

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 08-04-98041 р_сибирь_а и интеграционного проекта СО РАН № 49 «Разнообразии, биогеографические связи и история формирования биот долгоживущих озер Азии».

Исследована сезонная динамика биомассы и численности личинок хирономид в прибрежной зоне западного борта южной котловины Байкала у м. Березовый. С использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) на фациях неокатаных обломков пород и рыхлых донных отложений (песок, истый песок, дресва) выявлены достоверные различия общей биомассы и численности хирономид во временном аспекте. Показано, что сезонные изменения обилия личинок хирономид на мелководье Байкала, как и в других водоемах, обусловлены биологическими особенностями доминирующих видов и их миграциями. Сезонные флуктуации личинок хирономид в прибрежной зоне Байкала оказывают влияние на размах колебаний количественных показателей общего бентоса.

Ключевые слова: личинки хирономид; сезонная динамика; Байкал; однофакторный дисперсионный анализ.

Личинки хирономид (Diptera, Chironomidae) являются неотъемлемой частью донных биоценозов водных экосистем и играют важную роль в их функционировании [1–6 и др.]. В водохранилищах, озерах с глубинами 100–300 м и менее, личинки хирономид, наряду с олигохетами, составляют основу биомассы и численности макрозообентоса. Доминируя среди гидробионтов, они определяют сезонные изменения его обилия [7, 8]. В оз. Выртсьярв, например, в течение одного года максимальные значения биомассы зообентоса могут превышать минимальные в 5–16 раз. Ярко выраженные сезонные флуктуации его количественных показателей связаны с колебаниями обилия хирономид [9]. В Байкале, одном из глубочайших (1637 м) пресноводных озер мира, личинки хирономид (Diptera, Chironomidae) – самая разнообразная по видовому составу группа амфиботических насекомых. В настоящее время в озере насчитывается 166 видов хирономид [10], тогда как ручейников – 53 [11], веснянок – 2 вида [12], а личинки мошек, поденок и стрекоз, как и клопов, жуков в открытом Байкале не живут, обитают только в прибрежно-соровой зоне [13]. Личинки хирономид в Байкале встречаются от уреза воды до глубин 328–1580 м [12], но распределены крайне неравномерно [14]. Наибольшее их количество сконцентрировано на каменистых грунтах на глубинах от 0 до 2,5 м (реже до 5 м). В районе рр. Утулик и Хара-Мурин (восточный борт южной котловины) в разных фитоценозах доля хирономид составляет от 20 до 56% биомассы и от 48 до 63% численности макробеспозвоночных [15].

Изменения обилия хирономид в донных биоценозах водоемов связаны с их переходом от преимагинальной стадии к имагинальной, т.е. с гетеротопным (воздушно-водным) образом жизни. Поэтому изучение флуктуаций количественных показателей хирономид в различных водных экосистемах вызывает несомненный интерес. Сведения о внутригодовых колебаниях биомассы личинок хирономид в Байкале крайне ограничены [16], а о численности приводятся впервые в данной работе.

Цель работы – исследовать сезонную динамику биомассы и численности личинок хирономид в прибрежной зоне западного борта южной котловины оз. Байкал.

Материал и методика

Материалом для анализа послужили количественные бентосные пробы (161), собранные в прибрежной зоне

западного борта южной котловины Байкала у мыса Березовый (рис. 1). Сезонную динамику биомассы и численности хирономид исследовали с августа 2000 г. по сентябрь 2001 г. на двух станциях (глубина 3 м). Во избежание пятнистости распределения (т.е. влияния неоднородности среды на разброс количественных показателей хирономид) на каждой станции в разные месяцы аквалангисты отбирали (в 4–12-кратной повторности) пробы с относительно сходным по составу грунтом. На станции 1 (N 51°50.693'; E 104°54.175') было собрано 112 проб с фации неокатаных обломков пород из учетной рамки площадью 0,1 м². Камни поднимали со дна в водолазных мешках и перекладывали в таз, животных с их поверхности тщательно счищали щеткой. На станции 2 (N 51°50.875'; E 104°54.244') из этой же рамки водолажным совком было отобрано 49 проб с фации рыхлых донных отложений (песок, истый песок, дресва). Грунт, поднятый со дна, помещали в таз и путем его взмучивания (до появления прозрачной воды) отделяли беспозвоночных животных. Все пробы промывали через сачок из мелкоячеистого материала № 35, материал фиксировали 4% формалином. В лабораторных условиях пробы обрабатывали по общепринятой в гидробиологии методике [17].

Исследование пространственно-временной структурированности фаунистических комплексов хирономид проводили путем кластеризации осредненных данных по численности (экз./м²), где в качестве меры сходства использовали индекс Morisita [18]. Сходство фауны хирономид разных фаций оценивали по коэффициенту Серенсена [19].

При анализе различий общей биомассы и численности хирономид на исследуемых станциях выборки предварительно проверяли на нормальность распределения по критерию Шапиро и Уилка (Shapiro–Wilk). Поскольку количественные показатели большинства гидробионтов подчинены логнормальному распределению, то проверку проводили как по абсолютным, так и по логарифмированным $\ln(X+1)$ значениям биомассы и численности хирономид. Для оценки влияния сезонности, выраженной месяцем отбора проб, а также состава грунта на колебания общего обилия хирономид, использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA).

Результаты

В течение года у м. Березовый зарегистрированы 10 видов личинок хирономид из двух подсемейств Orthoclaadiinae

(4) и Chironominae (6). По характеру пространственного распределения все они делятся на две группы (рис. 2). В кластер «А» входят виды *Sergentia baicalensis* Tshern., *Sergentia flavodentata* Tshern., *Sergentia* sp., отмеченные только на фации рыхлых донных отложений. Кластер «В» образуют обитатели каменистых грунтов *Cricotopus* gr. *sylvestris*, а также виды, распространенные как на неокатанных обломках пород, так

и на рыхлых донных отложениях. Среди них к часто встречающимся видам относятся *Orthocladius* gr. *nitidoscutellatus*, *Orthocladius* sp., *Paratanytarsus baicalensis* (Tshern.) (табл. 1). На протяжении всего периода наблюдений сходство фаунистических комплексов хирономид на исследованных фациях высоко. Коэффициент Серенсена в разные месяцы составляет от 67 до 91%.

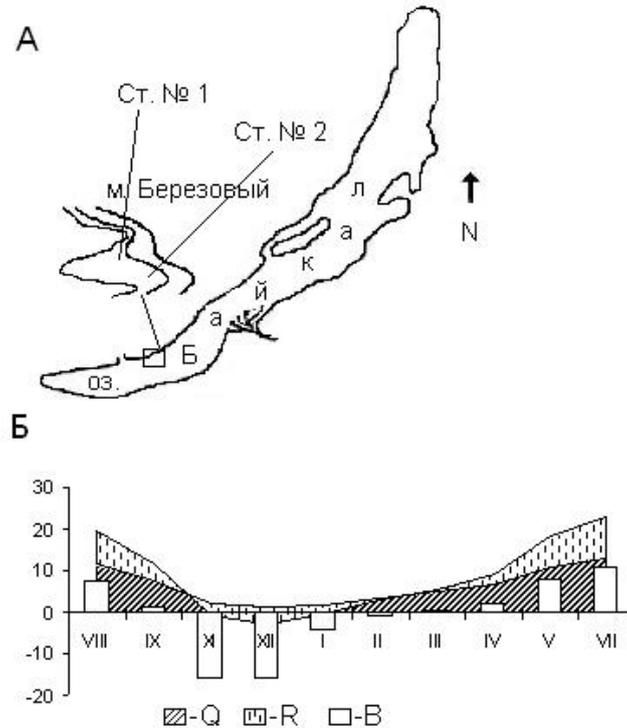


Рис. 1. Карта-схема отбора проб в прибрежной зоне западного борта южной котловины у м. Березовый (2000–2001 гг.) и тепловой режим оз. Байкал: А – расположение станций отбора проб на карте-схеме оз. Байкал; Б по оси ординат – показатели элементов теплового баланса (ккал/см²): Q – поглощенная солнечная радиация; R – радиационный баланс; B – суммарный поток через поверхность (по Шимараеву, 1977); по оси абсцисс – месяцы

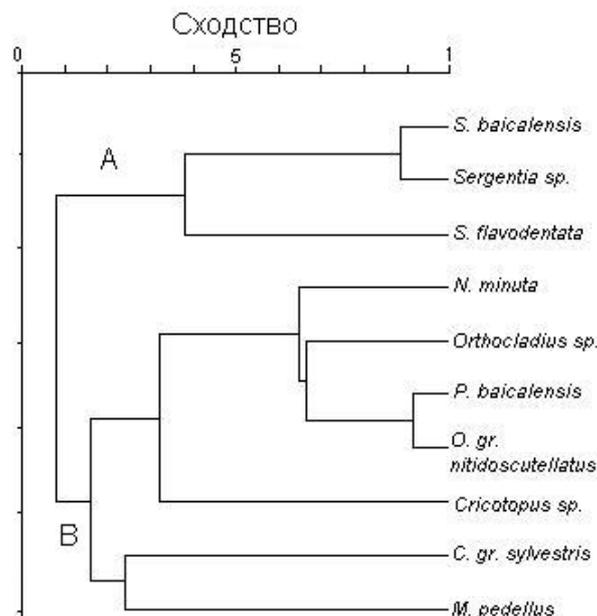


Рис. 2. Дендрограмма сходства пространственного распределения личинок хирономид у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.). По оси ординат – виды; по оси абсцисс – мера сходства по индексу Морисита; кластер А – виды часто встречающиеся на рыхлых донных отложениях и кластер В – обитатели преимущественно неокатанных обломков пород, изредка рыхлых отложений

Видовой состав и встречаемость (Р, %) личинок хирономид у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.)

Видовой состав	Станция*	Дата							
		2.11.00	28.02.01	26.03.01	10.04.01	03.07.01	31.07.01	28.08.01	25.09.01
Подсемейство Orthoclaadiinae									
<i>Cricotopus gr. tremulus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	20	0	0	0	0	0
<i>Cricotopus gr. sylvestris</i>	1	0	0	0	0	0	10	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orthocladus sp.</i>	1	20	100	100	90	90	90	89	40
	2	70	60	40	100	20	50	0	60
<i>Orthocladus nitidoscutellatus</i> Lundstr.	1	100	100	100	100	100	100	100	100
	2	70	100	40	80	100	25	0	20
Подсемейство Chironominae									
<i>Microtendipes gr. pedellus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	40	0	0	0	20	0	0	0
<i>Neozavrelia minuta</i> (Linev.)	1	0	0	78	20	20	60	11	20
	2	40	20	0	40	40	0	0	0
<i>Paratanytarsus baicalensis</i> (Tshern.)	1	60	100	100	100	100	50	89	100
	2	80	100	80	100	100	100	0	80
<i>Sergentia baicalensis</i> Tshern.	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	90	0	100	40	0	0	100	80
<i>Sergentia flavodentata</i> Tshern.	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	20
<i>Sergentia sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	20	20
Число проб	1	10	6	9	10	10	10	9	5
	2	10	5	5	5	5	4	5	5

* Фации: неокатанных обломков пород на станции 1 и рыхлых донных отложений на станции 2.

Колебания общего обилия хирономид на дне озера в течение года зависят от преобладания личинок доминирующих видов. Коэффициент линейной корреляции ($p < 0,05$) количественных показателей доминирующих видов с общим обилием таксоценоза хирономид положителен и составляет от +0,5 до +0,9, а с второстепенными видами – не более +0,3 или отрицателен.

При статистической обработке количественных показателей личинок хирономид установили, что логарифмические их преобразования приблизили исходные данные к закону нормального распределения (рис. 4, табл. 2). Выявлены достоверные различия общей биомассы и численности хирономид во временном аспекте (табл. 3, 4).

На фации неокатанных обломков пород биомасса хирономид значимо ($p < 0,05$) высока в феврале, марте и достигает максимума (560 мг/м^2) в мае 2001 г., а минимальна ($1,8 \text{ мг/м}^2$) – в ноябре 2000 г. Причем снижаться их биомасса начинает уже в августе-сентябре (см. рис. 3). Пик максимальной ($p < 0,05$) численности (2300 экз./м^2) личинок хирономид приходится на март 2001 г., а минимальной (80 экз./м^2) – на ноябрь 2000 г. (см. рис. 3). Понижение общего обилия (биомассы и численности) хирономид на фации неокатанных обломков пород отмечается в апреле, на фоне максимумов в марте и мае, носит случайный характер ($p > 0,05$).

На фации рыхлых донных отложений количественные показатели хирономид на м^2 дна в целом ниже, чем на фации неокатанных обломков пород. Биомасса хирономид на этой фации ($p < 0,05$) высока (220 мг/м^2) в августе 2001 г. и низка ($2,8 \text{ мг/м}^2$) в апреле (см. рис. 3). Пик максимальной численности (490 экз./м^2) хирономид здесь приходится на февраль, а минимальной (70 экз./м^2) – на март 2001 г. (см. рис. 3).

Ритмика сезонных колебаний биомассы и численности личинок на разных фациях исследуемого района не совпадает (см. рис. 3).

Дисперсионный однофакторный анализ по выборкам за одни и те же месяцы показал, что состав грунта (как фактор) не оказывает влияния на биомассу хирономид (F -критерий = 2,5; уровень значимости $p = 0,1195$; число степеней свободы $df = 93$), но влияет на их общую численность (F -критерий = 6,9; $p = 0,0099$; $df = 110$). То есть численность хирономид на фациях неокатанных обломков пород и рыхлых донных отложений достоверно различается.

Независимо от фациальной неоднородности дна, сезонность (как фактор) играет важную роль не только в динамике показателей биомассы, но и численности хирономид (см. табл. 3, 4).

Обсуждение

Фауна хирономид Байкала хотя и богата в видовом отношении, но локальное разнообразие ее у м. Березовый оказалось невысоко. Обусловлено это, с одной стороны, сходными условиями среды на трехметровой изобате (однородностью состава донных отложений исследованных фаций, волнением, термическим и газовым режимом вод, освещенностью и т.д.), а с другой – отсутствием здесь водотоков, впадающих в Байкал. Ранее [20] было показано, что притоки Байкала способствуют проникновению реофильной фауны хирономид, обогащению видового состава и увеличению β -разнообразия в прибрежной зоне озера. Так, у восточного борта южной котловины в районе рр. Утулик и Хара-Мурын, протяженностью 25 км при наличии многочисленных притоков, число видов хирономид колеблется от 45 до 72.

На отдельных его участках вблизи устьев пр. Б. Осиновка или Утулик, на камнях или же заиленных и чистых песках число видов варьирует от 21 до 29 [16, 21]. Причем личинки *P. baicalensis*, *M. pedellus*,

N. minuta, *O. gr. nitidoscutellatus*, *Cricotopus* sp., *C. gr. sylvestris* рода *Sergentia*, встречающиеся у м. Березовый, широко распространены в районе пр. Утулик и Хара-Мурин.

Таблица 2

Показатели критерия Шапиро–Уилка распределения абсолютных и логарифмированных значений биомассы (В, мг/м²) и численности (N экз./м²) личинок хирономид у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.)

Дата	Биомасса							Численность						
	Станция*	В	Shapiro–Wilk	p	ln(B+1)	Shapiro–Wilk	p	N	Shapiro–Wilk	p	ln(N+1)	Shapiro–Wilk	p	n
02.11.00	1	1,8	0,748	0,003	0,92	0,873	0,110	81	0,824	0,028	4	0,923	0,327	10
	2	6,6	0,793	0,012	1,94	0,910	0,284	165	0,936	0,513	5	0,941	0,572	10
27.02.01	1	94,0	0,937	0,638	4,47	0,948	0,722	1468	0,850	0,158	7	0,857	0,178	6
	2	11,7	0,770	0,045	2,18	0,931	0,605	488	0,965	0,842	6	0,963	0,827	5
26.03.01	1	151,1	0,866	0,111	4,88	0,899	0,244	2280	0,959	0,792	8	0,954	0,732	9
	2	3,8	0,916	0,507	1,47	0,928	0,581	70	0,964	0,833	4	0,919	0,523	5
10.04.01	1	21,2	0,895	0,194	3,02	0,966	0,851	495	0,697	0,001	6	0,834	0,037	10
	2	2,8	0,951	0,747	1,31	0,999	0,999	212	0,896	0,389	5	0,992	0,987	5
03.07.01	1	38,7	0,816	0,023	3,56	0,936	0,510	168	0,820	0,025	5	0,911	0,287	10
	2	62,6	0,755	0,033	3,48	0,986	0,965	142	0,741	0,025	5	0,950	0,740	5
31.07.01	1	20,7	0,885	0,149	2,95	0,948	0,645	99	0,910	0,279	4	0,962	0,811	10
	2	6,5	0,860	0,260	1,88	0,858	0,252	150	0,846	0,214	5	0,953	0,732	4
28.08.01	1	4,2	0,916	0,363	1,55	0,953	0,728	417	0,904	0,273	6	0,961	0,813	9
	2	219,7	0,673	0,005	4,73	0,913	0,488	486	0,664	0,004	6	0,757	0,034	5
25.09.01	1	3,3	0,974	0,898	1,29	0,814	0,104	224	0,712	0,013	5	0,789	0,065	5
	2	49,8	0,782	0,057	3,04	0,796	0,075	218	0,960	0,808	5	0,986	0,965	5

* Фации: неокатанных обломков пород на станции 1 и рыхлых донных отложений на станции 2; Shapiro–Wilk – критерий Шапиро–Уилка; p – уровень значимости; n – число проб.

Таблица 3

Значения F-критерия сезонных изменений общего обилия хирономид на фации неокатанных обломков пород у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.)

Дата	ln(B+1) биомасса, мг/м ²			ln(N+1) численность, экз./м ²			
	df	F-критерий*	p	df	F-критерий*	p	n
29.08.2000	10	15,9	2,5·10 ⁻³	11	0,1	8,3·10 ⁻¹	7
19.09.2000	33	3,8	6,1·10 ⁻²	27	7,7	9,8·10 ⁻³	12
02.11.2000	11	17,3	1,5·10 ⁻³	16	77,8	1,4·10 ⁻⁶	10
21.12.2000	6	10,0	1,9·10 ⁻²	6	3,1	1,3·10 ⁻¹	5
29.01.2001	17	0,2	6,4·10 ⁻¹	15	7,7	1,4·10 ⁻²	9
27.02.2001	11	29,4	2,3·10 ⁻⁴	9	33,6	2,7·10 ⁻⁴	6
26.03.2001	17	53,3	1,3·10 ⁻⁶	16	83,6	8,4·10 ⁻⁸	9
10.04.2001	25	0,3	6,1·10 ⁻¹	20	0,2	6,5·10 ⁻¹	10
31.05.2001	17	189,6	1,6·10 ⁻¹⁰	14	37,1	2,5·10 ⁻⁵	10
03.07.2001	24	4,0	5,8·10 ⁻²	24	29,9	1,4·10 ⁻⁵	10
31.07.2001	28	0,3	5,7·10 ⁻¹	15	55,5	1,8·10 ⁻⁶	10
28.08.2001	33	59,4	6,5·10 ⁻⁹	14	0,2	6,8·10 ⁻¹	9
25.09.2001	13	60,8	3,1·10 ⁻⁶	7	8,8	1,9·10 ⁻²	5

* Значения F-критерия приведены для выборок неравного объема; p – уровень значимости; n – число проб; df – число степеней свободы.

Таблица 4

Значения F-критерия сезонных изменений общего обилия хирономид на фации рыхлых донных отложений у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.)

Дата	ln(B+1) биомасса, мг/м ²			ln(N+1) численность, экз./м ²			
	df	F-критерий*	p	df	F-критерий*	p	n
02.11.2000	39	6,0	1,9·10 ⁻²	34	0,1	7,6·10 ⁻¹	10
27.02.2001	7	0,4	5,5·10 ⁻¹	7	17,4	4,9·10 ⁻³	5
26.03.2001	11	11,4	6,1·10 ⁻³	5	10,6	2,1·10 ⁻²	5
10.04.2001	10	17,7	1,7·10 ⁻³	5	0,003	9,6·10 ⁻¹	5
13.06.2001	5	0,9	3,7·10 ⁻¹	5	0,6	4,9·10 ⁻¹	5
03.07.2001	5	4,6	8,1·10 ⁻²	5	1,7	2,5·10 ⁻¹	5
31.07.2001	6	2,8	1,5·10 ⁻¹	4	0,7	4,5·10 ⁻¹	4
28.08.2001	5	16,9	1,0·10 ⁻²	7	16,6	5,3·10 ⁻³	5
25.09.2001	5	0,2	6,4·10 ⁻¹	10	1,4	2,7·10 ⁻¹	5

* Значения F-критерия приведены для выборок неравного объема; p – уровень значимости; n – число проб; df – число степеней свободы.

Станция 1 - фашия неокатанных обломков пород

Станция 2 - фашия рыхлых донных отложений

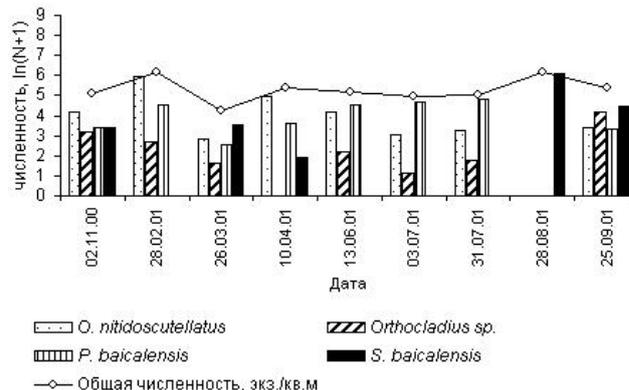
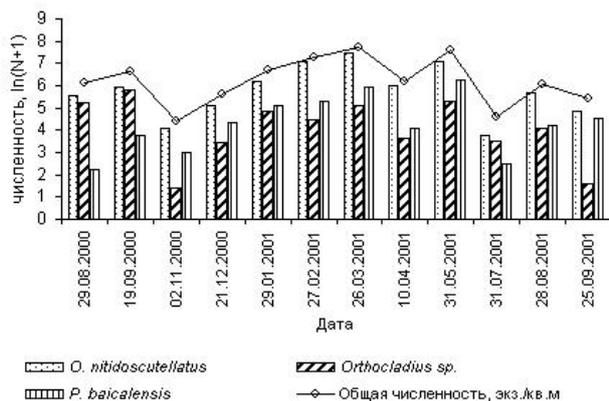
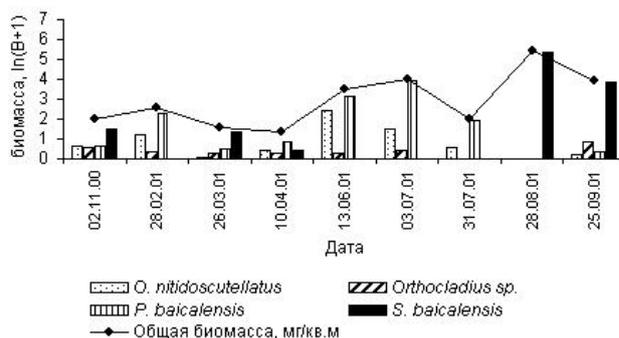
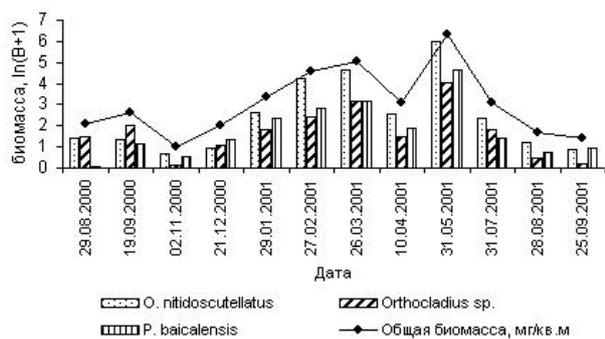


Рис. 3. Сезонные изменения количественных показателей таксоценоза личинок хирономид и доминирующих видов на разных фашиях у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.)

Станция 1 - фашия неокатанных обломков пород

Станция 2 - фашия рыхлых донных отложений

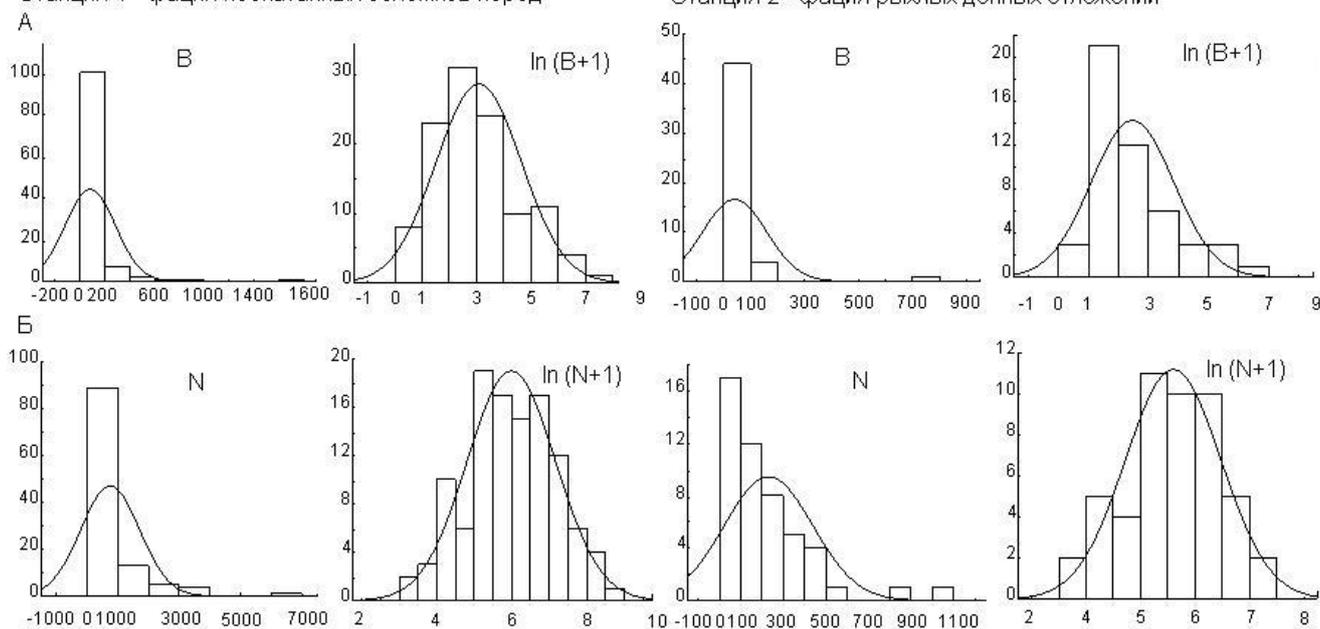


Рис. 4. Частоты распределения абсолютных и логарифмированных значений биомассы ($\text{мг}/\text{м}^2$) и численности ($\text{экз.}/\text{м}^2$) личинок хирономид на разных фашиях у м. Березовый (Южный Байкал, 2000–2001 гг.). По оси ординат – частоты (%) распределения; по оси абсцисс – абсолютные и логарифмированные значения биомассы (B) и численности (N) личинок хирономид.

Тем не менее ход сезонной изменчивости количественных показателей личинок хирономид на каменистых грунтах у западного и восточного бортов южной котловины Байкала различен. Если у м. Березовый максимум общей биомассы личинок хирономид приходится

на май (см. рис. 3), то в районе рр. Утулик и Хара-Мурун он смещен на июль [16]. На момент проведения исследований сезонной динамики хирономид на каменистых грунтах (глубина 2,5 м) в районе рр. Утулик и Хара-Мурун виды *P. baicalensis*, *Orthocladius* sp. игра-

ли второстепенную роль. В таксоценозе доминировали *Orthocladius setosus*, *N. minuta*, представители группы *nitidoscutellatus* [16], развитие которых, по-видимому, отлично от видов, найденных на станциях у м. Березовый. Очевидно, что в пределах одного водоема – Байкала, характеризующегося сложным геоморфологическим строением, рельефом дна и разнообразными донными отложениями, сезонные сукцессии хирономид зависят от количественной представленности доминирующих в таксоценозе видов, локализованных в конкретных местообитаниях.

Синхронность в ритмике колебаний количественных показателей хирономид отсутствует не только у разных бортов южной котловины оз. Байкал, но и на разных фациях у м. Березовый (см. рис. 3). Чем же вызваны различия в сезонных изменениях обилия хирономид на разных фациях одной местности, несмотря на относительное сходство и постоянство видового состава в течение года? Этому обстоятельству, на наш взгляд, способствует ряд причин, некоторые из них рассмотрим ниже.

Различия биомассы и численности личинок хирономид на разных фациях одной местности, прежде всего, могут быть обусловлены биологическими особенностями представленных здесь видов. На фации неокатанных обломков пород многочисленны личинки рода *Orthocladius*, размеры которых не превышают 5–6 мм [22], а продолжительность жизни составляет не более года. На фации рыхлых донных отложений отмечены немногочисленные, но более крупные личинки рода *Sergentia* – типичные обитатели песчаных, песчано-илистых или илистых грунтов глубоководных зон Байкала. Развиваются они значительно медленнее, их продолжительность жизни составляет не менее двух лет [23]. Размеры зрелых личинок *S. baicalensis*, *S. flavodentata* могут достигать 14 мм и значительно превышать (более чем в 2 раза) размеры представителей рода *Orthocladius*. Поэтому, обитая на рыхлых донных отложениях, они в меньшем своем числе часто создают большую биомассу по сравнению с ортокладидами, и, как следствие, мы наблюдаем на разных фациях в одни и те же месяцы различия в количественных показателях таксоценоза в целом (см. рис. 3, табл. 2).

Немаловажную роль в сезонных изменениях обилия личинок хирономид играет их миграционная активность [7, 23]. Миграции могут быть вызваны неравномерным прогреванием мелководья и глубоководных зон Байкала, что в итоге отражается на общих количественных показателях личинок хирономид. В период летнего прогрева (в августе), температура воды на глубине 3 м составляет 14°C, а в более глубоководных зонах (10–15 м) – 10–12°C [13]. Наличие в одно время (в марте–мае) разновозрастных личинок одних и тех же видов свидетельствует о переселении на мелководье какой-то части личинок, попавших на глубину и, соответственно, отставших в своем развитии от таковых в прибрежной зоне. Зависимость скорости роста личинок от температуры в других водоемах показана в работах [1, 2 и др.]. В целом в количественном развитии таксоценоза хирономид на каменистых грунтах Байкала прослеживается некоторая сопряженность с тепловым балансом озера. По М.Н. Шимараеву [24], этап предзимнего охлаждения Байкала начинается с середины нояб-

ря и продолжается до середины декабря, а накопление тепла водной толщей – с марта до второй половины сентября (см. рис. 1). В период охлаждения вод Байкала общие биомасса и численность личинок хирономид низки, а в начальный период накопления тепла возрастают за счет интенсивного роста (см. рис. 1, 3) и вновь снижаются к концу этого периода за счет вылета имаго. Миграции личинок хирономид могут быть как пассивными, вызванными сильным волнением во время штормов, так и активными – из-за перенаселенности биотопа. В последнем случае, возможно, включается механизм регуляции численности популяций, и часть личинок (особенно младших возрастов, ведущих планктонный образ жизни) покидает густонаселенные местообитания. На фации рыхлых донных отложений *O. gr. nitidoscutellatus* и *Orthocladius* sp. найдены в меньшем количестве, чем на фации неокатанных обломков пород. Если в марте, в период наибольшей плотности хирономид на неокатанных обломках пород, средняя численность (экз. на м²) *O. gr. nitidoscutellatus* и *Orthocladius* sp. составляла 1 700 и 160, то на рыхлых донных отложениях она была значительно ниже – 16 и 4 соответственно. В августе на фации рыхлых донных отложений эти же виды отсутствовали (встречались *S. baicalensis*) и вновь появлялись в сентябре в количестве 30–70 экз./м². Миграции личинок хирономид в связи с перенаселенностью биотопа наблюдаются не только в Байкале [23], но и в других водоемах, водотоках [7, 25, 26]. Они оказывают влияние на качественный состав фауны разных фаций. За счет миграций можно объяснить появление *O. gr. nitidoscutellatus* и *Orthocladius* sp., как в прочем и других видов, на не характерном для них биотопе. Мигрируя на другие участки дна, личинки выбирают подходящий для них грунт. Для *O. gr. nitidoscutellatus* и *Orthocladius* sp. большое значение имеет мелкодисперсная составляющая донных отложений, т.к. живут они на поверхности камней в тонком слое наилка. Из мелких частиц пелита, алевролита личинки строят домики в виде трубочек-чехликов. Илистый песок в рыхлых донных отложениях и на поверхности неокатанных обломков пород создает приемлемые условия обитания для этих видов на разных станциях у м. Березовый. Так нивелируются различия в составе населения разных фаций и возрастает фаунистическое сходство.

Необходимо отметить, что сведения о внутригодовой динамике хирономид в различных водных экосистемах немногочисленны [7–9, 27]. Своеобразный температурный режим, распределение донных отложений и состав фауны не позволяют провести детальный сравнительный анализ сезонной динамики количественных показателей хирономид в Байкале и в других водоемах. Ход изменчивости (по месяцам) обилия хирономид в них различен. В японском озере Сува (Suwa) рост биомассы происходит с января по март, а низкие ее значения наблюдаются в августе–сентябре [27, 28]. В оз. Титикака на глубине 4 м доля хирономид в зообентосе максимальна в апреле и минимальна в августе–сентябре [29]. В оз. Вырстъярв биомасса личинок хирономид высока в мае и низка в августе [9]. От их количества в водоемах, как говорилось выше, зависит размах колебаний общего бентоса [7–9]. В некоторых

районах Байкала, как и в других водоемах, вполне очевидно влияние личинок хирономид на ход сезонных колебаний количественных показателей макрозообентоса. В частности, биомасса макрозообентоса в бухте Б. Коты на глубине 0–1,5 м к осени снижается с 23,8 г/м² до 3,9 г/м², а численность – с 25 тыс. экз./м² до 9 тыс. экз./м², при этом доля хирономид в бентосе падает соответственно с 41 до 10% и с 68 до 16% [30]. Что касается исследованных станций у м. Березовый, то здесь на глубине 3 м значимость личинок хирономид в макрозообентосе невелика, на их долю приходится не более 1% биомассы и 16% общей численности макробеспозвоночных. Возможно, меньшее здесь количество личинок хирономид, по сравнению с другими районами Байкала и глубинами ближе к урезу (0–1,5 м), обусловлено активным выеданием их бычками, нерестящимися на мелководье [31]. Личинки хирономид хотя и имеют второстепенное значение в районе проведенных исследований, тем не менее, наряду с другими беспозвоночными, они вносят определенный вклад в размах внутригодовых колебаний макрозообентоса.

Таким образом, на исследованных станциях у м. Березовый за весь период наблюдений не выявлено резкой смены видового состава личинок хирономид, т.е. замещения одних видов на другие. Ход внутригодовых колебаний количественных показателей личинок хирономид как у разных бортов южной котловины Байкала, так и на разных фациях одной местности не совпадает. Сезонные изменения общей биомассы и численности личинок хирономид определяются составом доминирующих видов, особенностями их биологии, миграционной активностью. При оценке влияния обилия хирономид на размах колебаний количественных показателей макрозообентоса необходимо учитывать неравномерность их пространственного распределения в Байкале.

Автор благодарен О.А. Тимошкину за предоставление возможности работы на Байкале в рамках проекта «Исследование биогеохимических процессов прибрежной зоны Байкала: биоразнообразие бентоса, приуроченность гидробионтов к минералам, механизмы их биодеструкции; ключевые бентосные сообщества и их взаимодействие с водной массой».

ЛИТЕРАТУРА

1. Тодераш И.К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1984. 171 с.
2. Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.
3. Ten Winkel E.H., Davids C. Population dynamic aspects of Chironomid larvae of the littoral zone of Lake Maarsseveen I // Hydrobiological Bulletin, 1987. V. 21, № 1. P. 81–94.
4. Kibret N., Harrison A.D. The benthic and weed-bed faunas of Lake Awasa (Rift Valley Ethiopia) // Hydrobiologia. 1989. V. 174, № 1. P. 1–15.
5. Botts S.P. Chironomid assemblages in Lake Erie coastal wetland // Freshwater Biology. 1997. V. 37, № 2. P. 277–286.
6. Wilson S.E., Gajewski K. Modern Chironomid Assemblages and Their Relationship to Physical and Chemical Variables in Southwest Yukon and Northern British Columbia, 2004. V. 36, № 4. P. 446–455.
7. Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И. Состав, распределение и сезонная динамика численности и биомассы бентоса // Бентос Учтинского водохранилища. М.: Наука, 1980. Т. 23. С. 7–23.
8. Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивности донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–141.
9. Кангур К. О количественном распределении, динамике численности и биомассы зообентоса озера Вуртсъярв // Гидробиологические исследования. 1982. С. 110–146.
10. Кравцова Л.С. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) водоемов Прибайкалья // Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны / Ред. А.С. Плешанов. Иркутск: Иркут. гос. ун-т, 2009. С. 155–165.
11. Рожкова Н.А. Ручейники (Trichoptera) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2004. С. 864–877.
12. Жильцова Л.А. Веснянки (Plecoptera) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2004. С. 856–859.
13. Кожов М.М. Очерки по байкаловедению. Иркутск: Вост.-Сиб. книж. изд-во, 1972. 254 с.
14. Линевиц А.А. Хирономиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1981. 152 с.
15. Кравцова Л.С., Механикова И.В., Ижболдина Л.А. Роль фитоценозов водорослей в пространственном распределении макрозообентоса на каменистой литорали оз. Байкал // Гидробиологический журнал. 2007. Т. 43, № 5. С. 17–26.
16. Самбурова В.А. Хирономиды // Состояние сообществ южного Байкала. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1982. С. 94–104.
17. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 21–38.
18. Morisita M. I_d-index a measure of dispersion of individuals // Research of Population Ecology. 1962. V. 4. P. 1–7.
19. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 375 с.
20. Кравцова Л.С. Пространственное распределение хирономид (Diptera, Chironomidae) в условиях озера Байкал и его притоков // Евразийский энтомологический журнал. 2005. Т. 4, № 1. С. 81–85.
21. Кожова О.М., Кравцова Л.С. Chironomidae Байкала в районе антропогенного воздействия // Энтомологические проблемы Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 1998. С. 39–43.
22. Кравцова Л.С. Зависимость массы от линейных размеров тела у личинок трех видов хирономид (Diptera, Chironomidae) из мелководной зоны озера Байкал // Зоологический журнал. 2007. Т. 86, № 11. С. 1398–1401.
23. Линевиц А.А. Биология беспозвоночных Байкала // Труды Лимнологического института СО РАН, 1963. Т. 21. С. 1–48.
24. Шимараев М.Н. Элементы теплового режима озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1977. 147 с.
25. Anholt B.R. Density dependence resolves the stream drift paradox // Ecology. 1995. V. 76. P. 2235–2239.
26. Humphries S. Dispersal in drift-prone macroinvertebrates: a case density-independence // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 921–929.
27. Yamagishi H., Fukuhara H. Ecological Studies on Chironomids in Lake Suwa // Oecologia. 1971. V. 7. P. 309–327.
28. Data Book of World Lake Environment (WLE) // Lake Biwa Research Institute and International Lake Environment Committee Foundation. 1995. 1–3.
29. Lake Titicaca / Eds. Dejour C., A. Itis. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 1992. P. 387–632.
30. Кожова О.М., Кравцова Л.С. Макрозообентос западного побережья Южного Байкала (бухта Большие Коты) / Рук. деп. в ВИНТИ № 1945-V94. 1994. 12 с.
31. Ханаев И.В., Дзюба Е.В., Кравцова Л.С., Вейнберг И.В. Суточная ритмика двигательной и пищевой активности у молоди песчаной широколобки *Leocottus keslerii* (Cottidae) в литоральной зоне открытого Байкала // IV Верещагинская байкальская конференция. Иркутск, 2005. С. 205–206.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 1 июля 2010 г.