

Потоки вещества и энергии, формируемые при вылете имаго амфибиотических насекомых через границу “вода – воздух” пойменных озер р. Волга

И. В. ДЕМИНА¹, М. В. ЕРМОХИН², Н. В. ПОЛУКОНОВА³

¹ Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9
E-mail: marka26@yandex.ru

² Саратовский государственный университет
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: ecoton@rambler.ru

³ Саратовский государственный медицинский университет
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112
E-mail: polukonovanv@yandex.ru

Статья поступила 29.10.15

Принята к печати 22.12.15

АННОТАЦИЯ

Поток биомассы через границу «вода – воздух» пойменного оз. Холодное (Саратовская обл.) формируется в основном куликоморфными насекомыми (76,1 %) и составляет 0,35 г сухой массы/м² акватории в год. Поток энергии – 1,87 ккал/м², при этом большая его часть приходится на вторую половину лета и осень. Вынос биогенных элементов: по углероду – 0,18 г/м² в год, по азоту – 0,04 г/м², по фосфору – 0,004 г/м². Наибольший вклад в потоки вещества и энергии вносят крупные виды хирономид, а также хаобориды и хирономиды среднего размера, имеющие несколько генераций в течение года и достигающие высокой численности на стадии личинки. Для пойменных озер р. Волга со сходными биотопическими особенностями и видовым составом амфибиотических насекомых характерен близкий по количественным параметрам уровень обменных процессов со смежными наземными экосистемами через границу “вода – воздух”.

Ключевые слова: амфибиотические насекомые, пойменные озера, потоки биомассы, потоки энергии, биогенные элементы, хирономиды.

Стабильность водных экосистем обеспечивается взаимодействием потоков вещества и энергии как внутри них, так и в смежных наземных экосистемах. Уникальным объектом для исследования таких потоков служат ам-

фибиотические насекомые, имаго которых при вылете из водоемов образуют в основном однонаправленные потоки вещества и энергии через границу раздела “вода – воздух”. Изучение этих потоков актуально в свя-

зи с возрастающим интересом к познанию процессов самоочищения водоемов [Wrubleski, 1987] и поддержания стабильности водных экосистем в процессе их функционирования.

Количественное измерение переноса вещества и энергии при вылете имаго амфибиотических насекомых из водных в наземные экосистемы в последние десятилетия стало одной из центральных проблем экологии [Bartrons et al., 2013]. Исследования данной проблемы способствуют сокращению значительного разобщения, сформировавшегося между специалистами по наземным и пресноводным экосистемам [Menge et al., 2009a, b]. Изоляция между экологами, изучающими различные типы экосистем, очевидно, затрудняет понимание закономерностей возникновения их структурной организации и функционирования.

Обмен биомассой, осуществляемый при вылете имаго амфибиотических насекомых, носит характер взаимных субсидий, оказывающих существенное влияние на состояние как наземных, так и водных пищевых сетей [Nakano, Murakami, 2001; Leroux, Loreau, 2008; Rundio, Lindley, 2012]. При этом поступление биомассы из водоемов в наземные экосистемы происходит неравномерно в течение периода вылета и обусловлено, как правило, экологическими особенностями конкретных видов и групп амфибиотических насекомых [Nowlin et al., 2007; Schreiber, Rudolf, 2008].

Имаго амфибиотических насекомых после вылета характеризуются способностью к существенному рассеиванию вещества и энергии по площади водосбора, которое может охватывать зону протяженностью от нескольких сотен метров для вислокрылок, поденок и ручейников [Kovats et al., 2003; Petersen et al., 2004; Fenoglio et al., 2008; Raikow et al., 2011] до десятков и сотен километров от водоема для разнокрылых стрекоз [Bried, Ervin, 2005; Anderson, 2009; Харитонов, Попова, 2011; Popova, Kharitonov, 2012; McCauley et al., 2013]. При этом количественные показатели вылета имаго некоторых амфибиотических насекомых способны оказывать отдаленные, но весьма существенные эффекты на структурные параметры растительного покрова наземных экосистем.

Амфибиотические насекомые могут составлять основу рациона многих видов наземных хищников как беспозвоночных [Sanzone, 2001; Lynch et al., 2002; Malmqvist, 2002; Kato et al., 2003; Baxter et al., 2005; Briers et al., 2005; Peatzold et al., 2005, 2006; Chan et al., 2007; Iwata, 2007; Marczak, 2007; Marczak et al., 2007; Marczak, Richardson, 2007, 2008; Burdon, Hurdling, 2008; Peatzold, Tockner, 2009], так и позвоночных животных [Power, 2001; Fausch et al., 2002; Murakami, Nakano, 2002; Sabo, Power, 2002a, b; Yard et al., 2004; Greenwood, 2007; Hahn et al., 2008; Chan et al., 2008; Robb et al., 2008; Wesner, 2010; Leigh et al., 2013].

Количественные данные о переносе биогенных элементов используются для формирования новых синтетических представлений о биогеохимии наземных и водных экосистем [Grim et al., 2003; Cole et al., 2007]. Перенос биогенных элементов в телах имаго насекомых и распределение веществ по территории водосбора могут оказывать существенное влияние на наземную растительность и фитофагов [Jonsson, Wardle, 2009], которые субсидируют прибрежные пищевые цепи [Nelson et al., 2013]. Кроме того, в наземные пищевые цепи поступают поллютанты, выносимые из озер амфибиотическими насекомыми [Walters et al., 2008; Maul et al., 2009; Alberts et al., 2013]. Не менее существенное значение для наземных организмов может иметь перенос биологически активных веществ, например полиненасыщенных жирных кислот, уникальным источником которых считаются гидробионты, в том числе амфибиотические насекомые [Gladyshev et al., 2009].

Количественная оценка процессов переноса биогенных элементов в телах имаго амфибиотических насекомых выполнена на различных типах экосистем: ручьи [Sanzone et al., 2003; Banks et al., 2007; Bogan, Lytle, 2007], малые реки [Freitag, 2004], приморские заболоченные лагуны [MacKenzie, 2005], озера [MacKenzie, Kaster, 2004; Gratton et al., 2008; Hoekman et al., 2011; Raikow et al., 2011; Ivkovic et al., 2012], временные водоемы [Kraus, Vonesh, 2012]. Однако основные типы водных экосистем исследованы крайне неравномерно, особенно в отношении количественных параметров вылета имаго амфибиотических насекомых.

Пойменные озера – наиболее широко распространенный тип водоемов в долине р. Волга [Демина, 2014]. С точки зрения оценки роли амфибиотических насекомых в межэкосистемных потоках вещества и энергии, водоемы такого типа до настоящего времени практически не исследованы, отсутствуют данные по количественным характеристикам этих процессов. Для описания потоков вещества и энергии между пойменными озерами и наземными экосистемами необходим качественный и количественный анализ вылета имаго амфибиотических насекомых и установление закономерностей. Для корректной оценки потоков биомассы требуется также выявление и количественная характеристика по размерно-весовым показателям видов, обладающих половым диморфизмом. Однако в исследованиях потоков биомассы ранее учитывался ее общий объем, вынесенный из водоема, без оценки роли имаго самок и самцов в данном процессе.

Цель данной работы – выполнить анализ структуры и сезонной динамики потоков биомассы, энергии, а также углерода, азота и фосфора, между экосистемами пойменных озер в долине р. Волга, формируемых имаго амфибиотических насекомых при вылете через границу “вода – воздух”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на пойменных озерах Холодное (51°28'42" с. ш., 46°03'54" в. д.; площадь акватории – 1,8 га), Ленивое (51°28'41" с. ш., 46°04'01" в. д.; 0,8 га) и Садок (51°28'33" с. ш., 46°04'11" в. д.; 0,5 га) в левобережной части долины р. Волга в окр. г. Энгельса (Саратовская обл.). Все озера имеют старичное происхождение, небольшую глубину (в среднем 1,0–1,5 м), грунты представлены черными илами с растительными остатками. В летний период акватория озер Садок и Ленивое зарастает макрофитами, что делает невозможным установку имагоуловителей и дальнейший учет вылета насекомых.

Сборы имаго амфибиотических насекомых проводили в 2008 г. на оз. Холодное, в 2009 г. – на озерах Холодное, Ленивое и Садок. Количественное измерение вылета имаго с открытой акватории проводили ловушками по-

груженного типа [Rosenberg et al., 1980], модифицированными авторами для использования на водоемах вблизи населенных пунктов [Демина и др., 2009] с площадью входного отверстия 0,25 м².

В 2008 г. ловушки устанавливались на оз. Холодное после полного освобождения водоемов ото льда (вторая декада апреля) и снимались после полного прекращения вылета, когда в течение трех недель в имагоуловители не было поймано ни одного насекомого (первая декада октября). В 2009 г. имагоуловители устанавливались на озерах в те же сроки, снимались в конце мая после окончания массового вылета весенней генерации амфибиотических насекомых. Периодичность сбора насекомых из имагоуловителей в 2008 г. зависела от интенсивности их вылета: при слабом вылете – еженедельно, при интенсивном вылете массовых видов – ежедневно. В 2009 г. ловушки проверялись еженедельно.

На оз. Холодное установлено шесть ловушек (собрано 332 пробы имаго насекомых), на оз. Ленивое – шесть ловушек (48 проб), на оз. Садок – три ловушки (32 пробы). Имаго фиксировали в 70%-м спирте. Плотность их вылета оценивалась как количество особей, вылетающих с единицы площади акватории водоема в единицу времени (экз./м² в сут; экз./м² в год).

Длину тела имаго измеряли при помощи окуляр-микрометра бинокля с точностью до 0,1 мм. Для определения индивидуального веса образцы высушивали в сушильном шкафу при 90 °С до достижения постоянного сухого веса (в течение 1–2 сут) и взвешивали на электронных весах KERN ABT 120-5DM (KERN&Sohn, Германия) с точностью до 0,01 мг.

Калорийность имаго рассчитывали, используя данные из различных источников: для хирономид – 5,3 ккал/г сухого веса [Запольская, Шалапенко, 1974; Coffman, 1974; Lien, 1978], хаборид – 5,0 ккал/г сухого веса [Cummins, Wuyscheck, 1971], поденок – 5,5 ккал/г [Ricker, 1968; Запольская, Шалапенко, 1974], ручейников – 5,8 ккал/г [Ricker, 1968; Cummins, Wuyscheck, 1971]. Содержание биогенных элементов принимали по углероду – 50 %, по азоту – 10 %, по фосфору – 1 % от сухого веса [Мартынова, 1985; Силина, 2007].

Для оценки различий в плотности вылета имаго на разных участках акватории рассчитывали критерий Краскела – Уоллиса (H). Для сравнения средних размерно-весовых характеристик самцов и самок рассчитывался критерий Саттерзвайта (t), поскольку при нормальном распределении выборок (по критерию Колмогорова – Смирнова) дисперсии оказались не равны (F -критерий Фишера). Для оценки согласованности динамики вылета самок и самцов на протяжении периода вылета использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s). Гипотезу об отличии соотношения полов от 1 : 1 проверяли с помощью критерия χ^2 .

Различия количественных характеристик потока биомассы по неделям оценивали по критерию Манна – Уитни (U). Использовали непараметрический критерий, поскольку выборочное распределение имело отклонение от нормального (критерий Колмогорова – Смирнова), а дисперсии оказались не равны (F -критерий Фишера). Различия по статистическим критериям признавали значимыми при уровне $p \leq 0,05$. Статистическая обработка данных выполнена с использованием пакетов программ AtteStat 12.5 [Гайдышев, 2001], PAST 2.17 [Hummer et al., 2001], Statistica 6.0 (StatSoft, Inc).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение полов в популяциях массовых видов амфибиотических насекомых

во время вылета. Имаго массовых видов амфибиотических насекомых, встречающихся в вылете из пойменных озер долины р. Волги, имели половой диморфизм по размерно-весовым характеристикам, поэтому для корректного расчета величины потоков вещества и энергии между водной и наземной экосистемами необходимо определение соотношения полов в популяциях в период вылета.

Соотношение полов при вылете *E. albipennis*. В 2008 г. численность самцов и самок *E. albipennis* в период вылета имаго положительно коррелировала ($r_s = 0,90$; $p < 0,001$). В вылете этого вида четко прослеживались две генерации имаго – весенняя (конец апреля – середина мая) и летняя (с конца июня), что согласуется с данными по другим водоемам, в которых для жизненного цикла данных видов [Мисейко, 1969; Шилова, 1976; Соколова и др., 1980] в первой генерации преобладали самцы (до 30 экз./м² в нед., табл. 1), а самки были представлены единично. Отмечена протерандрия (самцы проходили метаморфоз и вылетали из водоема на неделю раньше, чем самки).

Во второй генерации *E. albipennis* вылет самцов и самок начинался одновременно – с конца июня, т. е. протерандрия не наблюдалась (рис. 1). Пики плотности вылета имаго обоих полов достигались одновременно (весной – в конце первой декады мая, летом – в середине июля), соотношение полов в этой генерации хирономид не имело значимых отличий от 1 : 1 (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Соотношение полов в популяциях *E. albipennis* и *Ch. flavicans* в период вылета из оз. Холодное

Вид	Год	Генерация		N, экз.		Соотношение полов $\sigma^{\sigma} : \varphi \varphi$	$\frac{\chi^2}{p}$
		№ п/п	период вылета	самцы	самки		
<i>E. albipennis</i>	2008	1	24.04–14.05	43	4	10,75 : 1	21,45 < 0,001
		2	19.06–21.09	259	217	1,19 : 1	1,86 0,17
	2009	1	21.04–20.05	61	52	1,17 : 1	0,36 0,55
		2	19.06–14.09	130	115	1,13 : 1	0,46 0,50
<i>Ch. flavicans</i>	2008	1	01.05–07.05	12	0	–	–
		2	19.06–14.09	130	115	1,13 : 1	0,46 0,50
	2009	1	29.04–20.05	45	4	11,25 : 1	20,91 < 0,001

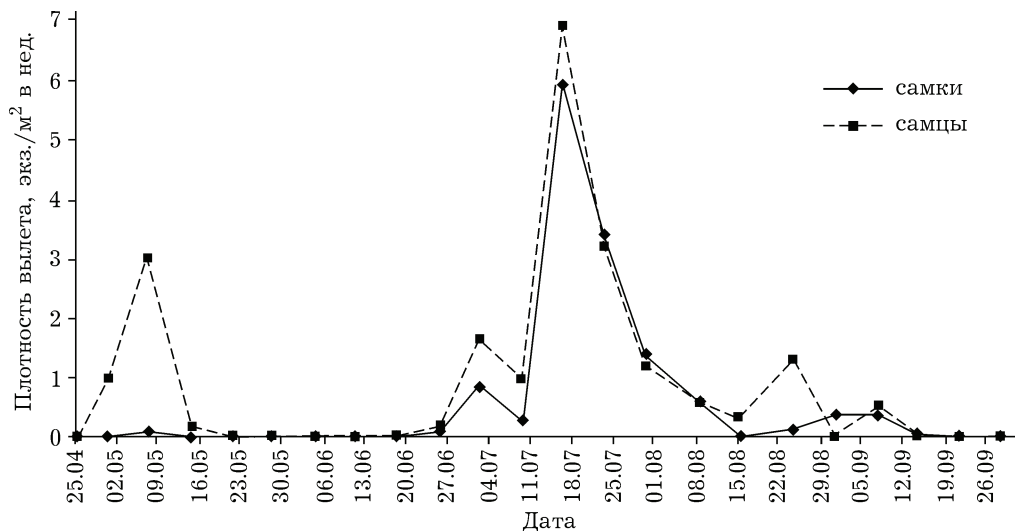


Рис. 1. Сезонная динамика вылета самцов и самок *Endochironomus albipennis* из оз. Холодное в 2008 г.

Общая продолжительность вылета самцов *E. albipennis* составляла 105 сут, а самок – 84 дня. Вылет самцов, кроме того, заканчивался на неделю позже (21.09), чем вылет самок (14.09). Плотность вылета самок составляла 136,7 экз./м² в год, самцов – 212,7 экз./м² в год, причем статистически значимых различий в плотности вылета не выявлено ($U = 213,52$; $p = 0,25$). В 2009 г. соотношение полов в период весеннего вылета *E. albipennis* оказалось близко к 1 : 1, вылет имаго обоих полов начинался одновременно (во второй декаде апреля) и достигал пика в одинаковые сроки (в первой декаде мая).

Соотношение полов в период вылета имаго *Chaoborus flavicans* (Diptera, Chaoboridae). Весной 2008 г. в период вылета отмечены единичные самцы хаборид (рис. 2), затем наблюдался длительный промежуток времени, когда вылет из водоема имаго данного вида отсутствовал. С конца июня вылет имаго *Ch. flavicans* обоих полов возобновлялся, причем дисбаланса в соотношении полов не отмечено (см. табл. 1).

Количественные показатели вылета хаборид обоих полов варьировали синхронно, и пиковые значения плотности вылета имаго соответствовали друг другу: в середине

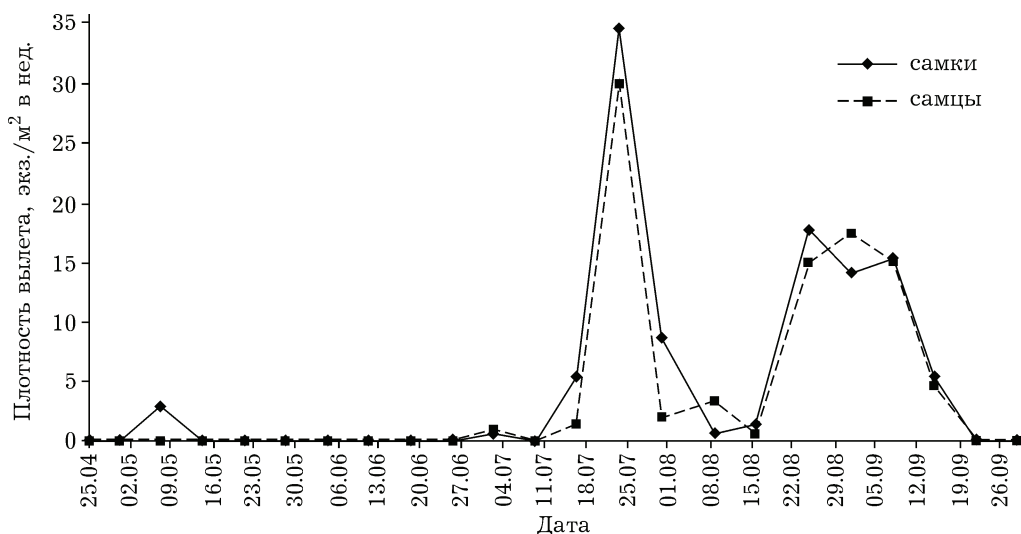


Рис. 2. Сезонная динамика вылета самцов и самок *Chaoborus flavicans* из оз. Холодное в 2008 г.

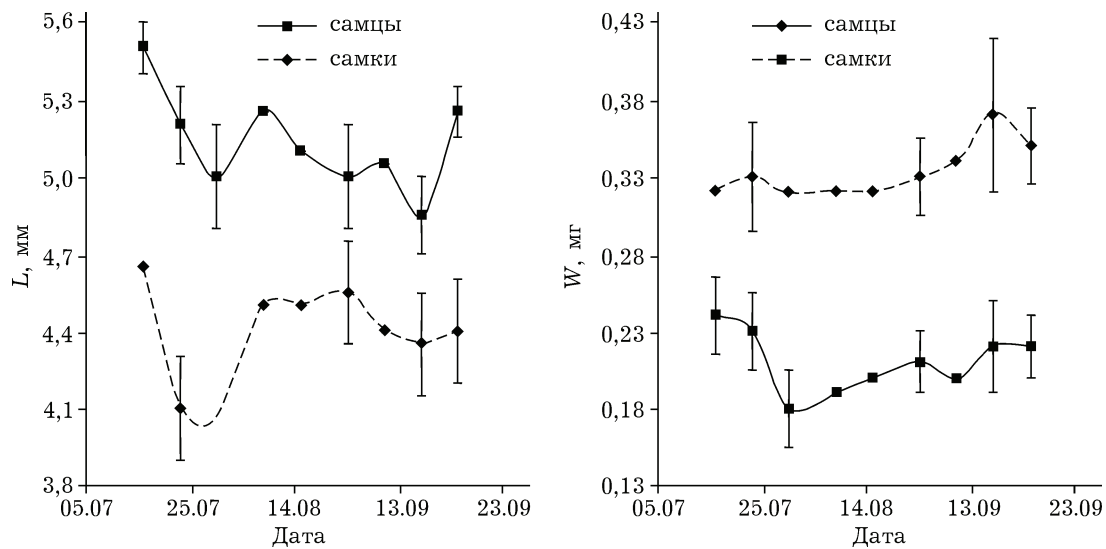


Рис. 3. Динамика длины ($L \pm SD$) и сухого веса ($W \pm SD$) тела имаго летней генерации *Chaoborus flavicans*

июля (самки – 30 экз./м² акватории, самцы – 34,7 экз./м² в неделю) и в конце августа – начале сентября (до 17,5 экз./м² и до 17,8 экз./м² соответственно; $r_s = 0,96$; $p < 0,001$). Вылет самцов и самок *Ch. flavicans* прекращался также одновременно в середине сентября. Продолжительность периода вылета имаго обоих полов для данного вида составляла по 77 сут.

Плотность вылета самок хаборид в 2008 г. достигала 90,1 экз./м² акватории в год, самцов – 105,7 экз./м² в год, причем статистически значимых различий по этому показателю не выявлено ($U = 250,51$; $p = 0,75$). Вылет хаборид обоих полов начинался в 2009 г. одновременно, с третьей декады апреля. Весной 2009 г. в период вылета имаго преобладали самцы, а самки представлялись единичными особями.

Сравнительный анализ размерно-весовых характеристик имаго амфибиотических насекомых. Размерно-весовые характеристики имаго изменялись в течение сезона вылета в связи с различной продолжительностью развития личинок и разными сроками метаморфоза. Такие вариации оказывали влияние на величину потоков вещества и энергии, вынесенных из водных в наземные экосистемы при метаморфозе данной группы насекомых. Поэтому для корректного расчета потоков вещества и энергии необходимо количественно охарактеризовать массовые

виды, обладающие половым диморфизмом по размерно-весовым характеристикам, а также установить сезонные вариации этих показателей.

Ch. flavicans. Средняя длина тела самцов хаборид за весь сезон вылета составила $5,1 \pm 0,3$ мм, причем наибольшее значение ($L = 5,5 \pm 0,1$ мм) отмечено в начале вылета летней генерации (рис. 3). Затем средняя длина тела вылетающих имаго уменьшалась ($t = 3,82$; $p = 0,002$), и в последующие шесть недель вылета (до первой декады сентября) этот показатель достоверно не изменялся ($L = 5,0 \pm 0,2$ мм). В начале сентября длина тела вылетающих самцов оказалась наименьшей за сезон вылета ($L = 4,9 \pm 0,2$ мм; $t = 7,22$; $p < 0,001$). В середине сентября наблюдался вылет самцов *Ch. flavicans*, которые были несколько крупнее, чем вылетавшие в течение большей части сезона ($L = 5,3 \pm 0,1$ мм; $t = 4,30$; $p = 0,001$), однако не достигали максимальной за сезон длины. В результате крупные самцы хаборид вылетали в самом начале летней генерации, в остальное время длина тела самцов оставалась относительно стабильной.

Наибольший сухой вес тела самцов *Ch. flavicans* в 2008 г. установлен в начале вылета имаго летней генерации ($W = 0,24 \pm 0,02$ мг), что согласуется с нашими данными по динамике длины тела имаго. На таком уровне индивидуальный вес имаго сохранялся в тече-

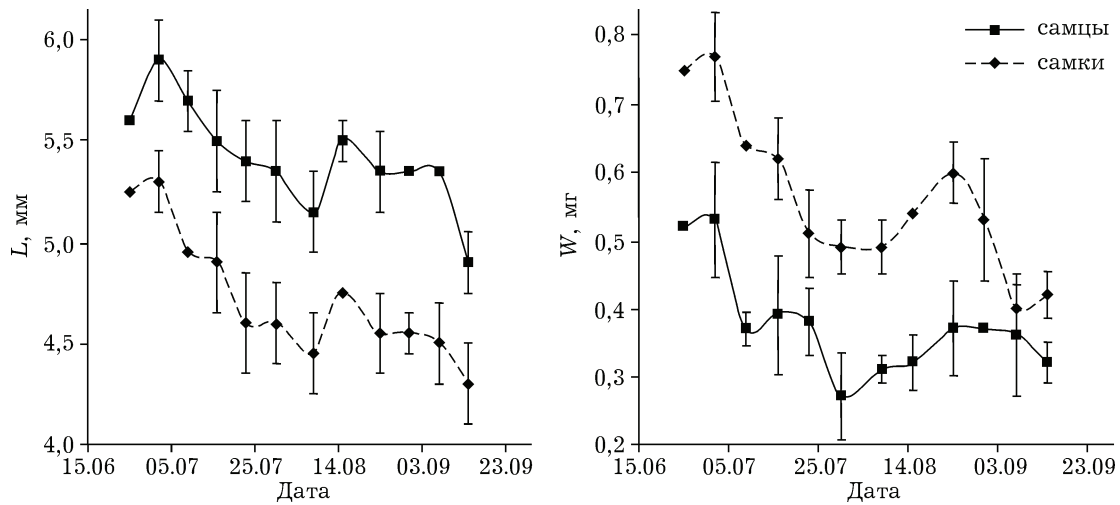


Рис. 4. Динамика длины ($L \pm SD$) и сухого веса ($W \pm SD$) тела имаго летней генерации *Endochironomus albipennis*

ние двух недель, значимо не меняясь ($t = 0,31$; $p = 0,76$; см. рис. 3). Затем вес самцов снижался ($t = 2,70$; $p < 0,001$) и оставался примерно на постоянном уровне до конца сезона вылета ($W = 0,20 \pm 0,02$ мг). Средний вес тела самцов хаборид за весь сезон вылета составил $0,22 \pm 0,05$ мг.

Динамика длины тела самок *Ch. flavicans* прослеживалась не столь четко. На протяжении большей части сезона вылета имаго этот показатель достоверно не изменялся, варьируя незначительно (средний вес самок $W = 4,3 \pm 0,4$ мм; см. рис. 3). Самки с несколько меньшей длиной ($L = 4,1 \pm 0,1$ мм) тела вылетали во второй половине июля, а ближе к окончанию вылета имаго этот показатель несколько повышался ($4,6 \pm 0,2$ мм; $t = 4,82$; $p < 0,001$). Динамика веса тела самок также не прослеживалась: индивидуальный вес имаго оставался на одном уровне ($0,34 \pm 0,05$ мг) на протяжении всего сезона вылета, варьируя незначительно. Самцы характеризовались большей длиной тела ($t = 16,71$; $p < 0,001$) и меньшим весом ($t = 14,70$; $p < 0,001$), чем самки, как в целом за весь сезон, так и в каждом интервале времени вылета имаго (см. рис. 3).

Проследить динамику длины тела весенней генерации хаборид в 2008 г. не удалось ввиду малочисленности. Весной 2009 г. имаго самцов и самок достоверно отличались по длине тела ($\sigma\sigma$: $6,0 \pm 0,1$ мм; $t = 26,11$; $p < 0,001$; ♀♀ : $5,4 \pm 0,2$ мм; $t = 15,12$; $p = 0,04$) и весу ($\sigma\sigma$: $0,34 \pm 0,04$ мг; $t =$

$= 3,40$; $p = 0,02$; ♀♀ : $0,43 \pm 0,02$ мг; $t = 3,11$; $p = 0,04$) от наибольших количественных показателей имаго летней генерации 2008 г. Самки и самцы *Ch. flavicans* в весенний период 2009 г. достоверно отличались как по длине ($t = 12,13$; $p < 0,001$), так и по среднему весу имаго ($t = 5,17$; $p < 0,001$).

E. albipennis. Самые крупные имаго отмечены в начале вылета летней генерации ($L = 5,9 \pm 0,2$ мм, рис. 4). До середины июля средняя длина тела вылетающих самцов оставалась относительно стабильной, а затем уменьшалась ($L = 5,4 \pm 0,2$ мм; $t = 4,11$; $p < 0,001$), и до конца сезона вылета варьировала незначительно. Средняя длина тела самцов *E. albipennis* за весь сезон вылета составила $5,5 \pm 0,2$ мм. Проследить динамику длины тела весенней генерации *E. albipennis* в 2008 г. не удалось из-за низкой численности и небольшого объема выборки, однако в среднем она превышала данную характеристику особей летней генерации ($L = 6,0 \pm 0,4$ мм).

Наибольший вес самцов *E. albipennis* в 2008 г. отмечался также в первые дни летней волны вылета ($W = 0,53 \pm 0,08$ мг; см. рис. 4), а затем постепенно уменьшался ($W = 0,37 \pm 0,03$ мг; $t = 3,33$; $p = 0,005$). Такая тенденция сохранялась до конца июля, после чего индивидуальный вес имаго оставался на относительно постоянном уровне до окончания вылета ($W = 0,35 \pm 0,04$ мг). Средний вес тела самцов за сезон вылета – $W = 0,38 \pm 0,05$ мг. В результате по сравнению с длиной тела вес вылетающих имаго начи-

нал уменьшаться на неделю раньше, но общая динамика данных показателей оказалась сходной.

Динамика длины тела самок *E. albipennis* соответствовала закономерностям изменений длины тела самцов (см. рис. 4). Самки с наибольшей длиной тела вылетали в начале летней генерации ($L = 5,3 \pm 0,2$ мм), в течение трех недель вылета средняя длина тела оставалась примерно на одном уровне ($t = 2,41$; $p = 0,08$). Затем средняя длина тела самок уменьшалась ($L = 4,9 \pm 0,3$ мм; $t = 3,50$; $p = 0,002$), такая тенденция сохранялась до начала третьей декады июля ($t = 4,01$; $p < 0,001$), а после, до конца вылета, длина тела самок варьировала незначительно. Средняя длина тела самок за сезон вылета составляла $4,7 \pm 0,4$ мм.

Самки *E. albipennis* с наибольшим весом ($W = 0,77 \pm 0,07$ мг) также появлялись в вылете в конце июня (начало летней генерации), а затем вес тела уменьшался ($t = 3,62$; $p = 0,003$; см. рис. 4). В конце июля вес самок, как и самцов, стабилизировался и до конца августа варьировал незначительно ($W = 0,60 \pm 0,05$ мг). Затем наблюдалось уменьшение веса самок, которое происходило до окончания вылета ($W = 0,42 \pm 0,04$ мг; $t = 2,71$; $p = 0,03$). Средний вес тела самок за сезон вылета – $0,58 \pm 0,07$ мг.

Самцы *E. albipennis* оказались крупнее ($t = 15,50$; $p < 0,001$) и легче ($t = 8,01$; $p < 0,001$) самок как в целом за весь сезон, так и в каждом интервале вылета до конца августа. В последние две недели перед окончанием вылета, после снижения веса самок, самки и самцы не отличались по весу (см. рис. 4), хотя разница в длине тела сохранялась до самого окончания сезона вылета.

Небольшой объем выборки *E. albipennis* за весенний период 2008 г. не позволил провести сравнение его весенних генераций за два года. В целом весной 2009 г. длина тела и средний вес имаго самцов и самок были достоверно больше соответствующих размерно-весовых характеристик имаго летней генерации 2008 г. (длина тела – $\sigma\sigma$: $6,6 \pm 0,3$ мм; $t = 6,22$; $p < 0,001$; ♀♀ : $5,5 \pm 0,4$ мм; $t = 2,21$; $p = 0,04$; вес – $\sigma\sigma$: $0,48 \pm 0,03$ мг; $t = 3,11$; $p = 0,01$; ♀♀ : $0,82 \pm 0,08$ мг; $t = 1,42$; $p = 0,04$). В результате, для весенней генерации этого вида характерны несколько

большая длина и вес тела имаго. Самки и самцы *E. albipennis* в весенний период 2009 г. достоверно отличались как по длине ($t = 10,71$; $p < 0,001$), так и по среднему весу имаго ($t = 6,80$; $p < 0,001$).

Плотность и фенология вылета амфибиотических насекомых. Общая продолжительность вылета амфибиотических насекомых из оз. Холодное в 2008 г. составила 154 дня. Динамика плотности вылета имаго из оз. Холодное в 2008 г. характеризовалась двумя четко выраженными пиками: в начале мая (до 13 экз./м^2 акватории в сут., рис. 5) и во второй декаде июля (до 29 экз./м^2 в сут.). Первый пик полностью формировался видами куликоморфных двукрылых насекомых с преобладанием хирономид подсем. Chironominae (78,9 % от общей плотности вылета амфибиотических насекомых), у которых в этот период наблюдался массовый метаморфоз перезимовавшей генерации (*Camptochironomus tentans* Fabricius, 1805; *Camptochironomus pallidivittatus* Edwards, 1929; *Chironomus curabilis* Beljanina, Sigareva et Loginova, 1990; *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830)). Из других видов куликоморфных насекомых оз. Холодное в этот период отмечены единичные имаго хаборид (*Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830)), практически не вносящие вклада в формирование весеннего пика вылета.

Со второй декады мая численность имаго, вылетавших из оз. Холодное, начинала уменьшаться ($U = 36,01$; $p = 0,01$; см. рис. 5). С конца мая до третьей декады июня вылет имаго был незначителен и не превышал $0,7 \text{ экз./м}^2$ в сут. В основном в период вылета были представлены единичные особи хирономид подсем. Tanypodinae. В течение этого времени происходило развитие личинок из яиц, отложенных самками весенней генерации, а также продолжалось развитие личинок летней генерации.

С конца июня численность вылетающих имаго постепенно увеличивалась ($U = 33,01$; $p = 0,02$) и достигала следующего пика во второй декаде июля (см. рис. 5). Этот второй пик образовывался комплексом видов, среди которых ведущее место занимали представители куликоморфных Diptera (96,7 % от общей плотности вылета имаго) – сем. Chironomidae подсем. Chironominae трибы Chironomini (*C. tentans*; *Ch. curabilis*; *E. albipennis*;

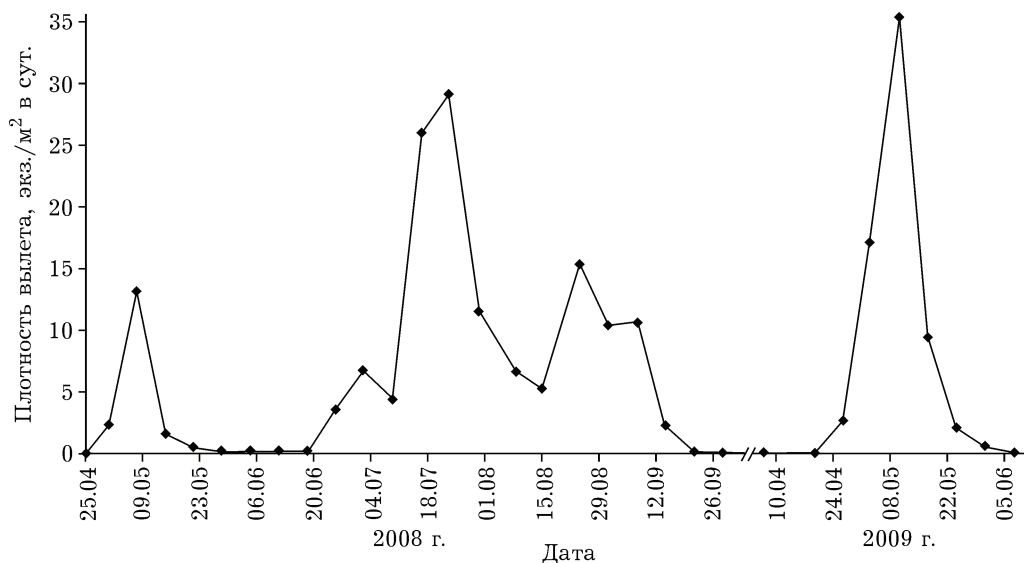


Рис. 5. Сезонная динамика плотности вылета имаго амфибиотических насекомых через границу “вода – воздух” оз. Холодное

Schineriella schineri (Strobl, 1880)) и Chaoboridae (*Ch. flavicans*), в меньшей степени отмечены представители прочих отрядов амфибиотических насекомых: Ephemeroptera (0,02 %), Trichoptera (0,01 %) и Neuroptera (0,01 %).

Со второй декады июля плотность вылетающих имаго насекомых существенно сокращалась ($U = 36,04$; $p = 0,01$). Во второй декаде августа отмечалось небольшое, но статистически значимое ($U = 33,02$; $p = 0,02$) повышение плотности вылета до 15,2 экз./м² акватории в сут (см. рис. 5), которое обуславливалось интенсивным вылетом имаго куликоморфных насекомых (хирономид подсем. Chironominae трибы Tanitarsini – *Paratanytarsus confusus* Palmen, 1960; *P. inopertus* (Walker, 1856); *Tanytarsus nemorosus* Edwards, 1929; *T. volgensis* Miseiko, 1967 и хаоборид), а также прочих групп амфибиотических насекомых – отряд Ephemeroptera, Trichoptera и Neuroptera.

С третьей декады августа до середины сентября плотность вылета имаго оставалась на относительно стабильном низком уровне (3–10 экз./м² в сут), а затем еще более сократилась ($U = 35,00$; $p = 0,01$) (см. рис. 5). В течение последней недели периода вылета имаго (конец второй декады сентября) в ловушках обнаружены только единичные особи куликоморфных двукрылых (семейства Chironomidae и Chaoboridae).

Годовой вынос и сезонная динамика потоков биомассы, энергии и биогенных элементов, формируемых при вылете амфибиотических насекомых. Динамика потоков сухой биомассы, вынесенной амфибиотическими насекомыми из оз. Холодное в 2008 г. (см. рис. 5) в основном повторяла колебания их численности (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $r_s = 0,95$; $p < 0,001$): первый пик установлен в первой декаде мая (до 4,8 мг сухой биомассы/м² акватории в сут). В это время из озера вылетали крупные представители сем. Chironomidae подсем. Chironominae трибы Chironomini (*C. tentans*; *C. pallidivittatus*; *Ch. curabilis*). Затем вынесенная с вылетающими имаго биомасса резко уменьшалась ($U = 16,11$; $p = 0,02$) и в последующие пять недель (до конца июня) не превышала 0,3 мг сухой биомассы/м² в сут.

В начале июля поток биомассы постепенно увеличивался ($U = 30,02$; $p = 0,05$) и достигал второго пика во второй декаде июля (до 11,3 мг сухой биомассы/м² в сут). В этот период отмечена вторая волна вылета крупных (*C. tentans*; *Ch. curabilis*) и массовых видов хирономид (*E. albipennis*; *Sch. schineri* и др.), а также пик вылета имаго хаоборид, поденок и ручейников.

В третьей декаде августа поток биомассы постепенно уменьшался ($U = 31,21$; $p = 0,04$) и сохранялся до конца сезона вылета имаго

на относительно стабильном уровне (до 5,2 мг сухой биомассы/м² в сут), не образуя значимых пиков ($H = 8,73$; $p = 0,12$). В этот период значимую роль в потоке биомассы между водными и наземными экосистемами через поверхность “вода – воздух” играл массовый вылет самок поденок *Caenis robusta* Eaton, 1884; *Cloeon dipterum* (Linnaeus, 1761) на фоне продолжавшегося вылета куликоморфных насекомых.

Общая плотность вылета имаго всех групп амфибиотических насекомых из оз. Холодное в 2008 г. составила 892 экз./м² акватории в год. В 2009 г. плотность вылета в период весеннего пика превышала плотность весеннего вылета 2008 г. почти или больше, чем в три раза – до 35,6 экз./м² в сут. Такая высокая плотность создавалась за счет массового весеннего вылета хирономид подсем. Orthoclaadiinae (*Cricotopus (Isocladius) sylvestris*, *Psectrocladius sordidellus*; 46,3 % от общей плотности вылета) и нескольких видов других хирономид (*E. albipennis*, *D. lobiger*, *T. nemorosus*; 46,1 %), а также массового весеннего вылета хаоборид, происходившего в то же время (6,4 %). В результате общая плотность вылета амфибиотических насекомых через границу “вода – воздух” за весенний период 2009 г. составила 477,9 экз./м² в год, представленных исключительно куликоморфными насекомыми.

Из оз. Садок весной 2009 г. зарегистрирован вылет 12 видов куликоморфных насекомых отряда Diptera. В этот период озеро покидали исключительно имаго хирономид (преобладали представители подсемейств Chironominae: 58,1 % от общего числа вылетевших особей; Orthoclaadiinae – 38,4 %), тогда как представители других семейств двукрылых насекомых отсутствовали. Суточная плотность вылета имаго хирономид достигала пика в первой декаде мая (до 23,1 экз./м²). Из оз. Ленивое за весенний сезон 2009 г. зарегистрирован вылет представителей шести видов куликоморфных двукрылых насекомых (сем. Chironomidae). Вылет из оз. Ленивое достигал наибольшей плотности в середине мая (до 23,7 экз./м² в сут). Среди хирономид, вылетавших через поверхность воды озера, преобладали представители подсемейства Chironominae (94,2 % от общего числа вылетев-

ших особей), кроме того, отмечены единичные особи подсемейства Orthoclaadiinae.

Общее количество сухой биомассы, вынесенной амфибиотическими насекомыми через границу “вода – воздух” за сезон вылета имаго с открытой акватории оз. Холодное за 2008 г., составило 0,35 г сухой биомассы/м² акватории (3,5 кг сухой биомассы/га, табл. 2) или 6,2 кг сухой биомассы в пересчете на площадь водоема. При этом куликоморфные насекомые выносили 76 % всей биомассы амфибиотических насекомых, экспортированной из водоема в наземные экосистемы (в том числе хирономиды – 61 %, хаобориды – 15 %), а вклад прочих насекомых (поденок, ручейников и сетчатокрылых) оказался незначителен (табл. 3).

Количество биомассы, вынесенной амфибиотическими насекомыми через границу “вода – воздух” с открытой акватории оз. Холодное за весну 2009 г. (см. табл. 1), в 2,4 раза превышало данный показатель 2008 г. ($U = 24,11$; $p = 0,01$), что определялось большей плотностью вылета ряда куликоморфных насекомых – хирономин (*E. albipennis*, *Dicrotendipes lobiger*, *T. nemorosus*) и ортокладиин (*Psectrocladius sordidellus*, *Cricotopus sylvestris*) в 2009 г. Потоки биомассы, вынесенной в апреле – мае 2009 г. амфибиотическими насекомыми через границу “вода – воздух” озер Холодное, Ленивое и Садок (см. табл. 2), значимо не отличались (критерий Манна – Уитни, $p > 0,055$). При этом численность имаго, вылетающих за весенний период из оз. Холодное, превышала количественные характеристики вылета из озер Ленивое ($U = 33,15$; $p = 0,02$) и Садок ($U = 17,30$; $p = 0,04$). Вся биомасса, вынесенная за сезон вылета из озер Ленивое и Садок, экспортирована куликоморфными насекомыми (см. табл. 2).

В 2008 г. имаго выносили из оз. Холодное 1,87 ккал/м² акватории за год (в том числе куликоморфные – 1,44 ккал/м²; 77,0 % от общего потока энергии), причем на весенний период приходилось 12,8 % потока энергии (0,23 ккал/м²), вынесенной имаго исключительно куликоморфных насекомых (см. табл. 1). Основная часть потока энергии вынесена через границу “вода – воздух” оз. Холодное во второй половине лета и осенью – 87,2 %

Т а б л и ц а 2

Плотность вылета имаго амфибиотических насекомых из пойменных озер, потоки сухой биомассы (*E*) и энергии через границу “вода – воздух”

Озеро	Период	Плотность вылета, экз./м ²	Потоки				
			<i>E</i> , г/м ²	энергия, ккал/м ²	биогенные элементы, мг/м ²		
					С	Н	Р
2008 г.							
Холодное	Апрель –	126 ± 26	0,04 ± 0,01	0,23 ± 0,07	22,0 ± 6,4	4,4 ± 1,3	0,4 ± 0,1
	май	108–164	0,03–0,06	0,16–0,32	15,5–29,9	3,1–6,0	0,3–0,6
	Июнь –	764 ± 351	0,31 ± 0,14	1,64 ± 0,76	154,3 ± 71,6	30,9 ± 14,3	3,1 ± 1,4
	сентябрь	396–1282	0,16–0,50	0,82–2,68	77,9–249,3	15,6–49,9	1,6–5,0
	Всего	892 ± 349 508–1408	0,35 ± 0,14 0,19–0,53	1,87 ± 0,74 1,02–2,84	176,3 ± 69,9 96,4–264,8	35,3 ± 13,9 19,3–53,0	3,5 ± 1,4 1,9–5,3
2009 г.							
Холодное	Апрель –	478 ± 59	0,11 ± 0,01	0,56 ± 0,06	53,4 ± 5,2	10,7 ± 1,0	1,1 ± 0,1
	май	421–545	0,10–0,12	0,50–0,63	47,5–60,0	9,5–12,0	1,0–1,2
Садок		332 ± 91	0,12 ± 0,03	0,61 ± 0,15	57,7 ± 14,3	11,6 ± 2,9	1,2 ± 0,3
		228–402	0,09–0,14	0,46–0,76	43,5–72,1	8,7–14,4	0,9–1,4
Ленивое		311 ± 106	0,15 ± 0,05	0,80 ± 0,23	75,1 ± 21,5	15,0 ± 4,3	1,5 ± 0,4
		199–426	0,11–0,21	0,57–1,11	53,5–105,1	10,7–21,0	1,1–2,1

П р и м е ч а н и е. В числителе – среднее значение ± *SD*, в знаменателе – min – max.

Т а б л и ц а 3

Таксономическая структура потока сухой биомассы (*E*), вынесенной имаго амфибиотических насекомых через границу “вода – воздух” пойменных озер р. Волга

Название таксона	Оз. Холодное		Оз. Садок		Оз. Ленивое			
	2008 г.		2009 г.		<i>E</i> , г/м ²	доля от общего выноса, %		
	<i>E</i> , г/м ²	доля от общего выноса, %	<i>E</i> , г/м ²	доля от общего выноса, %				
Куликоморфные Diptera	0,271	76,4	0,110	99,9	0,116	100	0,151	100
В том числе:								
Chironomidae	0,216	61,0	0,100	90,9	0,116	100	0,151	100
Chaoboridae	0,055	15,4	0,010	9,0	–	–	–	–
Прочие амфибиотические насекомые	0,083	23,6	0,001	0,01	–	–	–	–
В том числе:								
Ephemeroptera	0,053	15,1	0,001	0,01	–	–	–	–
Trichoptera	0,022	6,2	–	–	–	–	–	–
Neuroptera	0,008	2,3	–	–	–	–	–	–
Всего	0,354	100	0,111	100	0,116	100	0,151	100

(1,64 ккал/м²). При этом наибольший вклад в данный процесс вносили имаго куликоморфных двукрылых насекомых (1,21 ккал/м²; 73,8 %).

Пиковое значение потока энергии, выносимой из оз. Холодное, достигнуто в начале мая – 0,19 ккал/м² акватории в нед. С середины мая до конца июня, когда вылет из озера был минимален, поток энергии уменьшался, за этот период из водоема выносилось около 0,02 ккал/м². С начала июля поток энергии из водоема, вынесенный с вылетом амфибиотических насекомых, вновь начинал увеличиваться и достигал пика во второй декаде июля (до 0,42 ккал/м² в нед.).

Вынос углерода насекомыми из оз. Холодное за 2008 г. составил 0,18 г/м² акватории в год (в том числе куликоморфными насекомыми – 0,14 г/м²), азота – 0,04 г/м² (0,03 г/м²), фосфора – 0,004 г/м² (0,003 г/м²), что в пересчете на площадь акватории озера составило для углерода – 3,20 кг в год (в том числе куликоморфными насекомыми – 2,44 кг), для азота – 0,71 кг (0,54 кг), для фосфора – 0,07 кг (0,05 кг).

Поток энергии из оз. Холодное весной 2009 г. оказался больше, чем в 2008 г. в 2,4 раза; такая же закономерность отмечена по переносу углерода, азота и фосфора. Потоки биомассы, энергии и биогенных элементов (углерода, азота и фосфора) через границу “вода – воздух” озер Холодное, Ленивое и Садок весной 2009 г. значимо не различались ($p > 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность вылета имаго из пойменных озер р. Волга (Саратовская обл.) находится на невысоком уровне по сравнению с данными других авторов, установленными на озерах Северной Америки и Европы (от 1 до 5 тыс. экз./м² в год) [Judd, 1964; Klaassen, 1967; Singh et al., 1984; Walter, 1985; Rosenberg et al., 1988; Sherk, Rau, 1992; Leeper, Taylor, 1998; MacKenzie, Kaster, 2004; Gratton et al., 2008; Hoekman et al., 2011; Raikow et al., 2011; Ivković et al., 2012; и др.]. С другой стороны, полученные нами данные по плотности вылета имаго амфибиотических насекомых близки к таковым для некоторых

канадских озер [Welch, 1973] и эстуария р. Литл [MacKenzie, 2004], а также приближаются к плотности вылета из небольших горных озер во Франции [Sherk, Rau, 1992, 1996]. Примерно на таком же количественном уровне происходил вылет имаго из болот Воронежской обл., однако видовой состав насекомых сильно отличался [Силина, 2007].

Плотность вылета имаго из водоема, как правило, связана с локальными биотопическими условиями, географически этот показатель варьирует мало. Высокие численные показатели вылета имаго отмечаются как для тропических водоемов, например, в малых реках Филиппинских островов – 26 тыс. экз./м² в год [Freitag, 2004], так и для водоемов Центральной Европы, например, в озерах северной Германии – 10,6 тыс. экз./м² в год [Poerperl, 2000], США – до 16 тыс. экз./м² в год [Stagliano et al., 1998], а также для северных широт – в озерах и реках Исландии – до 185 тыс. экз./м² в год [Gardarsson et al., 2004].

Сравнение с другими исследованными водоемами показало, что годовой вынос биомассы из оз. Холодное соответствует среднему уровню потоков биомассы из водоемов такого же типа [Rosenberg et al., 1988; Sherk, Rau, 1996; и др.]. Вынос сухой биомассы амфибиотическими насекомыми за год оценивался в пределах 0,11–2,87 г/м² в год [Welch, 1973; Rosenberg et al., 1988; Spänhoff, Kaschek, 2004; и др.]. При этом наибольший вынос биомассы указывался для пустынных ручьев Северной Америки [Jackson, Fisher, 1986]. Большая биомасса, как правило, связана с участием в ее переносе групп амфибиотических насекомых с большим весом, например стрекоз [MacKenzie, Kaster, 2004]. Однако основную роль в потоках биомассы через границу “вода – воздух” пойменных озер р. Волга играют куликоморфные насекомые, уступающие по своим размерно-весовым характеристикам этим таксонам.

Сравнение вылета имаго из пойменных озер р. Волга с процессами в болотных экосистемах Воронежской обл. [Силина, 2007] показывает, что при сопоставимой плотности вылета за сезон вынос биомассы из оз. Холодное примерно в 5 раз меньше. Меньший вынос биомассы насекомыми может быть свя-

зан с тем, что на некоторых участках болотных экосистем в вылете доминировали крупные имаго различных семейств двукрылых подотряда Brachycera (их вылет происходит через границу “вода – суша”, иногда после окукливания в почве в наземных условиях, поэтому в данном исследовании не обсуждается).

Отмеченная нами бимодальность вылета имаго амфибиотических насекомых (наличие двух пиков численности и биомассы) в целом характерна для многих водоемов умеренного пояса [Gratton et al., 2008; Egan et al., 2015]. Величина потока биомассы определялась количеством вылетающих имаго, видовым составом и размерно-весовыми характеристиками особей наиболее многочисленных видов куликоморфных двукрылых. Некоторыми авторами показано преобладание в вылете имаго хирономид мелких видов с относительно коротким периодом развития [Ververk et al., 2008]. Однако на исследованных нами водоемах массовый вылет имаго мелких видов ортокладиин (*Psectrocladius sordidellus*, *Cricotopus sylvestris*) и хирономин (*Dicrotendipes lobiger* (Kieffer, 1921), *T. nemorosus*) не приводил к существенному увеличению потока биомассы из водных экосистем в наземные. Наибольший вклад в формирование потоков вещества и энергии вносили крупные виды хирономид (*Chironomus* sp., *Glyptotendipes* sp.), хабориды, а также хирономиды среднего размера, но имеющие несколько генераций в течение года и достигающие высокой численности в бентосных сообществах. Доминирующая роль имаго хирономид процесса обмена биомассой и энергией между озерными и наземными экосистемами соответствует количественному развитию популяций личинок видов данного семейства и их роли в формировании структуры бентосных сообществ исследованных нами пойменных озер [Демина и др., 2013] и в целом водных экосистем в бассейне Нижней Волги [Зинченко, Малиновская, 2013].

Численность и биомасса имаго весенних генераций куликоморфных насекомых оказались в несколько раз ниже этих показателей по личинкам в бентосе озер перед началом вылета. Численность имаго различных видов насекомых составляла 22–50 % численности личинок тех же видов в бентосе, а

биомасса – только 9–10 % [Демина и др., 2013]. Возможными причинами различия биомассы личинок насекомых в бентосе и имаго, вылетающих из водоемов, можно считать выедание личинок и куколок амфибиотических насекомых хищниками [Oliver, 1971; Pinder, 1977; Iwakuma, Yasuno, 1983; MacKenzie, Kaster, 2004; Feuchtmaуr et al., 2007; Grage et al., 2012], а также высокую естественную смертность куколок в период метаморфоза.

Полученные данные по выносу азота и фосфора сопоставимы с результатами расчета потоков этих элементов другими исследователями для водохранилищ. Так, М. В. Мартынова [1985] оценивала поток азота от 0,004 до 0,45 г/м² в год для разных водохранилищ, а поток фосфора – от 0,0004 до 0,045 г/м² в год. При этом отмечена небольшая роль хирономид в удалении из донных отложений соединений фосфора и азота [Vallentyne, 1952; Мартынова, 1985]. Процессы выноса биомассы при вылете имаго насекомых имеют значение на литоральных участках как фактор, ускоряющий локальный круговорот N и P [Мартынова, 1985]. Величины выноса N и P для пойменных озер р. Волга оказались выше рассчитанных для Саратовского водохранилища, но ниже, чем для Можайского и Рыбинского [Мартынова, 1985].

Потоки биомассы, энергии и биогенных элементов (углерода, азота и фосфора) через границу “вода – воздух” озер Холодное, Ленивое и Садок весной 2009 г. значительно не различались. Очевидно, что обменные процессы, обусловленные вылетом имаго амфибиотических насекомых, имеют сопоставимое количественное развитие на пойменных озерах в долине р. Волга в исследованном регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Годовой поток сухой биомассы через границу “вода – воздух” оз. Холодное составляет 0,35 г/м² акватории и формируется в основном куликоморфными насекомыми (76,1 %): крупными видами хирономид, хаборидами, а также хирономидами среднего размера, но с несколькими генерациями в течение года и высокой численностью в бентосных сообществах. Потоки биомассы, вынесенной амфибиотическими насекомыми из озер Садок и

Ленивое за весенний период, значительно менее выражены, составляют 0,11–0,15 г/м² и полностью формируются хирономидами.

Поток энергии при вылете имаго из оз. Холодное за год составляет 1,87 ккал/м² акватории (в том числе, куликоморфные насекомые – 1,44 ккал/м²). За весенний период потоки энергии при вылете имаго через границу “вода – воздух” из пойменного оз. Холодное, а также из озер Садок и Ленивое количественно близки (0,56–0,80 ккал/м²).

Вынос углерода при вылете имаго насекомых из оз. Холодное за 2008 г. составляет 0,18 г/м² акватории в год, азота – 0,04 г/м², фосфора – 0,004 г/м². Весной 2009 г. на трех исследованных озерах обнаружен сопоставимый вынос биогенных элементов: оз. Холодное – С – 0,053, N – 0,011, P – 0,001 мг/м²; оз. Садок, С – 0,058, N – 0,012, P – 0,002 мг/м²; оз. Ленивое, С – 0,075, N – 0,015, P – 0,002 мг/м².

ЛИТЕРАТУРА

- Гайдышев И. Анализ и обработка данных: спец. справочник. СПб.: Питер, 2001. 752 с.
- Демина И. В. Роль куликоморфных насекомых (Diptera, Nematocera) в формировании потоков вещества и энергии через границу вода – воздух пойменных озер р. Волга (Саратовская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2014. 220 с.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Демин А. Г. Имагоуловитель для количественного учета вылета гетеротопных насекомых на границе “вода – воздух” в стоячих водоемах // Поволжск. экол. журн. 2009. № 1. С. 65–68.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Сообщества макрозообентоса пойменных озер долины р. Волги (окр. г. Энгельса) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 1. С. 84–96.
- Запольская Т. И., Шалапенко Е. С. Энергетические эквиваленты биомассы насекомых в биогеоценозе многолетних трав: мат-лы VII съезда ВЭО. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1974. Ч. 1. С. 41–42.
- Зинченко Т. Д., Малиновская Л. В. Изучение хирономид (Diptera, Chironomidae) в низовьях Волги и в Северном Каспии и их многолетнее изменение биомассы // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 508–517.
- Мартынова М. В. Роль некоторых бентосных организмов в удалении соединений азота и фосфора из донных отложений (обзор) // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 6. С. 44–48.
- Силина А. Е. Вынос вещества и энергии из болотной экосистемы при эмергенции насекомых: сукцессионный аспект // Проблемы водной энтомологии России и современных стран: мат-лы III Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: Изд-во ВГУ, 2007. С. 303–320.
- Харитонов А. Ю., Попова О. Н. Миграции стрекоз (Odonata) на юге Западно-Сибирской равнины // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 3. С. 302–310 [Kharitonov A. Y., Popova O. N., 2011. Migrations of dragonflies (Odonata) in the south of the West Siberian Plain // Entomol. Rev. Vol. 91, N 4. P. 411–419].
- Alberts J. M., Sullivan S. M. P., Kautza A. Riparian swallows as integrators of landscape change in a multiuse river system: Implications for aquatic-to-terrestrial transfers of contaminants // Sci. the Total Environ. 2013. Vol. 463–464. P. 42–50.
- Anderson R. C. Do dragonflies migrate across the western Indian Ocean? // J. Tropical Ecol. 2009. Vol. 25, N 4. P. 347–358.
- Banks J. L., Li J., Herlihy A. T. Influence of clearcut logging, flow duration, and season on emergent aquatic insects in headwater streams of the Central Oregon Coast Range // J. North Amer. Benthol. Soc. 2007. Vol. 26, N 4. P. 620–632.
- Bartrons M., Papeş M., Diebel M. W., Gratton C., Zanden M. J. Regional-level inputs of emergent aquatic insects from water to land // Ecosystems. 2013. Vol. 16, N 7. P. 1353–1363.
- Baxter C. V., Fausch K. D., Carl Saunders W. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. 2005. Vol. 50, N 2. P. 201–220.
- Bogan M. T., Lytle D. A. Seasonal flow variation allows “time-sharing” by disparate aquatic insect communities in montane desert streams // Ibid. 2007. Vol. 52, N 2. P. 290–304.
- Bried J. T., Ervin G. N. Distribution of adult Odonata among localized wetlands in east-central Mississippi // Southeastern Naturalist. 2005. Vol. 4, N 4. P. 731–744.
- Briers R. A., Cariss H. M., Geoghegan R., Gee J. H. R. The lateral extent of the subsidy from an upland stream to riparian lycosid spiders // Ecography. 2005. Vol. 28, N 2. P. 165–170.
- Burdon F. J., Harding J. S. The linkage between riparian predators and aquatic insects across a stream-resource spectrum // Freshwater Biol. 2008. Vol. 53, N 2. P. 330–346.
- Chan E. K. W., Yu Y. T., Zhang Y., Dudgeon, D. Distribution patterns of birds and insect prey in a tropical riparian forest // Biotropica. 2008. Vol. 40, N 5. P. 623–629.
- Chan E. K. W., Zhang Y., Dudgeon D. Contribution of adult aquatic insects to riparian prey availability along tropical forest streams // Marine and Freshwater Res. 2007. Vol. 58, N 8. P. 725–732.
- Cole J. J., Prairie Y. T., Caraco N. F., McDowell W. H., Tranvik L. J., Striegl R. G., Duarte C. M., Kortelainen P., Downing J. A., Middelburg J. J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget // Ecosystems. 2007. Vol. 10, N 1. P. 172–185.
- Coffman W. P. Energy flow in a woodland stream ecosystem: The taxonomic composition and phenology of the Chironomidae as determined by the collection of pupal exuviae // Arch. Hydrol. 1973. Vol. 71. P. 281–322.
- Cummins K. W., Wuycheck J. C. Caloric equivalents for investigation in ecological energetics // Mittlung In-

- ternationale Für Theoretische und Angewandte Limnologie. 1971. N 18. 158 p.
- Egan A. T., Ferrington Jr. L. C., Lafrancois T., Edlund M. B. Seasonal variation in chironomid emergence from coastal pools // *Europ. Journ. Environ. Sci.* 2015. Vol. 5, N 1. P. 15 – 23.
- Fausch K. D., Power M. E., Murakami M. Linkages between stream and forest food webs: Shigeru Nakano's legacy for ecology in Japan // *Trends in Ecology & Evolution.* 2002. Vol. 17, N 9. P. 429–434.
- Fenoglio S., Bo T., Tierno de Figueroa J. M., López-Rodríguez M. J., Malacarne G. A comparison between local emergence patterns of *Perla grandis* and *Perla marginata* (Plecoptera, Perlidae) // *Hydrobiologia.* 2008. Vol. 607, N 1. P. 11–16.
- Feuchtmayr H., McKee D., Harvey I. F., Atkinson D., Moss B. Response of macroinvertebrates to warming, nutrient addition and predation in large-scale mesocosm tanks // *Ibid.* 2007. Vol. 584, N 6. P. 425–432.
- Freitag H. Composition and longitudinal patterns of aquatic insect emergence in small rivers of Palawan Island, the Philippines // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2004. Vol. 89, N 4. P. 375–391.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // *Lipids in Aquatic Ecosystems* / eds. M. Kainz, M. T. Brett, M. T. Arts. New York: Springer, 2009. P. 179–210.
- Gardarsson A., Einarsson A., Gíslason G. M., Hrafnisdóttir T., Ingvason H. R., Jonsson E., Olafsson J. S. Population fluctuations of chironomid and simuliid Diptera at Myvatn in 1977–1996 // *Aquat. Ecol.* 2004. Vol. 38, N 2. P. 209–217.
- Grage H. G., Kratina P., Thompson P. L., Pallen W. J., Richardson J. S., Shurin J. B. Warming, eutrophication, and predator loss amplify subsidies between aquatic and terrestrial ecosystems // *Global Change Biol.* 2012. Vol. 18, N 2. P. 504–514.
- Gratton C., Donaldson J., Zanden M. J. V. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in northeast Iceland // *Ecosystems.* 2008. Vol. 11, N 5. P. 764–774.
- Greenwood M. J. The population dynamics of a riparian spider: interactive effects of flow-related disturbance on cross-ecosystem subsidies and spider habitat. University of Canterbury, 2007. 136 p.
- Grimm N. B., Gergel S. E., McDowell W. H., Boyer E. W., Dent C. L., Groffman P., Hart S. C., Harvey J., Johnston C., Mayorga E., McClain M. E., Pinay G. Merging aquatic and terrestrial perspectives of nutrient biogeochemistry // *Oecologia.* 2003. Vol. 137, N 4. P. 485–501.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // *Freshwater Biol.* 2008. Vol. 53, N 1. P. 181–193.
- Hummer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia Electronica.* 2001. Vol. 4, N 1. P. 1–9.
- Hoekman D., Dreyer J., Jackson R. D., Townsend P. A., Gratton C. Lake to land subsidies: Experimental addition of aquatic insects increases terrestrial arthropod densities // *Ecology.* 2011. Vol. 92, N 11. P. 2063–2072.
- Ivković M., Mičetić Stanković V., Mihaljević Z. Emergence patterns and microhabitat preference of aquatic dance flies (Empididae; Clinocerinae and Hemerodromiinae) on a longitudinal gradient of barrage lake system // *Limnologica – Ecol. Management Inland Waters.* 2012. Vol. 42, N 1. P. 43–49.
- Iwakuma T., Yasuno M. Fate of the univoltine chironomid, *Tokunagayusurika akamusi* (Diptera: Chironomidae), at emergence in Lake Kasumigaura, Japan // *Arch. Hydrobiol.* 1983. Vol. 99, N 1. P. 37–59.
- Iwata T. Linking stream habitats and spider distribution: spatial variations in trophic transfer across a forest-stream boundary // *Ecol. Res.* 2007. Vol. 22, N 4. P. 619–628.
- Jackson J. K., Fisher S. G. Secondary production, emergence, and export of aquatic insects of a Sonoran Desert stream // *Ecology.* 1986. Vol. 67, N 3. P. 629–638.
- Jonsson M., Wardle D. A. The influence of freshwater-lake subsidies on invertebrates occupying terrestrial vegetation // *Acta Oecologica.* 2009. Vol. 35, N 5. P. 698–704.
- Judd W. W. A study of the population of insects emerging as adults from Saunders Pond at London, Ontario // *Amer. Midl. Nat.* 1964. Vol. 7, N 2. P. 402–414.
- Kato C., Iwata T., Nakano S., Kishi D. Dynamics of aquatic insect flux affects distribution of riparian web-building spiders // *Oikos.* 2003. Vol. 103, N 1. P. 113–120.
- Klaassen H. E. An evaluation of the bottom fauna and its role as fish food in Fern Lake. Washington: Ph. D. Thesis, University of Washington. Seattle: Washington, 1967. 308 p.
- Kovats Z., Ciborowski J., Corcum L. Inland dispersal of adult aquatic insects // *Freshwater Biol.* 2003. Vol. 36, N 2. P. 265–276.
- Kraus J. M., Vonesh J. R. Fluxes of terrestrial and aquatic carbon by emergent mosquitoes: a test of controls and implications for cross-ecosystem linkages // *Oecologia.* 2012. Vol. 170, N 4. P. 1111–1122.
- Leeper D. A., Taylor B. E. Insect emergence from a South Carolina (USA) temporary wetland pond, with emphasis on the Chironomidae (Diptera) // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 1998. Vol. 17, N 1. P. 54–72.
- Leigh C., Reis T., Sheldon F. High potential subsidy of dry-season aquatic fauna to consumers in riparian zones of wet-dry tropical rivers // *Inland Waters.* 2013. Vol. 3, N 4. P. 411–420.
- Leroux S. J., Loreau M. Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems // *Ecol. Lett.* 2008. Vol. 11, N 11. P. 1147–1156.
- Lien L. The energy budget of the brown trout population of Övre Heimdalsvatn // *Holarct. Ecol.* 1978. Vol. 1. P. 279–300.
- Lynch R. J., Bunn S. E., Catterall C. P. Adult aquatic insects: potential contributors to riparian food webs in Australia's wet-dry tropics // *Austral Ecol.* 2002. Vol. 27, N 5. P. 515–526.
- MacKenzie R. A. Spatial and temporal patterns in insect emergence from a Southern Maine Salt Marsh // *Amer. Midl. Nat.* 2004. Vol. 153, N 2. P. 257–269.
- MacKenzie R. A., Kaster J. L. Temporal and spatial patterns of insect emergence from a Lake Michigan coastal wetland // *Wetlands.* 2004. Vol. 24, N 3. P. 688–700.
- Malmqvist B. Aquatic invertebrates in riverine landscapes // *Freshwater Biol.* 2002. Vol. 47, N 4. P. 679–694.

- Marczak L. B. Trophic flows across ecosystem boundaries: an examination of the strength and consequences of linkage between stream and forest food webs. Vancouver: University of British Columbia, 2007. 143 p.
- Marczak L. B., Thompson R. M., Richardson J. S. Meta-analysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies // *Ecology*. 2007. Vol. 88, N 1. P. 140–148.
- Marczak L. B., Richardson J. S. Spiders and subsidies: results from the riparian zone of a coastal temperate rainforest // *J. Animal Ecol.* 2007. Vol. 76, N 4. P. 687–694.
- Marczak L. B., Hoover T. M., Richardson J. S. Trophic interception: how a boundary-foraging organism influences cross-ecosystem fluxes // *Oikos*. 2007. Vol. 116, N 10. P. 1651–1662.
- Marczak L. B., Richardson J. S. Growth and development rates in a riparian spider are altered by asynchrony between the timing and amount of a resource subsidy // *Oecologia*. 2008. Vol. 156, N 2. P. 249–258.
- Maul J. D., Belden J. B., Schwab B. A., Whiles M. R., Spears B., Farris J. L., Lydy M. J. Bioaccumulation and trophic transfer of polychlorinated biphenyls by aquatic and terrestrial insects to tree swallows (*Tachycineta bicolor*) // *Environ. Toxicol. Chem.* 2009. Vol. 25, N 4. P. 1017–1025.
- McCauley S. J., Davis C. J., Werner E. E., Robeson M. S. Dispersal, niche breadth and population extinction: colonization ratios predict range size in North American dragonflies // *J. Animal Ecol.* 2013. Vol. 72, N 4. P. 858–865.
- Menge B. A., Chan F., Dudas S., Eerkes-Medrano D., Grorud-Colvert K., Heiman K., Hessing-Lewis M., Iles A., Milston-Clements R., Noble, M. Do terrestrial ecologists ignore aquatic literature? // *Frontiers Ecol. Environ.* 2009a. Vol. 7, N 4. P. 182–183.
- Menge B. A., Chan F., Dudas S., Eerkes-Medrano D., Grorud-Colvert K., Heiman K., Hessing-Lewis M., Iles A., Milston-Clements R., Noble M. Terrestrial ecologists ignore aquatic literature: Asymmetry in citation breadth in ecological publications and implications for generality and progress in ecology // *J. Experim. Marine Biol. and Ecol.* 2009b. Vol. 377, N 2. P. 93–100.
- Murakami M., Nakano S. Indirect effect of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through by birds predation // *Ecol. Lett.* 2002. Vol. 5, N 3. P. 333–337.
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs // *Proc. National Acad. Sci.* 2001. Vol. 98, N 1. P. 166–170.
- Nelson J. A., Stallings C. D., Landing W. M., Chanton J. Biomass transfer subsidizes nitrogen to offshore food webs // *Ecosystems*. 2013. Vol. 16, N 6. P. 1130–1138.
- Nowlin W. H., González M. J., Vanni M. J., Stevens M. H. H., Fields M. W., Valente J. J. Allochthonous subsidy of periodical cicadas affects the dynamics and stability of pond communities // *Ecology*. 2007. Vol. 88, N 9. P. 2174–2186.
- Oliver D. R. Life history of the Chironomidae // *Ann. Rev. Entomol.* 1971. Vol. 16. P. 211–230.
- Paetzold A., Schubert C. J., Tockner K. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: riparian arthropods feeding on aquatic insects // *Ecosystems*. 2005. Vol. 8, N 7. P. 748–759.
- Paetzold A., Bernet J. F., Tockner K. Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage // *Freshwater Biol.* 2006. Vol. 51, N 6. P. 1103–1115.
- Paetzold A., Tockner K. Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 2005. Vol. 24, N 2. P. 395–402.
- Petersen I., Masters Z., Hildrew A. G., Ormerod, S. J. Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use // *J. Appl. Ecol.* 2004. Vol. 41, N 5. P. 934–950.
- Pinder L. C. V. The Chironomidae and their ecology in chalk streams // Forty-fifth annual report for the year ended 31st March 1977. Ambleside, UK: Freshwater Biological Association, 1977. P. 62–69.
- Poepperl R. Benthic secondary production and biomass emerging from a northern German temperate stream // *Freshwater Biol.* 2000. Vol. 44, N 2. P. 199–211.
- Popova O. N., Kharitonov A. Y. Estimation of the carry-over of substances by dragonflies from water bodies to land in the forest-steppe of West Siberia // *Contemporary Problems Ecol.* 2012. Vol. 5, N 1. P. 34–39.
- Power M. E. Prey exchange between a stream and its forested watershed elevates predator densities in both habitats // *Proc. National Acad. Sci.* 2001. Vol. 98, N 1. P. 14–15.
- Raikow D. F., Walters D. M., Fritz K. M., Mills M. A. The distance that contaminated aquatic subsidies extend into lake riparian zones // *Ecol. Appl.* 2011. Vol. 21, N 3. P. 983–990.
- Ricker W. E. Methods for the assessment of fish production in fresh waters / IBP handbook 3. Oxford: Blackwell, 1968. 313 pp.
- Robb G. N., McDonald R. A., Chamberlain D. E., Bearhop S. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations // *Frontiers Ecol. and Environ.* 2008. Vol. 6, N 9. P. 476–484.
- Rosenberg D. M., Wiens A. P., Bilyj B. Chironomidae (Diptera) of wetlands in northwestern Ontario, Canada // *Holarctic Ecol.* 1988. Vol. 11, N 1. P. 19–31.
- Rosenberg D. M., Wiens A. P., Bilyj B. Sampling emerging Chironomidae (Diptera) with submerged funnel traps in a new northern Canadian reservoir, Southern Indian Lake, Manitoba // *Can. J. of Fish. and Aq. Sci.* 1980. Vol. 37, N 6. P. 927–936.
- Rundio D. E., Lindley S. T. Reciprocal fluxes of stream and riparian invertebrates in a coastal California basin with Mediterranean climate // *Ecol. Res.* 2012. Vol. 27, № 3. P. 539–550.
- Sabo J. L., Power M. E. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey // *Ecology*. 2002a. Vol. 83, N 11. P. 1860–1869.
- Sabo J. L., Power M. E. Numerical response of lizards to aquatic insects and short-term consequences for terrestrial prey // *Ibid.* 2002b. Vol. 83, N 7. P. 3023–3036.
- Sanzone D. M. Linking communities across ecosystem boundaries: the influence of aquatic subsidies on terrestrial predators. University of Georgia, Athens. 2001. 274 p.
- Sanzone D. M., Meyer J. L., Marth E., Gardiner E. P., Tank J. L., Grimm N. B. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators // *Oecologia*. 2003. Vol. 134, N 2. P. 238–250.

- Schreiber S., Rudolf V. H. W. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles: Coupling ecosystems with complex life cycles // *Ecol. Lett.* 2008. Vol. 11, N 6. P. 576–587.
- Sherk T., Rau G. Emergence of Chironomidae from Findley Lake and two ponds in the Cascade Mountains, USA // *Neth. Journ. Aquat. Ecol.* 1992. Vol. 26, N 2. P. 321–330.
- Sherk T., Rau G. Emergence of Chironomidae from Findley Lake in the coniferous forest of the Cascade Mountains after early and late thaws // *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 318, N 1. P. 85–101.
- Singh M. P., Smith S. M., Harrison A. D. Emergence of some caddisflies (Trichoptera) from a wooded stream in Southern Ontario // *Ibid.* 1984. Vol. 112, N 3. P. 223–232.
- Spänhoff B., Kaschek N., Meyer E. I. Laboratory investigation on community composition, emergence patterns and biomass of wood-inhabiting Chironomidae (Diptera) from a sandy lowland stream in Central Europe (Germany) // *Aquat. Ecol.* 2004. Vol. 38, N 4. P. 547–560.
- Stagliano D. M., Benke A. C., Anderson D. H. Emergence of aquatic insects from two habitats in a small wetland of the southeastern USA: temporal patterns of numbers and biomass // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 1998. Vol. 17, N 1. P. 37–53.
- Vallentyne J. R. Insect removal of nitrogen and phosphorous compounds from Lakes // *Ecology.* 1952. Vol. 33, N 4. P. 573–577.
- Ververk W. C. E. P., Siepel H., Esselink H. Applying life-history strategies for freshwater macroinvertebrates to lentic waters // *Freshwater Biol.* 2008. Vol. 53, N 9. P. 1739–1753.
- Walters D. M., Fritz K. M., Otter R. R. The dark side of subsidies: adult stream insects export organic contaminants to riparian predators // *Ecol. Appl.* 2008. Vol. 18, N 8. P. 1835–1841.
- Walter R. A. Species composition, distribution, population, biomass and behavior: Benthic macroinvertebrates / An Ecosystem Approach to Aquatic Ecology: Mirror Lake and Its Environment / ed. G. E. Likens. New York: Springer-Verlag, 1985. P. 204–228.
- Welch H. E. Emergence of Chironomidae (Diptera) from Char Lake, Resolute, Northwest Territories // *Can. Journ. Zool.* 1973. Vol. 51. № 11. P. 1113–1123.
- Wesner J. S. Seasonal variation in the trophic structure of a spatial prey subsidy linking aquatic and terrestrial food webs: adult aquatic insects // *Oikos.* 2010. Vol. 119, N 1. P. 170–178.
- Wrubleski D. A. Chironomidae (Diptera) of peatlands and marshes in Canada // *Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada* / eds. D. M. Rosenberg, H. V. Danks. 1987. P. 141–161.
- Yard H. K., Van Riper III C., Brown B. T., Kearsley M. J., Diets of insectivorous birds along the Colorado River in Grand Canyon, Arizona // *Condor.* 2004. Vol. 106, N 1. P. 106–115.

Substance and Energy Flows Formed by the Emergence of Amphibiotic Insects Across the Water-Air Boundary on Floodplain Lakes of the Volga River

I. V. DJOMINA¹, M. V. YERMOKHIN², N. V. POLUKONOVA³

¹ Saint Petersburg State University
199034, Saint Petersburg, Universitetskaya emb., 7-9
E-mail: marka26@yandex.ru

² Saratov State University
410012, Saratov, Astrakhanskaya str., 83
E-mail: ecoton@rambler.ru

³ Saratov State Medical University
410012, Saratov, Bolshaya Kazachya str., 112
E-mail: polukonovanv@yandex.ru

The substance flow across the water-air boundary on the floodplain lake Kholodnoye (Saratov Oblast) is generally formed by the Culicomorpha (76.1 %) and accounts for 0.35 g/m² of the lake area per year. The energy flow amounts to 1.87 kcal/m², and its most part accounts for the second half of summer and autumn. Annual removal of biogenic elements: 0.18 g/m² for carbon, 0.04 g/m² for nitrogen, 0.004 g/m² for phosphorus. The greatest contribution to flows of substance and energy is brought by large species of midges, as well as phantom midges and medium-sized midges which produce several generations within a year and reach high abundance at a larval stage. Other floodplain lakes of the Volga river with similar biotopical features and species composition of amphibiotic insects are characterized by a quantitatively similar level of exchange processes with adjacent land ecosystems across the water-air boundary.

Key words: amphibiotic insects, floodplain lakes, imago emergence, substance flow, energy flow, biogenic elements, midges.