

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	5
1.1. Роль амфибионтных насекомых в процессах переноса вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.	5
1.2. Факторы распределения имаго хирономид по берегам водоемов.	8
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	11
2.1. Район исследования.....	11
2.2. Методы исследования	13
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	16
3.1. Доминирующие группы хирономидокомплексов модельных озер.	16
3.2. Распределение имаго хирономид по учетам в наземных ловушках.	20
3.3. Субсидия биомассы и ее распределение на прибрежной территории.	31
ВЫВОДЫ.....	41
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	42
ПРИЛОЖЕНИЕ А	48
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	52
ПРИЛОЖЕНИЕ В	57

ВВЕДЕНИЕ

Одна из ключевых проблем в экологии — это изучение влияния водных и наземных экосистем друг на друга. Согласно современным экологическим представлениям, перенос органических веществ и биогенных элементов через границу вода/суша является важнейшим процессом взаимодействия между водными и наземными экосистемами в различных ландшафтах и биомах. Дополнительные источники вещества и энергии, произведенные во внутренних водах, особенно важны в наземных малопродуктивных ландшафтах, например в аридных системах пустынь и степей [1].

В настоящее время вылет имаго амфибионтных насекомых из водоемов является одним из ключевых векторов переноса «субсидий» водной продукции в наземные экосистемы. Вылетающие имаго повсеместно включаются в состав трофических цепей прилегающих наземных экосистем, нередко определяя периоды миграции и размножения наземных животных, а также пространственную структуру их популяций [2].

Учет дальности разлета имаго амфибионтных насекомых от водоема позволяет изучить распределение их биомассы на суше и оценить потоки биохимических веществ, необходимых для наземных консументов малопродуктивных ландшафтов, например аридных систем пустынь и степей.

Тема распределения имаго хирономид на прибрежной территории озер степной зоны исследуется на протяжении нескольких лет. На основе анализа литературных источников можно говорить, что наиболее изученным на данный момент является модельная территория озера Шира [1, 2, 3]. Разработаны методические подходы к качественной и количественной оценке удаленности разлета хирономид, влияния различных факторов на этот процесс, и оценке потока биохимических веществ (биомассы). Получение сравнимых данных на прибрежной территории других водоемов со схожими характеристиками.

Целью данной работы является:

Охарактеризовать распределение субсидии имаго хирономид на суше при вылете из трех модельных соленых озер: Шира, Шунет и Учум.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выделить доминирующие группы хирономидокомплекса биотопов трех модельных озер;
2. Охарактеризовать количественное распределение особей доминирующих видов хирономид в рое и в опаде по прибрежной территории трех модельных озер;
3. Охарактеризовать распределение биомассы хирономид в рое и в опаде по прибрежной территории трех модельных озер.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Роль амфибионтных насекомых в процессах переноса вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.

Хирономиды, так же известные как комары-звонцы (*Chironomidae*) - семейство отряда двукрылых (*Diptera*), являются глобально распространенным таксоном насекомых с полным метаморфозом, в современных условиях процветают за счет своей экологической пластичности [8].

Комары-звонцы представляют собой один из наиболее распространенных таксонов амфибионтных насекомых, обитающих в широком спектре климатических и экологических условий [15]. Личинки хирономид являются неотъемлемой частью донных биоценозов водных экосистем и играют важную роль в их функционировании. В некоторых водоемах хирономиды могут составлять до 99 % численности бентоса [19]. Так, во внутренних соленых водоемах и водотоках аридных ландшафтов именно хирономиды зачастую составляют основу зообентосного сообщества [28, 52]. Широкий спектр трофических группировок среди личинок *Chironomidae* (фильтраторы, собиратели-детритофаги и т.д.) позволяет предположить, что они важны также в качестве связующего звена между первичными продуцентами и детритом в водоёме, с одной стороны, и хищными видами, с другой стороны. В стадии личинки хирономиды проводят наиболее длительный период жизни, который составляет от нескольких недель до двух лет. [8]. Развитие куколки при благоприятных условиях завершается в течение суток. Взрослые насекомые живут от нескольких часов до 5 дней. Имаго эфемерны, имеют редуцированный ротовой аппарат и не питаются. Роение и спаривание комаров — основные их жизненные функции [3]. Имаго могут быть как маленького, так и крупного размера. От желто-зеленого до коричневого или черного цвета; крылья иногда с серыми или темного-коричневыми пятнами; брюшко обычно одноцветного, но иногда с темными полосами или пятнами [9].

Обмен ресурсами между средами обитания является очень важным компонентом функционирования экосистем, который помогает связать отдельные среды обитания и экосистемы в более широкие сети «метасистем», часто повышая продуктивность и персональную способность пищевых сетей в локальных масштабах [36, 39, 50, 51].

Согласно современным экологическим представлениям, перенос органических веществ и биогенных элементов через границу вода/суша является важнейшим процессом взаимодействия между водными и наземными экосистемами в различных ландшафтах и биомах [48, 49]

В англоязычной литературе для порций вещества, поступающих в экосистему извне предложен и используется термин «субсидии». Причем в этом случае учитывается не только их количество, но и качество [14, 39].

В настоящее время вылет имаго амфибионтных насекомых из водоемов является одним из ключевых векторов переноса «субсидий» водной продукции в наземные экосистемы. Имаго появляются с высокой численностью и биомассой и несут питательные вещества и высококачественные липиды, произведенные в водной среде, которые обычно не встречаются в наземной среде [13]. Большая часть биомассы имаго амфибионтных насекомых (до 80-90%) переносится в наземные пищевые цепи за счёт вылета [30].

В наземных экосистемах большая часть вылетающих имаго амфибионтных насекомых, включая хирономид, включается в состав трофических цепей, нередко определяя периоды миграции и размножения наземных животных, а также пространственную структуру их популяций [23, 34, 41, 43]. Ряд видов беспозвоночных и позвоночных животных в период интенсивного вылета переходят на питание амфибионтными насекомыми, потребляя до 90% вылетевших имаго [24, 32]. Наряду с потоком общего органического углерода имаго вылетающих насекомых выносят на сушу специфические биохимические вещества, а именно длинноцепочечные

полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) омега-3, которые синтезируются преимущественно водными продуцентами [22]. Эти вещества содержатся в основном в водной биологической продукции, включая биомассу амфибионтных насекомых, и, вместе с тем, являются незаменимыми компонентами диеты многих наземных всеядных животных. ПНЖК служат предшественниками нескольких серий липидных медиаторов и регулируют деятельность ряда организменных систем, включая развитие мозга и нервной ткани, а также функционирование сердечно-сосудистой системы. Их источники в наземных трофических цепях практически отсутствуют, поэтому ПНЖК должны поступать к всеядным консументам суши с пищей водного происхождения [2].

По данным R. A. MacKenzie (2004) хирономиды стали доступным источником питания для разнообразных организмов, которые используют солончаки в качестве местообитания на разных этапах своего жизненного цикла. В качестве хищников, влияющих на смертность наземных стадий комаров-звонцов и других амфибионтных насекомых, могут выступать наземные беспозвоночные – пауки, жуужелицы и другие насекомые [26, 41]. A. Paetzold и K. Tockner (2005) изучали влияние членистоногих на вылетающих амфибионтных насекомых. Было отмечено, что обитающие в прибрежной зоне членистоногие потребляют 45% биомассы насекомых, вылетающих на наземных участках весной, и 45% биомассы вылетающих на водных участках в летний период. При этом принадлежность хищников к определенным таксонам может повлиять на состав сообщества вылетевших амфибионтных насекомых. Так, было отмечено существенное снижение численности хирономид в период повышенной численности жуужелиц в прибрежной зоне. В то же время преобладание среди беспозвоночных хищников пауков вызывает сокращение числа вылетающих ручейников. Характер $\delta^{13}\text{C}$ пауков показывает, что на них сильно влияет доступность хирономид и они могут напрямую их [44, 47]. Представители отр. *Opiliones* демонстрируют большие изменения в значениях

изотопов углерода по мере того, как хирономиды становятся более распространенными [27].

Однако эффект хищничества беспозвоночных животных незначителен по сравнению с влиянием позвоночных хищников – например, насекомоядных птиц и летучих мышей [24, 25]

Меньшая часть вещества вылетающих имаго включается в пищевые цепи наземных экосистем в результате смертности [18, 30, 32]. Например, представители *Collembola* действуют как детритофаги и вместе с микробами разлагают мертвых хирономид. Другие компоненты наземной пищевой сети (например, травоядные) также могут косвенно получать «субсидии» через изменения качества растений (увеличение азота или фосфора) [23].

Определенная часть вещества вылетевших имаго возвращается в водоём в результате откладки яиц взрослыми самками; по оценкам разных авторов такая доля вещества сравнительно невелика и в среднем составляет 2% [24, 32].

1.2. Факторы распределения имаго хирономид по берегам водоемов.

Процессы распространения и расселения имаго в наземной среде обитания определяют дистанцию рассеяния химических элементов и органического вещества, источником которых служит водоём. Для двукрылых насекомых хорошо известно, что имаго представителей многих таксонов способны улетать на значительное расстояние от мест вылета из водоёма, в то время как другие ограничиваются локальным распространением. При этом, разные виды насекомых с одной и той же морфологией крыла и размерами тела могут использовать как активный полет, так и пассивное распространение при помощи ветра [4].

I. Petersen с соавторами (1999) изучали распространение имаго ручейников и веснянок, большинство которых не удаляются от места вылета. После вылета, имаго веснянок могут удаляться от водоёма для спаривания, кормления и отдыха, а затем самки снова возвращаются к водоёму для откладки

яиц. По-видимому, для распределения насекомых после вылета имеют значение не только абиотические факторы (дрейф по ветру, привлечение светом), но и биологические факторы (избегание хищников, конкуренция за пищу, наличие мест, подходящих для спаривания, отдыха и откладки яиц) [46].

Степень рассеивания имаго в наземной среде напрямую зависит от открытости ландшафта. Так наличие плотной прибрежной растительности приводит к концентрации имаго вблизи русла водотока [46]. Однако ограничивающее влияние высокой растительности на рассеяние имаго в наземной среде скорее вызвано ее влиянием на поведение насекомых (насекомые используют растения как места, над которыми они роятся, а также непосредственно как места для отдыха) [17], чем ролью высокой растительности как физически непроницаемого барьера [20].

Известно, что среднее расстояние разлёта имаго хирономид от мест выплода для 50% особей популяции составляет 13.3 м, однако есть данные о максимальном расстоянии, составляющем 17 км [40].

Распределение численности имаго на суше обычно описывается экспоненциально убывающей кривой [31]. Таким образом, обычно за пределами 50 м от водоемов концентрируется лишь небольшое количество особей водных насекомых [46, 47]. Но, например, в Исландии, хотя численность хирономид и сокращается по мере удаления от берега, они все еще присутствуют в значительных количествах на расстоянии до 150 м. Это может быть связано с различиями в расселении организмов, присущими водоемам [23].

С. Gratton с соавторами (2008) изучали распределение хирономид по прибрежной территории оз. Миватн на севере Исландии, а также на близлежащих озерах. Оз. Миватн - мелководное эвтрофное озеро со средней глубиной около 2,5 м, площадью 38 км² [33], высокопродуктивное [42]. Всего встречается 41 вид хирономид [21], из которых *Tanytarsus gracilentus* (Holmgren) и *Chironomus islandicus* (Kieffer) составляют 91% биомассы

зообентоса [37].

Биомасса хирономид усредненная по всем станциям отбора проб составляла от 0 до 89,5 г сух. массы / м² · сут. На оз. Миватн средняя биомасса хирономид составляла 18,91 ± 4,28 г сух. массы / м² · сут, в то время как на оз. Хеллувадстйорн (расположенном всего в 5 км) - 0,026 ± 0,0095 г сух. м / м² · сут, за тот же период. После учета существенных различий между озерами, биомасса хирономид вблизи берега озера была в среднем более чем в 2,5 раза выше, чем вдали от берега (Рисунок 1). Такой характер распределения биомассы был наиболее ярко выражен на оз. Миватн, где биомасса на расстояниях 5 и 50 м от берега составляла в среднем 23,85 г сух. массы / м² · сут, а на 150 м - 6,58 г сух. массы / м² · сут [18].

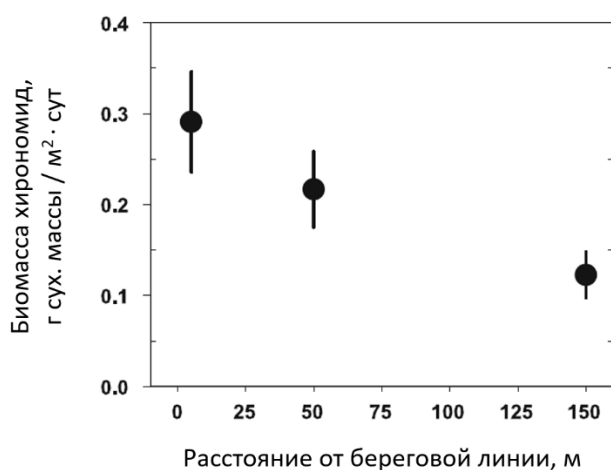


Рисунок 1 - Биомасса хирономид на различных удаленностях от берега. Значения представляют собой обратно преобразованные средние значения методом наименьших квадратов (\pm SEM) из анализа ANOVA с поправкой на различия между озерами

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Район исследования

Изучение влияния выноса органики водного происхождения за счет вылета имаго хирономид на наземные экосистемы проведено на 3 модельных солонowodных степных водоемах Ширинского района (оз. Ши́ра, Шунет, Учум) (Рисунок 2). Материалы предоставлены научным руководителем Борисовой Е.В.

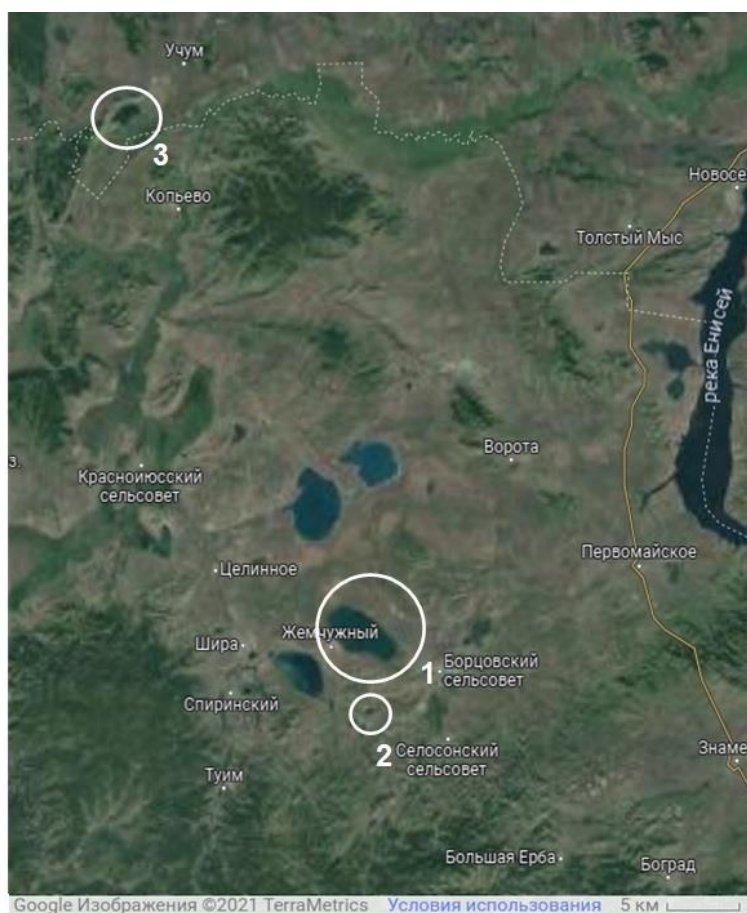


Рисунок 2 - Расположение модельных водоёмов на физической карте региона:
1 - оз. Ши́ра, 2 - оз. Шунет, 3 - оз. Учум.

Республика Хакасия расположена в юго-западной части Восточной Сибири. Горы занимают большую часть территории, они представлены восточными склонами Кузнецкого Алатау и Абаканским хребтом. Равнины

образованы Минусинской котловиной. Большая часть рек представлена левобережными притоками Енисея. Климат Хакасии резко континентальный, что выражается в больших годовых и суточных колебаниях температур, малом количестве осадков, сильных ветрах, небольшой влажности воздуха. Леса преобладают на юге и западе республики, остальные части занимают степи и лесостепи.

Озеро Шира представляет собой бессточное озеро без островов, в которое впадает одна речка Сон. В силу малости протока вес влияния реки сосредоточено в приустьевой зоне, поэтому основным внешним фактором, определяющим течение в озере является ветровое воздействие. Озеро имеет овальную форму, длина – 9,4 км, ширина – 5 км, площадь водного зеркала – 34,7 км², средняя глубина – 11,2 м, максимальная глубина за последние несколько лет изменялась от 21 м до 24 м [5].

Озеро Шунет представляет собой бессточное озеро, на южном берегу в него впадает небольшой пресноводный ключ, площадь водного зеркала озера составляет 0,46 км², длина береговой линии – 2,9 км, глубина – 6,7 м. Максимальная глубина около 6 м. Минерализация достигает 66 г/л. [7].

Озеро Учум занимает площадь 4,63 км², максимальная глубина в центральной его части составляет около 6,5 м. Учум — горько-соленое, бессточное озеро. Оно расположено в Ужурском районе на юге Качинской степи, в 30 км южнее города Ужур, среди восточных отрогов Кузнецкого Алатау. Площадь его водной поверхности превышает 4 кв. км. Берега озера в основном песчано-щебенистые, а дно пологое [6, 12].

Прибрежные территории модельных водоемов имеют различные условия для разлета и концентрации имаго хирономид. Степные сообщества имеют своеобразную биоту, так как влагообеспеченность в степной зоне низка и острее стоит потребность в воде, что делает важнейшим источником влаги – растения. Травянистые сообщества в районе проведения исследования представлены: степью, низинными лугами и участками прогона скота. Для

степных участков характерны ковыльно-полынные и бобово-злаковые растительные ассоциации. Значительную часть сообщества составляют засухоустойчивые растения (Житняк гребенчатый, карагана древовидная, ковыли). Для низинных прибрежных участков характерны полынно-злаково-ирисовые растительные ассоциации с участием лугово-степных видов (различные виды полыни, мятлик луговой, герань луговая).

2.2. Методы исследования

В период с 2020 по 2022 год были проведены учеты дальности разлета хирономид на трех модельных водоемах (оз. Шира, Шунет, Учум). В исследованиях, проведенных ранее на модельном озере Шира, было выявлено, что периодами, соответствующими массовому вылету имаго хирономид являются вторая половина июня-начало июля [1]. Учеты проведены в два этапа: последняя декада июня и последняя декада июля. На оз. Учум вылет хирономид наблюдался в более ранние сроки, поэтому здесь первый учет проводили в первой декаде июня. Для учетов использовали два типа ловушек, позволяющие оценить роящихся на уровне травянистой растительности имаго (вертикальные ловушки) и падающих особей, чьи тела остаются на данной территории (горизонтальные ловушки).

Проведение учета хирономид в горизонтальных ловушках

В 2020-2022 году на модельных территориях побережий водоемов (оз. Шира, Учум, Шунет) по удаленности береговой линии на 8 точках градиента были установлены ловушки для вылетающих имаго, а именно на расстоянии в 5,10,15, 20, 25, 50, 100, 200 м в трехкратной повторности.

На оз. Учум наблюдалось более равномерное распределение имаго при вылете по прилегающей территории, поэтому здесь ловушки установили на 10 точках трансекты, на расстоянии 25, 50, 75, 100, 125, 150, 175, 200, 225 и 250 м от уреза воды соответственно.

В качестве наземные ловушек были использованы пластиковые поддоны (22X41X10 см) наполненные водой с добавлением ПАВ. Время экспозиции ловушек - 3 суток. После содержимое поддонов фильтровали, фиксировали формалином и изучалось под бинокулярным микроскопом МБС-10.

Проведение учета хирономид в вертикальных ловушках

Учеты 2020 и 2021 годов были проведены на тех же модельных участках в те же периоды, соответствующие массовому вылету имаго хирономид. В 2022 году данный метод проведения учета не использовался.

В каждой точке градиента установили шести высотой в 0,25, 0,5 и 1м, на которых были зафиксированы липкие ловушки, представляющие собой одноразовые чашки Петри (диаметр 8,5 см), изнутри покрытые слоем клея для насекомых, ориентированные в направлении: к берегу водоема, от берега водоема и в сторону от водоема.

Следовательно, в одной точке учета имелась три повторности ловушек, ориентированных во все стороны относительно направления разлета имаго хирономид, то есть 9 штук в одной точке. Время экспозиции ловушек - 3 суток. После снятия ловушек, все содержимое чашек Петри подсушивалось и изучалось под бинокулярным микроскопом МБС-10.

Таким образом, были получены материалы в вертикальных ловушках: в объеме 864 проб: за 2 года, в 2 сезона, на 3 озерах, в 8 точках градиента, в 3 разно ориентированных направлениях, в 3 повторностях; и в горизонтальных: в объеме 341 проб: за 3 года, в 2 сезона, на 3 озерах, в 8 -10 точках градиента, в 3 повторностях.

Камеральная обработка проб проводилась в лабораторных условиях. Она включала в себя идентификацию и учёт насекомых. В каждой пробе учитывалось количество всех видов хирономид. Для идентификации видов использовались визуальные морфологические признаки (окраска, размер, характерная форма генитального аппарата самцов). В те же сроки проводились качественные сборы имаго роящихся хирономид сачком. Пойманных имаго

сортировали и взвешивали на электронных весах с точностью до 0,0001 г. Далее хирономид фиксировали в 70% спирте для определения видов. Таксономическую принадлежность комаров-звонцов устанавливали по препаратам гениталий самцов [9, 15, 34].

В итоговых пробах суммировали всех особей хирономид одного вида (экз), пойманных в ловушки на каждой точке градиента. Затем рассчитывали среднесуточные величины численности особей (экз / сут). Для этого количество особей в ловушках делили на количество дней экспозиции ловушек, то есть, на 3 дня. Пересчет площади ловушек на метр квадратный (экз / м² · сут) осуществлялся делением количества особей в ловушках на площадь ловушек. Для расчета доли особей (%), сконцентрированных на точке трансекты, общую численность на точке делили на сумму особей на всей трансекте. Для расчета величин биомассы (г / м² · сут) использовали ранее полученные средние значения сырого веса особей отдельных видов. В итоговых расчетах для каждого озера использовали величины среднесуточной численности и биомассы особей, усредненные по разным датам наблюдений.

Достоверность влияния удаленности от воды на численность и биомассу хирономид оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA. В качестве фактора использовали численность и биомассу хирономид, а также удалённость от берега. В качестве данных использовались показатели разнообразия представителей хирономидокомплекса отдельных площадок, которые были рассчитаны для каждой повторности.

Расчеты, обработка данных и построение графиков осуществлялись в программах PAST 4.03. и Microsoft Excel 2010.

Министерство науки и высшего образования РФ
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

институт

Кафедра водных и наземных экосистем

кафедра

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой


_____ / _____
подпись инициалы, фамилия

« _____ » _____ 20 ____ Г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА


06.03.01.10 Биоэкология

код и наименование специальности

Биотопическое распределение хирономид (Diptera, Chironomidae) при вылете
имаго на прибрежной территории соленых озер степной зоны

тема


Руководитель

 8.06.23 доцент, к.б.н.
подпись, дата должность, ученая степень

Борисова Е.В.

инициалы, фамилия

Выпускник

 8.06.23
подпись, дата

Евдокимова А.А.

инициалы, фамилия

Красноярск 2023