

**ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПРОДУКЦИЮ ЛИЧИНОК
ХИРОНОМИД В РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕРАХ ЗАБАЙКАЛЬЯ**

О.К. Клишко

*Читинский институт природных ресурсов СО РАН, ул. Бутина, 26,
Чита, 672090, Россия. E-mail: root@cinr.chita.su*

Хирономиды в различных озерах Забайкалья являются доминирующей группой зообентоса и кормовых ресурсов рыб. Величина их продукции в озерах олиго-, мезо- и поли типа лимитируется условиями среды этих озер. Приводится анализ связей абиотических и биотических факторов водной среды с величиной продукции сообществ хирономид.

**INFLUENCE OF ENVIRONMENT FACTORS
ON THE OF CHIRONOMIDS LARVA PRODUCTION IN DIFFERENT
ECOLOGICAL TYPES OF TRANSBAICALREGION LAKES**

O.K. Klishko

*Chita Institut of Natural Resources, Russian Academy of Sciences Siberian Branch, Str. Butina, 26,
Chita, 672090, Russia. E-mail: root@cinr.chita.su*

Chironomids is a dominant group of zoobenthos and fish feedresources in different Transbaical-region lakes. The quantity of their production in oligo-, meso- and polytype lakes is limited by conditions of environment of this lakes. The analysis of relation between abiotic and biotic factors of water environment with production of chironomids coenosis is adduced.

С усилением хозяйственной деятельности человека значительно увеличилось антропогенное воздействие на природные водоемы с изменением качества их вод и снижением биологической продуктивности. В настоящее время особую актуальность приобретает круг вопросов, связанных с влиянием факторов среды на функционирование биоты, оценкой и прогнозированием биологической продуктивности водоемов, рационального использования их ресурсов.

В разнотипных озерах Забайкалья, расположенных на территории трех природных зон, хирономиды являются наиболее разнообразной и доминирующей группой зообентоса, составляя в среднем 50% видового разнообразия, 56% численности, 42% биомассы и до 80% продукции сообществ донных беспозвоночных.

Выявлено, что основными факторами водной среды, лимитирующими разнообразие и количественное развитие хирономид, являются температура, общая минерализация, концентрация и соотношение основных ионов Са, Mg, Na, К, перманганатная окисляемость, первичная продукция (Клишко, 2001).

Природные воды как основные носители элементов в ландшафте на протяжении многих геологических эпох формировали определенные хемотипы с различной химической спецификой среды. Установлено, что аридные и гумидные ландшафтные зоны ответственны разным группам хемотипов кислотного и щелочного, окислительного и восстановительного выщелачивания (Перельман, 1966). Участвующие в этих процессах

грунтовые и поверхностные воды, формирующие озерные водоемы, являются средой протекания химических реакций и носителем химических элементов. По характеру физико-химических характеристик разнотипные озера на территории Забайкалья выделяются в три экологических группы, соответствующие олиго-, мезо- и политипу, с инверсией по ионному коэффициенту – соотношения основных ионов $(Na+K)/(Ca+Mg)$ в олиго- и мезотипе (Клишко, 2001). Характерным является нарастание величин температуры, рН, общей минерализации, рН и концентрации отдельных ионов в направлении от горнотаежной зоны (олиготип) к степной (политип). В этом же направлении разнообразие зообентоса и в том числе хирономид снижается. Наибольшие величины численности, биомассы и продукции хирономид, как и общего зообентоса, характерны для озер мезотипа, которые уменьшаются в обоих направлениях – к олиготипу и политипу.

Особенности функционирования хирономид в озерах разных экотипов связаны с условиями среды этих озер. Формирование видовых комплексов хирономид в пределах ландшафтно-климатических зон и речных бассейнов осуществлялось в соответствии с их типом обмена веществ. Различия в уровнях и специфике ионообменных процессов у разных видов хирономид связаны с особенностями физиологических и биохимических механизмов активного ионного транспорта в водной среде, с определенной концентрацией и соотношением ионов, рН и температурой. Интенсивность биологических процессов у хирономид разных видов также связана со спецификой условий среды определенных экотипов.

Целью данной работы было выявление влияния факторов среды на уровень продуцирования хирономид. Как прикладной аспект – определение озер с оптимальными условиями природной среды, обуславливающими высокую биологическую продуктивность с целью использования их для рыбохозяйственного освоения. Многолетние комплексные исследования хирономид в составе зообентоса позволили выявить ряд закономерностей и особенностей их функционирования. Основное внимание уделялось скорости роста личинок и продуцированию как наиболее показательным при оценке биопроductивности озер.

Материал и методика

Для анализа влияния факторов среды на продукцию сообществ хирономид использованы материалы многолетних (1983-2002 гг.) комплексных гидробиологических исследований ЧИПР СО РАН, а также литературные данные (Томилов, 1954; Шаповалова, 1981; Биопроductивность..., 1987; Клишко, Балущкина, 1991). Исследованием охвачены 29 разнотипных озер Забайкалья, расположенных на уникальной территории трех климатических зон. Сбор и обработка материалов проводилась по общепринятым методикам. Ростовые характеристики массовых видов природных популяций хирономид получены на основании анализа сезонной динамики численности и биомассы размерно-возрастного состава в наиболее типичных озерах для каждой из трех природных зон. Кривые роста нескольких эврибионтных видов были получены экспериментально *in situ* (экспресс-метод) путем наблюдения за ростом отсаженных в садки разновозрастных личинок, а также лабораторным методом в аквариумах при выращивании из кладок личинок одной когорты. Экспериментальные исследования проводились с дополнительной целью оценки влияния переменных температур на параметры роста личинок хирономид, поскольку в озерах аридной зоны амплитуда суточных колебаний температуры воды достигает 16°C. Расчеты параметров уравнений по ростовым характеристикам личинок хирономид, а также зависимости скорости роста и продукции от параметров среды проводились с помощью статистических программ для РС.

Результаты

Водная среда обитания, представляющая собой сложный и взаимосвязанный комплекс физико-химических и биологических характеристик, в значительной степени обуславливает скорость протекания всех жизненных процессов водных животных. Продукция личинок хирономид является результатом всех жизненных процессов: структурной организации, дыхания, обмена веществ, роста и развития.

В исследованных озерах Забайкалья, значительно отличающихся по условиям среды, где диапазоны значений основных лимитирующих факторов различаются на 1-2 порядка, эти процессы протекают с разной интенсивностью.

Уровень роста (N) разных видов хирономид, рассчитанный по уравнениям абсолютной скорости роста $dW/dt = NW^K$, достоверно различается в озерах разных экотипов, изменяясь от 0,0113 до 0,1991, K от 0,433 до 0,900. Для сравнения их уровня роста в условиях озер разных экотипов во всех полученных уравнениях показатель степени K привели к одному (среднему) значению 0,596. Это позволило заметить, что уровень роста личинок увеличивается пропорционально увеличению температуры воды в условиях оптимального соотношения ионов-антагонистов, близкого к 1, т.е. в олиго-мезотипе, но также снижается в политипе с показателями более высоких температур и экстремальных значений соотношения ионов Na , K , Ca , Mg (рис. 1). Вероятно, в условиях политипа личинкам хирономид требуются большие затраты энергии на обменные процессы, рост и развитие, а в конечном итоге на продуцирование.

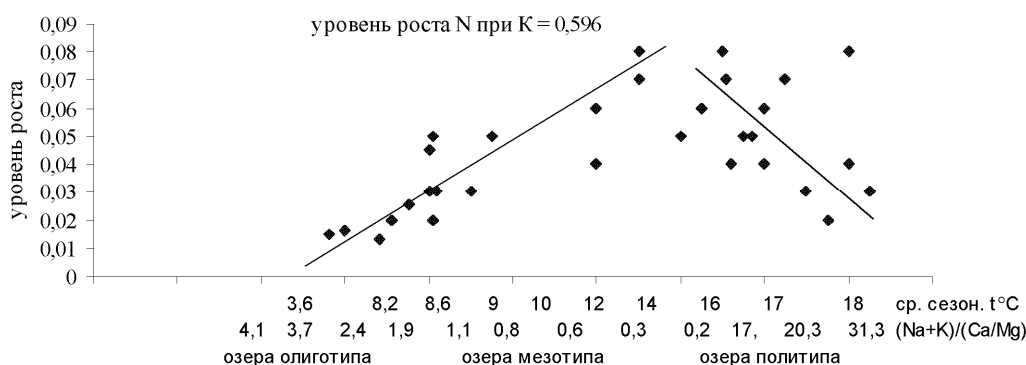


Рис. 1. Зависимость уровня роста личинок хирономид от температуры и соотношения основных ионов в условиях разнотипных озер

С помощью корреляционного анализа, показавшего наиболее тесную связь продукции сообществ хирономид с факторами водной среды в озерах разных экотипов, были выбраны наиболее значимые по сопряженности.

Морфометрические характеристики озер с продукцией хирономид имеют относительно слабую связь. Например, коэффициент открытости (K_o) – отношение площади озера к его глубине (S/h) как фактор можно рассматривать лишь в группах однотипных озер. Выраженный и разнонаправленный характер зависимости продукции сообщества хирономид от K_o проявляется в глубоких (65-144 м) и мелких (1,5-10 м) озерах горно-таежной зоны, менее выражена связь этих параметров в озерах лесостепной зоны (рис. 2). В солончатых озерах степной зоны продукция хирономид слабо возрастает по мере увеличения K_o и резко снижается в самых крупных и мелководных эфемерных озерах. Вероятно, не сам фактор открытости озер оказывает влияние на величину продукции хирономид, а зависимый от него фактор температуры, т.е. прогрева придонных слоев воды.

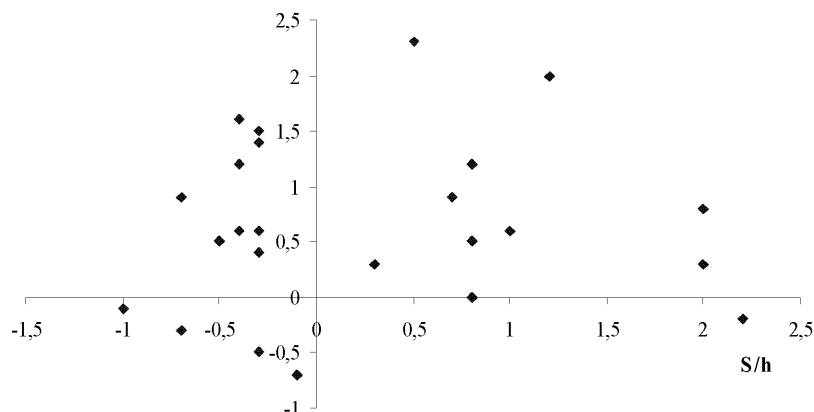


Рис. 2. Величина продукции хирономид в разнотипных озерах в зависимости от коэффициента открытости (S/h), по оси ординат – продукция хирономид ($г/м^2$ сезон), масштаб логарифмический

По мере увеличения температуры воды в придонных слоях озер от олиготипа к политипу величина продукции хирономид увеличивается (рис. 3). Рассчитанные параметры уравнений зависимости продукции хирономид от температуры воды и ряда других факторов среды приведены в таблице.

Зависимость продукции хирономид от некоторых факторов среды

Фактор среды	r	N	K	M_N	M_K	n
Ср. за сезон $t^{\circ}C$ воды	0,479	0,00091	3,420	$\pm 0,00037$	$\pm 0,3371$	29
$\Sigma_{эфф. t^{\circ}C}$, град-дни	0,741	0,00006	1,900	$\pm 0,00016$	$\pm 0,3712$	23
$\Sigma_{ионов}$, мг/л	0,689	0,00041	2,051	$\pm 0,0007$	$\pm 0,3659$	16
Na+K в диапазоне 1-90 мг/л	0,669	0,1945	1,449	$\pm 0,2071$	$\pm 0,4122$	16
1250-46620 мг/л	- 0,553	194,1	- 0,551	$\pm 0,2611$	$\pm 0,2391$	14
Ca, в диапазоне 1,5-14,0 мг/л	0,903	0,0673	1,714	$\pm 0,0267$	$\pm 0,2874$	10
19,0-68,5 мг/л	0,918	0,0016	3,116	$\pm 0,0040$	$\pm 0,773$	6
5,0-86,0 мг/л	0,830	0,6622	0,611	$\pm 0,2939$	$\pm 0,1453$	14
Mg, в диапазоне 0,6-40,0 мг/л	0,843	0,1884	1,481	$\pm 0,069$	$\pm 0,221$	16
23,0-65,0 мг/л	- 0,650	436,5	- 1,227	$\pm 368,3$	$\pm 0,439$	11
ПОК, $мгO_2/л$	0,771	0,0009	4,234	$\pm 0,00054$	$\pm 0,0023$	23
Первичная продукция Σ_{AA} , $ккал/м^2$ сезон	0,864	0,0437	0,848	$\pm 0,0216$	$\pm 0,0170$	25

Известна видовая специфика зависимости развития разных видов хирономид от суммы эффективных температур ($\Sigma_{эфф. t^{\circ}}$), необходимой для завершения личиночной стадии. В различных озерах Забайкалья эта величина изменяется от 420 до 2600 град-дней. Одним видам, обитающим в озерах с низким запасом тепла (олиготип) $\Sigma_{эфф. t^{\circ}}$ за один сезон недостаточно для завершения жизненного цикла, и он длится больше года.

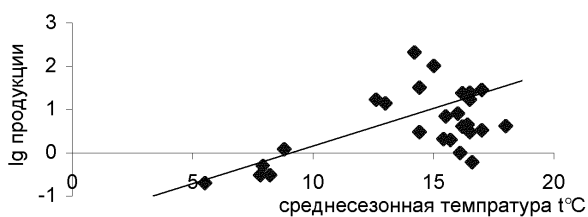


Рис. 3. Зависимость продукции хирономид от средней за сезон температуры воды у дна

Другие виды в озерах мезо- и политипа с большей величиной $\Sigma_{эфф. t^{\circ}}$ дают за вегетационный сезон 2-3 генерации. Зависимость продукции личинок хирономид от суммы эффективных температур имеет выраженную направленность при увеличении обеих переменных (рис. 4).

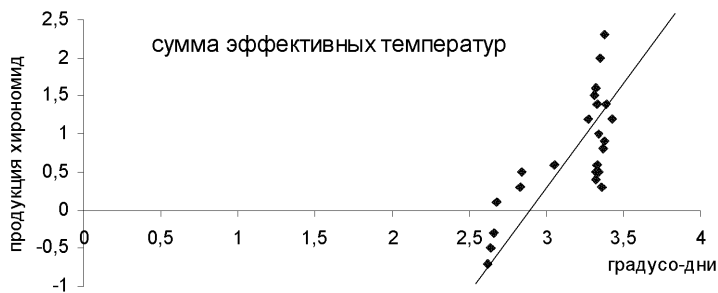


Рис. 4. Зависимость продукции хирономид (г/м^2 сезон) от суммы эффективных температур воды (градусо-дни); масштаб логарифмический

Как отмечалось выше, характер и интенсивность ионообменных процессов в значительной степени зависят от гидрохимических параметров озер. В ультрапресных озерах олиготипа и солоноватых озерах политипа продуцирование хирономид значительно различается и имеет определенную закономерность. Продукция их пропорционально возрастает с увеличением минерализации от ультрапресных горных озер олиготипа (36-103 мг/л) до среднеминерализованных лесостепных озер мезотипа (150-560 мг/л). В солоноватых, содовых озерах политипа с ростом их минерализации в диапазоне 3500-15000 мг/л эта зависимость имеет обратное направление, т.е. с увеличением $\Sigma_{\text{ионов}}$ продукция хирономид резко снижается (рис. 5).

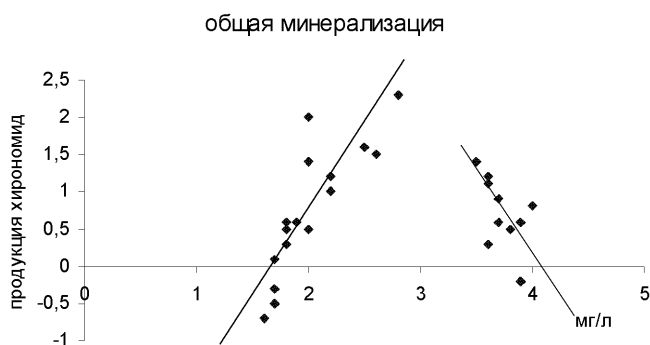


Рис. 5. Зависимость продукции хирономид (г/м^2 сезон) от $\Sigma_{\text{ионов}}$ (мг/л); масштаб логарифмический

Для хирономид с активным характером сохранения в своей внутренней среде определенную концентрацию минеральных веществ на уровне, значительно отличающемся от тех же показателей во внешней среде, важное значение имеют не только общая минерализация воды, но концентрация и соотношение ионов. Это связано с регулирующим действием основных катионов К, Na, Ca, Mg на проницаемость клеток организма и поддержанием водно-солевого баланса при значительных изменениях pH и концентраций солей в водной среде (Константинов, 1967). Анализ данных по влиянию основных ионов К, Na, Ca, Mg на величину продукции хирономид в озерах с большим различием концентрации этих ионов и их соотношений показывает тесную связь. На рис. 6-8 отражена общая направленность увеличения продукции хирономид при росте концентрации ионов Ca, Mg, Na, K до определенных пределов в олиготипе и мезотипе. При содержании в воде Ca в диапазоне 3-68, Mg 1-38 и Na+K 1-62 мг/л продукция хирономид растет. Увеличение концентрации этих ионов выше указанных величин, как правило, на 1-2 порядка в озерах политипа отражает картину обратной зависимости. Содержание в воде ионов Ca для разных видов хирономид, вероятно, имеет важное значение. В горных озерах олиготипа с концентрацией Ca 2-4 мг/л уровень продукции хирономид наиболее низкий – 0,2-0,5 г/м^2 за сезон. Повышение его концентрации в озерах того же олиготипа до 7-14 мг/л показывает значительно более высокий уровень продукции – до 24,4 г/м^2 за сезон (рис. 6). Оптимальными для продуцирования хирономид оказались величины концентрации ионов Ca в диапазоне 23-68 мг/л, характерных для озер мезотипа, где их продукция достигает

17-208 г/м² за сезон. В солоноватых озерах политипа уровень продукции хирономид снижается при росте концентрации Са в пределах 5-86 мг/л, при этом со значительным преобладанием ионов Na+K – до 1236-3602 мг/л.

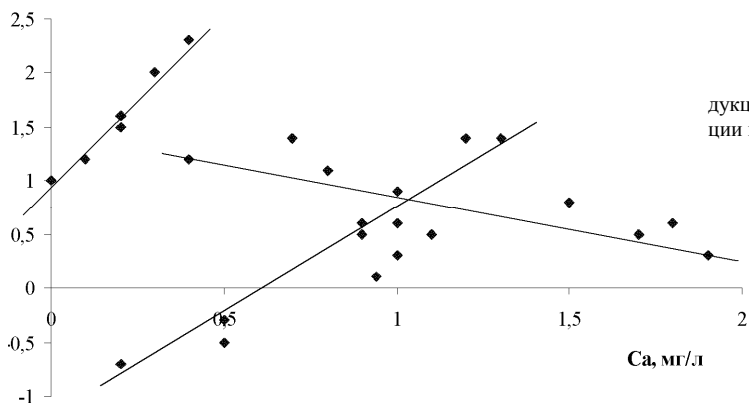


Рис. 6. Зависимость продукции хирономид от концентрации ионов Са

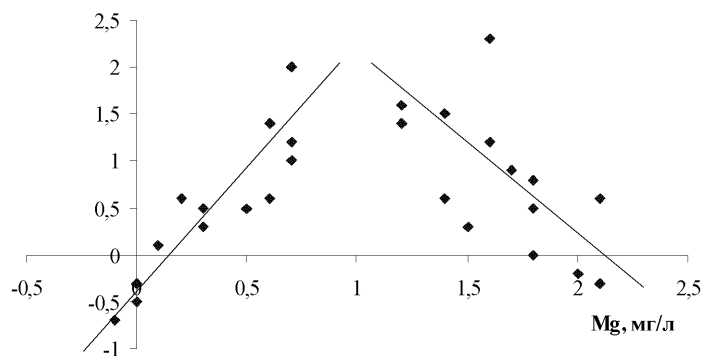


Рис. 7. Изменение продукции хирономид от концентрации ионов Mg

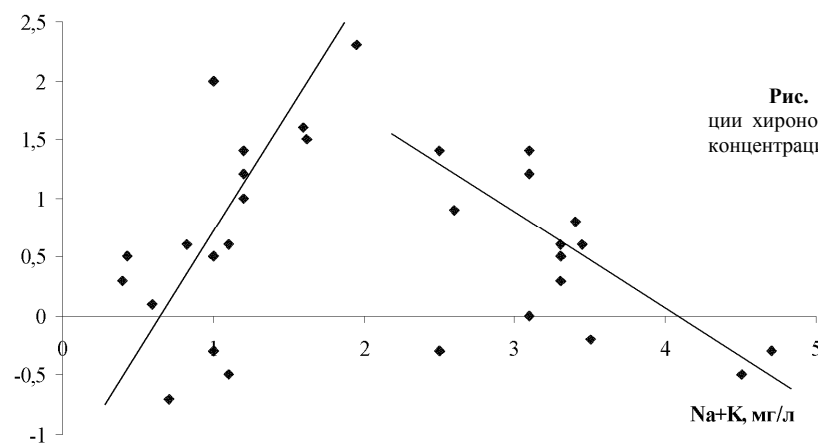


Рис. 8. Изменение продукции хирономид в зависимости от концентрации ионов Na+K

В процессе жизни водоемов в них постоянно происходят образование, накопление и разрушение (деструкция) органических веществ за счет жизнедеятельности микроорганизмов, растений и животных. Деструкция и минерализация, т.е. разложение сложных органических соединений на простые, обеспечивает круговорот веществ в водоеме. Из гидрохимических факторов величина перманганатной окисляемости (ПОК) характеризует содержание в воде органических и минеральных веществ, требующих на окисление определенного количества растворенного в воде кислорода. Как показал анализ, продук-

ция хирономид имеет достоверную связь и с показателем ПОК. Во всех типах озер она имеет устойчивую тенденцию увеличения пропорционально росту величины ПОК (рис. 9).

Для успешного развития личинок хирономид наряду с благоприятной средой обитания необходимо и достаточное количество пищи. Большая часть хирономид в исследованных озерах относится к растительно- и детритоядным. Часть их является хищниками с вариациями аблигатного и факультативного хищничества или имеет смешанный тип питания. Не углубляясь в данное сообщение в трофическую структуру сообществ хирономид, отметим, что для сравнения величины продукции в озерах разной трофности по первичной продукции нами взята только продукция нехищных хирономид, для которых величина первичной продукции фитопланктона и макрофитов имеет непосредственное значение. На рис. 10 показана взаимосвязь продукции хирономид и первичной продукции (Σ_{AA}). Увеличение продукции хирономид находится в прямой зависимости от роста величины первичной продукции озер. Обеспеченность личинок хирономид пищей однозначно увеличивает их продукционный потенциал даже при прочих различных условиях.

В свою очередь для первичных продуцентов в водоемах разного типа основными лимитирующими факторами являются свет, содержание в воде CO_2 , биогенов, а скорость их продуцирования зависит от температуры. Таким образом, опосредованно для вторичных продуцентов, к которым относятся хирономиды, содержание в водной среде биогенов также является показателем уровня их продукции. В исследованных озерах величина продукции хирономид увеличивается с ростом показателя содержания в воде общего фосфора (P) и общего азота (N) в направлении от олиготрофных озер олиготипа к эвтрофным озерам политипа (рис. 11).

Из вышесказанного можно сделать вывод, что величина продукции хирономид зависит от многих взаимосвязанных факторов среды. Как недостаток, так и избыток важных для жизнедеятельности элементов в водной среде являются неблагоприятным для успешного функционирования. Оптимальными по всем факторам оказались условия среды озер мезотипа лесостепной зоны, толерантными – условия ледниково-моренных и термокарстовых озер олиготипа горнотаежной зоны. В солоноватых, эфемерных озерах политипа степной зоны условия для продуцирования многих видов хирономид характеризуются как экстремальные.

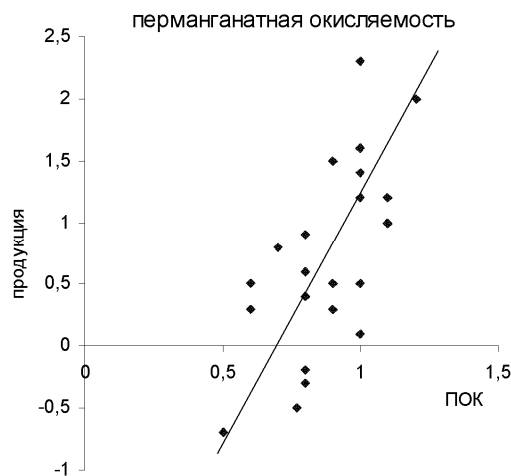


Рис. 9. Зависимость продукции хирономид ($г/м^2$ за сезон) от величины перманганатной окисляемости (мгО/л); масштаб логарифмический

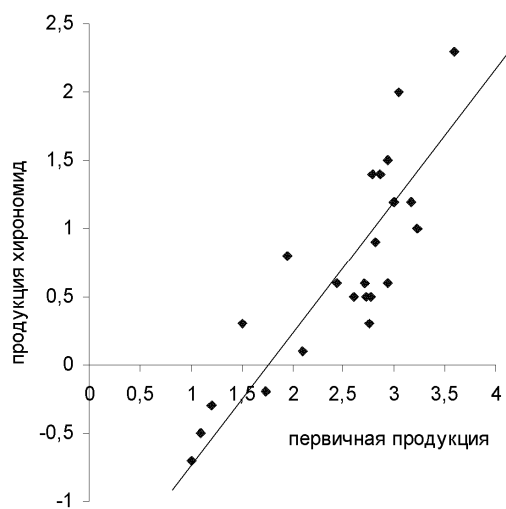


Рис. 10. Взаимосвязь продукции хирономид ($г/м^2$ за сезон) и первичной продукции озер (фитопланктон + макрофиты, $ккал/м^2$ за сезон); масштаб логарифмический

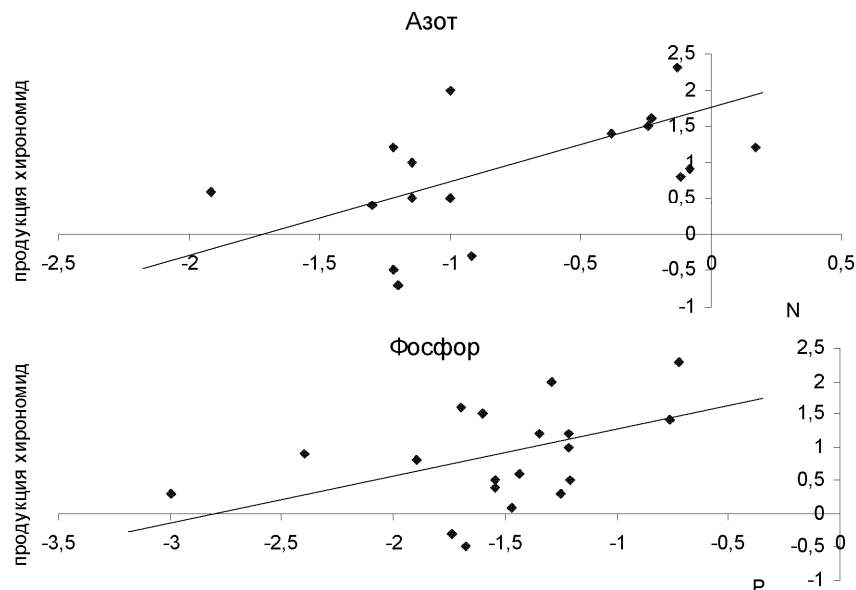


Рис. 11. Зависимость величины продукции (г/м^2 за сезон) от концентрации биогенов. По оси абсцисс – общий азот и фосфор, мг/л ; масштаб логарифмический

Перспективными в отношении рыбохозяйственного использования с наиболее высокой продукцией хирономид и других групп зообентоса в качестве кормовых ресурсов рыб являются озера мезотипа.

Литература

- Алимов А.Ф., Финогонова Н.П., Балушкина Е.В., Аракелова Е.С. Продуктивность зообентоса // Исследования взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности. Л.: Наука, 1986. С. 87–120.
- Биопродуктивность Баунтовских озер Бурятии // Сб. науч. тр. Л.: ЗИН АН СССР, 1987. Вып. 387. 160 с.
- Клишко О.К. Зообентос озер Забайкалья. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2001. 208 с.
- Клишко О.К., Балушкина Е.В. Зообентос // Содовые озера. Экология и продуктивность. Новосибирск: Наука, 1991. С.17–198.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М., 1967. 431 с.
- Перельман А.И. Геохимия ландшафта. М: Высшая школа, 1966. 200 с.
- Томилов А.А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Тр. ИГУ. Сер. биол. 1954. Т. 11. С. 1–86.
- Шаповалова И.М., Шишкин Б.А. Зообентос оз. Иван // Биологическая продуктивность Иваново-Арахлейских озер. Чита, 1979. С. 96–115.
- Шаповалова И.М. Макрозообентос оз. Арахлей // Биологическая продуктивность оз. Арахлей. Новосибирск: Наука, 1981. С. 122–138.