомых.

Пробные площади выбирали согласно принципам стратифицированного отбора: сначала были отобраны три водоема разной трофности. В пределах каждого водоема выбраны участки с характерными растительными сообществами, учитывалось использование территории для выпаса скота как нарушающий фактор. В пределах каждого участка отобрали территории, которые имеют разную степень поступления биомассы имаго амфибионтов: прибрежный, который получает максимальный объем выносимой водной продукции, расположен в пределах 20 метров от водоема, не включая заливные участки; и удаленный от береговой полосы не менее чем на 100 м., расположенный на возвышенности с характерной для этого участка степной растительностью.

Озеро Ши́ра - крупное (площадь 35 км²), мезотрофное, слабосоленое, естественное. По анионному составу является хлоридно-сульфатным, по катионному магниевое-натриевое. рН- 9,5 (слабощелочная). Содержание солей на протяжении всего озера неодинаково, наиболее высокое в центральной части [40]. В связи с особенностями грунтов разные берега озера отличаются по продуктивности бентосных сообществ. Северо-западные (сгонные, подветренные) берега с песчаными и галичными грунтами характеризуются относительно низкой плотностью бентосных беспозвоночных и вылетом хирономид. Юго-восточные наветренные берега в мелководной части озера имеют богатые бентосом илистые грунты и отличаются большим объемом вылета хирономид [41].

Поэтому учет осуществлялся на 3 участках (Рисунок 1): 1Б - берег, полынно-ирисовая ассоциация; 1К - степь, ковыльно-полынная ассоциация;

2Б - берег, злаково-ирисовая ассоциация, выпасной биотоп; 2К - степь, ковыльно-ирисовая ассоциация, выпасной биотоп; 3Б - берег, полынно-злаково-ирисовая ассоциация; 3К - степь, полынно-ковыльная ассоциация.

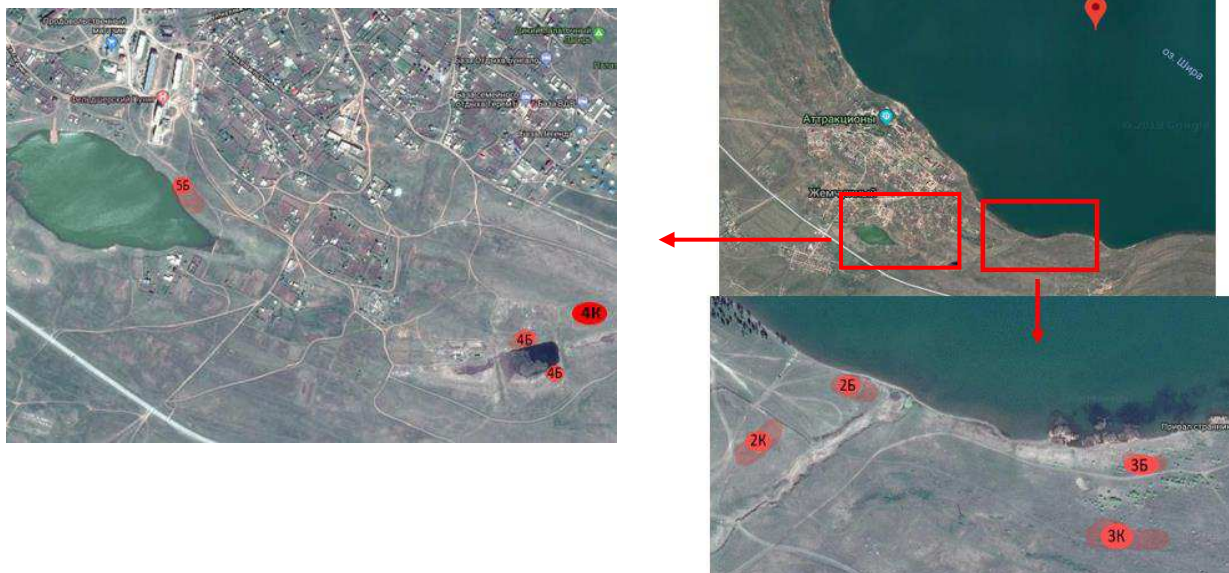


Рисунок 1 - Расположение пробных площадок сбора хортобионтных насекомых в окрестностях оз. Шира (1-5 номер участка, Б-берег, К-контроль) (<https://www.google.ru/maps>)

Озеро в п. Жемчужном – небольшое (площадь $\approx 0,035 \text{ км}^2$), эвтрофное, слабосолоноватое, естественное. По анионному составу это гидрокарбонатные воды, по катионному составу озеро магниевое-натриевое. рН-9,1 [40].

Учёт осуществлялся на 1 площадке (Рисунок 1): 5Б - берег, злаково-ирисовая ассоциация, выпасной биотоп. Контрольной площадки в этом участке нет, поскольку в 100 м от берега уже располагаются поселения. В качестве контроля решено использовать площадку 4К, потому что для нее характерны схожие растительные сообщества.

Пруд на ручье, вытекающем из озера в п. Жемчужном - маленький (площадь $\approx 0,00740 \text{ км}^2$), эвтрофный, пресный, искусственный. Для него характерна большая неустойчивость температурного, кислородного режима и других факторов среды. В летний период пруд интенсивно прогревается и освещается, что обуславливает хороший кислородный режим, развитие фитопланктона и высшей водной растительности, разнообразие и высокую численность водных животных. Однако он подвержен сильной биогенной нагрузке (близкое нахождение свалки тяжёлых бытовых отходов, выгул скота) [42].

Учёт осуществлялся на 2 площадках (Рисунок 1): 4Б - берег, житняковая ассоциация, выпасной биотоп; 4К - степь, термопсисно-житняковая ассоциация

2.2 Характеристика пробных площадей

Растительность на берегах водоемов отличается от плакорных участков, что особенно характерно для степной зоны, где на возвышенностях в условиях дефицита влаги формируются степные сообщества растений. В прибрежной зоне в более увлажненных условиях растительность включает луговые виды растений, развивается с другой скоростью, что влияет на состав и структуру сообществ хортобионтных насекомых. Данные о растительной ассоциации пробных площадок, количестве выноса продукции из водоемов, характерные для каждой из площадок представлены в таблице 2.

Таблица 2 - Характеристика исследуемых площадок

Характеристика Площадки (номер участка; Б – берег; К – контроль)	Проективное покрытие доминирующими видами	Другие виды	Средняя в течение сезона биомасса хирономид в травостое, мг/м ²	Уровень фактора обилия хирономид (Ф1- низкое, Ф2- среднее, Ф3- высокое)
1Б-озеро Шира, берег, полынно-ирисовая ассоциация	Полынь Гмелина (<i>Artemisia gmelinii</i>)- 15% Полынь шелковистая (<i>Artemisia sericea</i>)- 15% Ирис пикулька (<i>Iris lactea</i>)-30% Ковыль (<i>Stipa sp.</i>)- 20% Мятлик (<i>Poa sp.</i>)- 15% Карагана древовидная (<i>Caragana arborescens</i>)- 5%	<i>Anemone sylvestris</i> <i>Linaria vulgaris</i> <i>Potentilla sp.</i> <i>Galium verum</i> <i>Cirsium setosum</i> <i>Goniolimon speciosum</i> <i>Geranium pratense</i> <i>Phlomis tuberosa</i> <i>Vicia cracca</i> <i>Thermopsis sp.</i> <i>Medicago sp.</i> <i>Trifolium lupinaster</i> Отд. Bryophyta	28,7	Ф2
1К-озеро Шира, степь, ковыльно-	Ковыль (<i>Stipa sp.</i>)- 40%	<i>Campanula sibirica</i>	22	Ф2

полынная ассоциация	<p>Полынь Гмелина (<i>Artemisia gmelinii</i>)-20%</p> <p>Полынь шелковистая (<i>Artemisia sericea</i>)-15%</p> <p>Мятлик (Рoa sp.)-15%</p> <p>Земляника (<i>Fragaria</i> sp.)- 10%</p>	<p><i>Thermopsis</i> sp.</p> <p><i>Potentilla</i> sp.</p> <p><i>Galium verum</i></p> <p><i>Phlomis</i> <i>tuberosa</i></p> <p><i>Veronica pinnata</i></p> <p><i>Linaria vulgaris</i></p> <p><i>Anemone sylvestris</i></p> <p><i>Goniolimon speciosum</i></p> <p><i>Silene amoena</i></p>		
2Б-озеро Шира, берег, злаково-ирисовая ассоциация, выпасной биотоп	<p>Ирис пикулька (<i>Iris lacteal</i>)-40%</p> <p>Сем. Злаковые (Poaceae)-40%</p> <p>Полынь (<i>Artemisia</i> sp.)- 10%</p> <p>Лапчатка гусиная (<i>Potentilla anserine</i>)-5%</p> <p>Лапчатка вильчатая (<i>Potentilla bifurca</i>)-5%</p>	<p><i>Galium verum</i></p> <p><i>Caragana arborescens</i></p> <p><i>Pulsatilla</i> sp.</p> <p><i>Plantago</i> sp.</p> <p><i>Hesperis</i> sp.</p> <p><i>Taraxacum</i> sp.</p>	99,5	Ф3
2К-озеро Шира, степь, ковыльно-ирисовая ассоциация, выпасной биотоп	<p>Ковыль (<i>Stipa</i> sp.)-45%</p> <p>Ирис пикулька (<i>Iris lactea</i>)-40%</p> <p>Ветреница лесная (<i>Anemone sylvestris</i>)-10%</p> <p>Лапчатка бесстебельная (<i>Potentilla acaulis</i>)-5%</p>	<p><i>Artemisia</i> sp.</p> <p><i>Eritrichium</i> sp.</p> <p><i>Thymus</i> sp.</p> <p><i>Pulsatilla</i> sp.</p> <p><i>Allium</i> sp.</p>	14,8	Ф2
3Б-озеро Шира, берег, полынно-злаково-ирисовая ассоциация	<p>Полынь Гмелина (<i>Artemisia gmelinii</i>)-15%</p> <p>Полынь шелковистая (<i>Artemisia sericea</i>)-15%</p> <p>Сем. Злаковые (Poaceae)-30%</p> <p>Ирис пикулька (<i>Iris lacteal</i>)-20%</p> <p>Термопсис</p>	<p><i>Scutellaria galericulata</i></p> <p><i>Medicago falcata</i></p> <p><i>Scabiosa ochroleuca</i></p> <p><i>Carum</i> sp.</p> <p><i>Cerastium arvense</i></p>	123	Ф3

	(<i>Thermopsis</i> sp.)-10% Подмаренник настоящий (<i>Galium</i> <i>verum</i>)- 10%			
3К-озеро Шира, степь, полынно- ковыльная ассоциация	Ковыль (<i>Stipa</i> sp.)- 25% Полынь Гмелина (<i>Artemisia</i> <i>gmelinii</i>)- 20% Ирисы (<i>Iris</i> sp.)- 15% Подмаренник настоящий (<i>Galium</i> <i>verum</i>)- 20% Полынь шелковистая (<i>Artemisia</i> <i>sericea</i>)- 15% Термопсис (<i>Thermopsis</i> sp.)-5%	<i>Myosotis</i> sp. <i>Hesperis</i> sp. <i>Boraginaceae</i> sp. <i>Anthemis tinctoria</i> <i>Taraxacum</i> sp. <i>Plantago media</i> <i>Achillea</i> sp <i>Phlomis</i> <i>tuberosa</i> <i>Potentilla anserina</i> <i>Campanula</i> <i>sibirica</i> <i>Thymus</i> sp. <i>Sedum aizoon</i> <i>Goniolimon</i> <i>speciosum</i> <i>Potentilla acaulis</i> <i>Scutellaria</i> <i>galericulata</i> <i>Bupleurum</i> <i>scorzonerifolium</i> <i>Phlomis</i> <i>tuberosa</i> <i>Taraxacum</i> sp. <i>Linum</i> sp. <i>Achillea</i> sp. Отд. Bryophyta	12,1	Ф2
4Б- пруд, берег, житняковая ассоциация, выпасной биотоп	Житняк гребенчатый (<i>Agropyron</i> <i>pectinatum</i>)-60% Термопсис (<i>Thermopsis</i> sp.) - 20% Ковыль (<i>Stipa</i> sp.)- 10% Карагана древовидная (<i>Caragana</i> <i>arborescens</i>)- 5% Чабрец (<i>Thymus</i> sp.) - 5%	<i>Artemisia</i> sp. <i>Galium verum</i> Отд. Bryophyta	8,8	Ф1
4К-пруд, степь, термопсисно- житняковая	Житняк гребенчатый (<i>Agropyron</i> <i>pectinatum</i>)- 35%	<i>Teloxys aristata</i> <i>Galium verum</i>	3,1	Ф1

ассоциация	Термопсис (<i>Thermopsis</i> sp.)-35% Мятлик (<i>Poa</i> sp.)- 10% Полынь (<i>Artemisia</i> sp.)- 10% Карагана древовидная (<i>Caragana arborescens</i>) - 10%			
5Б- озеро в п. Жемчужный, берег, злаково- ирисовая ассоциация, выпасной биотоп	Ирис пикулька (<i>Iris</i> <i>lactea</i>)-40% Сем. Злаковые (<i>Poaceae</i>)-40% Полынь Гмелина (<i>Artemisia gmelinii</i>)- 10% Полынь шелковистая (<i>Artemisia sericea</i>)- 10%	<i>Medicago falcata</i> <i>Lappula squarrosa</i>	11,3	Ф2

Для ненарушенных степных площадок (1К, 4К, 3К) характерны ковыльно-полынная и термопсисно-житняковая ассоциации. Значительную часть сообщества составляют засухоустойчивые растения (житняк гребенчатый, карагана древовидная, ковыли). На этих площадках отмечено большее разнообразие растений, чем в нарушенном.

Для степного участка, подверженного выпасам (2К), характерна ковыльно-ирисовая ассоциация. Данный участок имеет мало доминирующих видов, распределение остальных видов по участку носит пятнистый характер.

Для прибрежных площадок, подверженных выпасам (2Б, 4Б, 5Б) характерны злаково-ирисовая и житняковая ассоциации. На данных участках одним из доминирующих видов по обилию является ирис пикулька, который хорошо выносит вытаптывание и уплотненные почвы вследствие выпаса.

Для прибрежных ненарушенных участков (1Б, 3Б) характерны полынно-ирисовая и полынно-злаково-ирисовая ассоциации. Имеются виды, характерные для луговой степи (различные виды полыни, мятлик луговой, герань луговая).

Согласно нашим данным, участки различаются по встречаемости имаго хирономид в травостое. Используя средние величины массы доминирующих видов хирономид, для каждой площади учетов были рассчитаны величины биомассы комаров в травостое. Наибольшая биомасса имаго (свыше 20 мг/м²) характерно для прибрежного биотопа эвтрофированного участка (2Б) и ненарушенный участок на оз. Шира (3Б), для которых характерно формирование злаково-ирисовых ассоциаций.

В степных биотопах численность хирономид на порядок меньше, не превышая по биомассе 5,5 мг/м² в наиболее продуктивных местообитаниях (1К, 2К, 3К).

Дополнительный экспорт органических веществ в этих биотопах может влиять на растительность и сообщество насекомых, его населяющих.

Таким образом, однородная растительность формируется на выпасных участках, не выпасных берегах и не выпасных степных участках, а своеобразная - в окрестностях пруда. Степные участки в районе исследования представлены полынно-ковыльными сообществами. Прибрежные территории имеют полынно-ирисовые сообщества. В местах, подверженных выпасу, формируется злаково-ирисовые ассоциации. Что позволяет сравнивать однотипные участки, отличающиеся по интенсивности вылета хирономид.

2.3 Материал и методы исследования

Материалом для характеристики населения травостоя пробной площади является сборная проба насекомых, в трехкратной повторности охватывающая большую часть вегетационного сезона. При формировании сборной пробы руководствовались принципами систематического отбора.

В степи период максимального разнообразия и активности хортобионтов наблюдается в первой половине лета – это связано с распределением влаги по сезону. Поэтому отлов насекомых производился в течение июня-июля: в 2018 году - 2 декада июня, 3 декада июня, 1 декада июля, 3 декада июля, в 2019 - 1 декада июня, 3 декада июня, 1 декада июля, 3 декада июля.

Для сбора насекомых травостоя использовался метод укусов энтомологическим сачком. В качестве сетки воздушного сачка применяют капроновую материю, размер ячеек - 1мм, длина ручки сачка 1м. Укус осуществлялся восьмеркообразным движением обруча сачка [43]. Кошение осуществляли при движении на маршруте по направлению к солнцу.

Для того чтобы обеспечить равномерный охват площади учета в пределах площадки прокладывалось три параллельных маршрута, составившие повторности пробы. При каждом укусе делалось по 30 взмахов сачком на 30 шагов. Попавшие в сачок особи насекомых составляли одну пробу, представляющую население травостоя модельного участка площадью 45 м².

Пойманные беспозвоночные из одной пробы помещались из сачка в полиэтиленовый пакет с этикеткой, на которой указывались номер станции, биотоп, дата сбора и подвергались охлаждению в морозильных камерах для сохранения биоматериала. В дальнейшем насекомые были зафиксированы 70%-ным раствором этилового спирта, определена их таксономическая принадлежность (определение проводилось до семейства), подсчитано количество животных каждого семейства. Общее количество материалов составило 107440 особей, относящихся к 170 семействам.

При идентификации животных использовались система таксонов и определители по личинкам: Б. М. Мамаева (1972), М.С. Гилярова (1964), по имаго: Б. М. Мамаева (1976), Н. Н. Плавильщикова (1994), М.П. Корнелио

(1986), В.М. Яновского (2002), Н.Н. Винокурова и Е.В. Канюковой (1995), Э.П. Нарчук (2003).

Для характеристики структуры сообществ хортобионтов исследуемых участков были использованы данные о таксономическом составе и численности насекомых в сборной пробе за 2 года, усредненные на один укос, пересчитанные на площадь укоса.

Расчёты проводились отдельно в массивах данных по семействам и по видам отрядов Coleoptera и Heteroptera. Кроме того, расчёты проводились отдельно в массивах данных по всему вегетационному сезону, по июню и по июлю.

Для оценки разнообразия сообществ были рассчитаны следующие индексы:

Индекс видового разнообразия Маргалефа

$$Dmg = (S-1) / \ln N,$$

где S - число выявленных видов, N - общее число особей всех S видов [44].

Индекс учитывает видовую плотность. Чем выше значение индекса, тем сообщество разнообразнее и богаче.

Индекс выравненности Шеннона

$$H'(p_1, p_2, \dots, p_S) = -C \sum p_i \log p_i, (i = 1, 2, \dots, S),$$

где C - положительная постоянная, p_i - доля особей i -го вида ($p_i = n_i/N$) [45].

Индекс учитывает количество видов и их выравненность по обилию. Значение данного индекса способно меняться в пределах от 1,5 до 3,5.

Для проверки гипотезы о влиянии объема вылета хирономид на разнообразие сообществ хортобионтов проводился однофакторный дисперсионный анализ, в качестве данных использовали показатели разнообразия населения травостоя отдельных площадок, рассчитанные для каждой повторности учетов. Суть дисперсионного анализа (ANOVA, ANalysis Of VAriance) заключается в разделении общей дисперсии изучаемого признака на отдельные компоненты, обусловленные влиянием конкретных факторов, и проверке гипотез о значимости влияния этих факторов на исследуемый признак. Сравнивая компоненты дисперсии друг с другом посредством F — критерия Фишера, можно определить, какая доля общей вариативности результативного признака обусловлена действием регулируемых факторов. Однофакторный дисперсионный анализ проводился в Past 2.17c (2001).

Для оценки характера влияния фактора обилия хирономид рассчитывали коэффициент корреляции показателей разнообразия сообществ и биомассы хирономид на участках.

Расчеты и построение графиков проведено в Microsoft Excel 2010.

Глава 3. Результаты и обсуждение

.

Выводы

1. Численность хортобионтных насекомых в окрестностях оз. Шири в среднем в течение сезона составляет 99 экз./м². В составе сообщества абсолютно доминируют Двукрылые насекомые. Основное население травостоя составляют растительноядные представители отрядов Равнокрылые, Полужесткокрылые, Жесткокрылые, Прямокрылые и хищные и паразитические представители Перепончатокрылых.

2. Разнообразие и выравненность сообществ хортобионтов ненарушенных участков выше на берегу и при увеличении обилия хирономид. Нарушенные участки по-разному реагируют на изменение обилия хирономид.

3. Согласно критерию Фишера объем вылета хирономид достоверно оказывает влияние на разнообразие и выравненность сообществ насекомых травостоя на уровне семейств и на уровне видов группировки Жесткокрылых и Полужесткокрылых: увеличение обилия хирономид в травостое сопровождается увеличением значений индекса Маргалефа ($r > 0,8$), и в ряде случаев увеличением значений индекса Шеннона ($r > 0,6$). При этом, на площадях с очень высоким значением обилия хирономид показатели разнообразия принимают средние значения.

4. Выпасные участки имеют нарушенную структуру сообщества (ниже выравненность, выше дисперсия показателей), согласно критерию Фишера фактор обилия хирономид здесь не значим для показателей разнообразия. Ненарушенные участки - более устойчивы и стабильны по составу и структуре, здесь увеличение обилия хирономид достоверно влияет на значения индекса Маргалефа ($r > 0,7$) и индекса Шеннона ($r > 0,6$) как на уровне семейств, так и на уровне видов.

Список литературы

1. Richardson J. S. Resource subsidies across the land– freshwater interface and responses in recipient communities/ J. S. Richardson, Y. Zhang, L. B. Marczak/ *River Research and Applications*, 2010.-№26.- 55–66.
2. Борисова Е. В. Вылет хирономид (Chironomidae, Diptera) из соленого озера как источник органического углерода и незаменимых биохимических веществ для аридных экосистем юга Сибири / Е. В. Борисова, А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, Н. Н. Сущик// *Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология*, 2019, 12 (2), 207-226.
3. Hart E. A. Patterns of macroinvertebrate abundance in inland saline wetlands: a trophic analysis/ E.A. Hart, J.R. Lovvorn// *Hydrobiologia*, 2005.-№ 541.- С. 45-54.
4. Gladyshev M. I. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land/ M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova// *Prostaglandins and Other Lipid Mediators*, 2013. - №107. - С. 117-126.
5. Мисейко Г. Н. Зооценозы в системе диагностического мониторинга экологического состояния разнотипных водных объектов юга Западной Сибири: автореферат дис. д-р биол. наук: 03.00.16. - Ульяновск, 2004. - 42 с.
6. Гос. доклад о состоянии водных ресурсов Республики Хакасия в 2003 г./ Гл. ред. К. В. Лысогорский. - Абакан, 2004. - 21-40 с.
7. Градобоев Н. Д. Почвы левобережной части Минусинской впадины// *Почвы Минусинской впадины*. - М.: АН СССР, 1954. - С 7-183
8. Нестерков А. В. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода/ А. В. Нестерков, Е. Л. Воробейчик // *Экология*. - 2009. - №4. - С. 303-313.
9. Булахов В.Л. Биоразнообразие как функциональная основа экосистем/ В. Л. Булахов, И. Г. Емельянов, А. Е. Пахомов; Днепропетровский нац. ун-т.- Днепропетровск, 2003.-С.7
10. Жуков А. В. Биоразнообразие и устойчивость в пространстве почвенной мезофауны/ А. В. Жуков, О. В. Жуков// *Экология и ноосферология*, 2005.- Т. 16, № 3-4.- С.165-177.
11. Алимов А.Ф. Биологическое разнообразие и структура сообществ организмов/ А. Ф. Алимов // *Биология внутренних вод*, 2010, № 3, С. 3-10.
12. Куминова А. В. Растительный покров Хакасии/ А.В. Куминова. - Новосибирск: «Наука», 1976. - 127 с.
13. Мордкович В. Г. Степные экосистемы: 2-е изд. исп. и доп./ В.Г. Мордкович. -Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2014.-193.
14. Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем: материалы Всерос. науч.-практич. конф., 12—13 ноября 2015 г. / под ред. А. Н. Володченко. — Саратов: Саратовский источник, 2015. — 312 с.
15. Агафонов, М.М./ Энтомофауна песчаных степей центральной части приволжской возвышенности/Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии / 2015. – Т. 24, № 4. – С. 72-94.

16. Чернов, Ю. И. Комплекс беспозвоночных-обитателей травостоя как ярус животного населения/ Ю. И. Чернов, Л. В. Рудневская// Зоологический журнал. – 1975. Т. 54, № 6, С. 884-894.
17. Дюжаева И.В. Полужесткокрылые насекомые (Insecta, Heteroptera) в хортобионтных энтомокомплексах на границе лесостепи и степи/ И.В.Дюжаева// Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., 10–14 мая 2016 г. / под ред. Н. А. Леоновой. – Пенза: Изд-во ПГУ, 2016. – С.59-60.
18. Акулов, Е. Н. К фауне молевидных чешуекрылых юга Красноярского края и республики Хакасия/ Е. Н. Акулов, Н. И. Кириченко, М. Г. Пономаренко// Энтомологическое обозрение. – 2018. – С. 37.
19. Гонгальский К. Б. Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-черноземного заповедника/ К. Б. Гонгальский, А. Д. Покаржевский, Ф. А. Савин// Аридные экосистемы. - 2005. - №28. - С. 71-76.
20. Нарчук Э. П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран. - СПб.: Российская академия наук, 2003. – 251 с.
21. Семкина О. С. Изучение ландшафтов озер Беле и Иткуль с целью оценки рекреационной нагрузки/ О. С. Семкина, В. В. Непомнящий//Вестник Томского Государственного Университета. - Абакан, 2012.- №356. - С. 183-186.
22. Яхонтов В. В. Экология насекомых. - Москва: "Высшая школа", 1964.- 232 с.
23. Демина И. В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу «вода-воздух» пойменных озер р. Волга// И. В. Демина, М. В. Ерохин, Н. В. Полуконова// Известия Саратовского университета. Новая серия. Химия. Биология. Экология. - Саратов, 2013. - Т.13 №3. - С. 86.
24. Popova O. N. Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata/ O. N. Popova, A. Y. Haritonov, N. N. Sushchik O. N. Makhutova , G. S. Kalachova, A. A. Kolmakova , M. I. Gladyshev // Science of the Total Environment. - 2017. - Т. 581-582. - С. 40-48.
25. Гигиняк Ю. Г. Экологическая обусловленность видового разнообразия в водоемах с различной минерализацией/ Ю. Г. Гигиняк, М. Д. Мороз, Б. П. Власов// Доклады Национальной академии наук. - 2002. - №6. - С. 64-66.
26. Яковлев В. А. Насекомые в сообществах беспозвоночных верхних плесов Куйбышевского водохранилища/ В. А. Яковлев, А. В. Яковлева, А. Р. Ильясова// Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. - 2012. - Т. 154, №4. - С. 188-198.
27. Безматерных Д. М. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби: монография/ Д. М. Безматерных; отв. ред. В.В. Кириллов. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2008. – 186 с.

28. Зинченко Т. Д. Биоиндикация как поиск информативных компонентов водных экосистем (на примере хирономид- Diptera, Chironomidae)// Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. - 2005. - №3. - С. 338-359.
29. Безматерых Д. М. Состав, структура и количественная характеристика зообентоса озера Чаны в 2001 году/ Д. М. Безматерых// Сибирский экологический журнал. - 2005. - №2. - С. 249-254.
30. Надворный В. Г. Видовой состав, распространение и жизнедеятельность насекомых в различных биоценозах Полесского государственного заповедника/ В. Г. Надворный // Известия Харьковского энтомологического общества. - 1996. - Т.4, № 1-2. - С. 19-64.
31. Абуkenова В. С. Стрекозы семейства Libellulidae (Insecta: Odonata) окрестностей города Караганды/ В.С.Абуkenова // Вестник Карагандинского государственного университета. Серия Биология. Медицина. География/. - 2014. - №1. - С. 30-37.
32. Ильясова А. Р. Фауна, распространение и морфо-экологические особенности водных полужесткокрылых республики Татарстан: наук: 03.00.16. - Казань, 2005. - 22 с.
33. Науменко М. А. Эвтрофирование озёр и водохранилищ. Учебное пособие-СПб.: изд. РГГМУ, 2007. - 100 с.
34. Богословский Б. Б. Озероведение/ Б. Б. Богословский. - Москва: Издательство Московского университета, 1960. - 169 с.
35. Гидрохимия экстремальных водных систем с основами гидробиологии: учеб. пособие/ В.В. Хахинов, Б. Б. Намсараев, Е. Ю. Абидуева, Э. В. Данилова. – Улан- Удэ: Издательство Бурятского госуниверситета, 2007 – 148 с.
36. Ляндзберг А. Р. Биоиндикация состояния пресного водоема с помощью донных организмов/ А. Р. Ляндзберг – М.: Исследовательская работа школьников. - 2004, № 1, 2.
37. Садчиков А.П. "Цветение" водоёмов и борьба с ним/ А.П. Садчиков, С.В. Котелевцев// Энергия: экономика, техника, экология- 2013. - №6. - С. 60-64.
38. Шуркина А. И. Изучение растительности степного пояса Хакасии комплексными спутниковыми и наземными методами: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук: 03.00.02/ А. И. Шуркина. - Красноярск, 2008. - 28 с.
39. Прокофьев С.М. Природа Хакасии: Пособие/ С. М. Прокофьев. – Абакан: Хакасское кн. Изд-во, 1993. – 205 с.
40. Гусева Н. В. Химический состав соленых озер северо-минусинской котловины, Хакасия/ Н.В. Гусева, Ю.Г. Копылова, А. А. Хвощевская, И. В. Сметанина// Известия Томского политехнического университета. - Томск, 2012. - Т.321, №1. - С. 164 - 166.
41. Tolomeev A. P. Taxonomic Composition and Biomass of Zoobenthos in Saline Lake Shira: Shifts That Happened in 65 Years/ A. P. Tolomeev, S. P.

- Shulepina, O. N. Makhutova, A. V. Ageev, A. V. Drobotov, N. N. Sushchik// Journal of Siberian Federal University. Biology. -2018. – 11 (4). - С. 367-383.
42. Дмитриенко, В. К. Зоология беспозвоночных: Учеб. пособие к летней практике/ В. К. Дмитриенко, Е. В. Борисова, С.П. Шулепина; Сиб. фед. ун-т. - Красноярск, 2017. – С. 139.
43. Дунаев Е. А. Методы эколого-энтомологических исследований/ Е. А. Дунаев. – Москва: МосгорСЮН, 1997. – 44 с.
44. Лебедева Н. В. Биологическое разнообразие. Учебное пособие для вузов/ Н. В. Лебедева, Н. Н. Дроздов, Д. А. Криволицкий/ Москва: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. - 432 с.
45. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях/ Ю.А. Песенко. - Москва: издательство «Наука», 1982. - 288 с.
46. Бывальцев, А. М. Разнообразие и обилие шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombus) в степях Хакасии / А. М. Бывальцев, К. А. Белова, А. Н. Купянская, М. Ю. Прощалыкин/ Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова – Новосибирск, 2015. – № 16. – С. 13.
47. Зелинская Л.М. изучению фауны некоторых групп насекомых черноморского заповедника/ Л.М. Зелинская/ Вестник биологии, 1977.-№2.- С.67-75.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

 М. И. Гладышев

подпись

« 1 » июля _____ 2020 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

060301.10- Биология

Влияние объема вылета хирономид из степных водоёмов на разнообразие
прибрежных сообществ насекомых травостоя

Научный
руководитель



подпись, дата

доцент, к.б.н.
должность, учебная
степень

Борисова Е. В.
фамилия, инициалы

Выпускник



подпись, дата

ББ16-33Б
номер группы

Смородова О. В.
фамилия, инициалы

Красноярск 2020