

Вылет амфибиотических насекомых из пойменного озера в Усманском бору среднерусской лесостепи

А. Е. СИЛИНА

Государственный заповедник “Белогорье”
309342, пос. Борисовка, пер. Монастырский, 3
E-mail: allasilina@list.ru

Статья поступила 19.11.15

Принята к печати 12.01.16

АННОТАЦИЯ

В статье приводится анализ вылета насекомых из пойменного озера малой реки Усмань в Усманском бору (Воронежская обл.). Даны показатели численности и частоты встречаемости для представителей 103 видов из семи отрядов. Выявлены массовые и доминирующие виды и группы (*Chaoborus flavicans* (Mg.) (Diptera), *Cloeon inscriptum* (Bgtss.), *C. dipterum* (L.) (Ephemeroptera) и *Scirtes hemisphaericus* (L.) (Coleoptera)). Численность вылетающих насекомых составила $1795,5 \pm 174,0$ экз./м², биомасса – $6756 \pm 607,5$ мг/м² водной поверхности за вегетационный период. Дана оценка масштабов выноса биомассы в весовых и энергетических единицах, а также основных биогенных элементов – углерода, азота, фосфора и незаменимых ПНЖК при вылете насекомых в пойменные наземные экосистемы.

Ключевые слова: вылет, вынос биомассы, численность, амфибиотические насекомые.

Личинки водноразвивающихся (амфибиотических) насекомых при своем развитии привлекают из среды обитания (донный грунт, обрастания, толща воды) и аккумулируют в своем теле вещества, накапливаемые экосистемой в результате поверхностного стока или продуцируемые ею. При вылете из водоемов окрыленные насекомые транспортируют накопленные вещества и содержащуюся в них энергию из воды в наземные экосистемы против направления поверхностного стока. Формирующимся за счет насекомых потоком веществ из аккумулятивных частей ландшафтов (понижений, являющихся местами концентрирования аллохтонных веществ поверхностного стока и автохтонной органи-

ки водоемов) осуществляется рассеивание различных веществ.

Этот процесс происходит через трофические сети околводных ландшафтов птицами, земноводными, пресмыкающимися, а также некоторыми хищными беспозвоночными (жужелицами и др.), обитающими в приводных биотопах. Трофические структуры пограничных ландшафтов формируют межэкосистемные биогенные потоки, в том числе структурообразующих элементов (углерода, азота, фосфора), загрязнителей различной природы, а также некоторых незаменимых веществ – полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), продуцируемых микроводорослями [Остроумов, 2008; Gladyshev et al., 2009].

Процесс рассеивания микроэлементов, по мнению В. В. Жерихина [1980], в геологическом аспекте мог способствовать предотвращению опустынивания прилегающих территорий.

Изучение экотонных систем “вода – суша” находится на этапе накопления информации, важными задачами исследований являются изучение особенностей экотонных сообществ, а именно механизмов адаптации и сохранения устойчивости биоценотических компонентов в неустойчивой среде, изучение барьерной и мембранной функций экотонов [Залетаев, 1997; Новикова, 2008].

Цель исследований – изучение процессов вылета амфибиотических насекомых из пойменной водной экосистемы Донского речного бассейна и выявление масштабов выноса биомассы и отдельных химических элементов за ее пределы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемая территория находится на западной окраине Окско-Донской равнины Среднерусской лесостепи [Дроздов, 1978; Бережной, 1983], в широтном аспекте – на юге средней полосы европейской части России (51°48'90" с. ш., 39°22'54,07" в. д.).

Усманский бор является одним из самых крупных островных лесных массивов Центрального Черноземья России (площадь 610 км²). Глубины залегания верхнего горизонта грунтовых вод находятся в пределах 2–15 м, основной тип грунта – пески с прослойками глины [Дроздов, Хмелев, 1983].

Река Усмань относится к Донскому речному бассейну и является самым крупным левобережным притоком р. Воронеж. В районе исследований пойма р. Усмань низкая, луговая, открытая. Пойменное озеро расположено в левобережной пойме среднего течения р. Усмань в Усманском бору, южнее Воронежского биосферного заповедника, на территории Веневитиновского кордона, в окрестностях биостанции Воронежского государственного университета. Озеро является одним из трех крупных пойменных озер на данном участке поймы, располагается близко к руслу реки (в 45–50 м). Оно имеет округло-овальную форму, площадь составляет 0,3 га,

глубины озера в период исследований достигали 4,5 м в профундали. На акватории являлась выраженной зона распространения Nymphaeaceae (до глубин 1,5 м). В литорали кроме *Nuphar lutea* (L.) Smith произрастали *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L., реже – *Ceratophyllum demersum* L. Вся акватория была покрыта Lemnaceae – *Lemna trisulca* L. и *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Вдоль берега распространены рогозовая (*Typha* sp.) и тростниковая (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) ассоциации. Грунт – тонко-дисперсный черный ил с сильным запахом сероводорода, местами с примесью мелкого песка. Озеро входит в состав обртового угодья смешанного пойменно-микроруслового типа и непосредственно соединяется с рекой бобровым каналом длиной 45 м, с соседним пойменным озером – опосредованно, бобровой тропой из второго бобрового канала [Жицова и др., 2010, 2012]. Поэтому акватория имела характерный облик бобровых прудов со сплошным рясковым зарастанием, что свидетельствует о существенной биогенной дотации в результате жизнедеятельности посещающих озеро бобров.

Для учета вылетающих из воды имаго и субимаго насекомых использовались плавающие конусообразные ловушки с площадью охвата водной поверхности 1 м². Ловушки изготавливались из мельничного газа, в основании конуса ткань крепилась на металлическое кольцо. Над большими глубинами ловушки устанавливали на плавающих деревянных плотиках, на мелководьях – подвешивали на деревянные П-образные стойки [Савицкий и др., 1986]. Ловушки устанавливались в пяти пунктах озера, над глубинами 0,5–4,5 м с шагом глубины в 1 м. Над каждой из указанных глубин установлено по одной ловушке в наиболее типичных микробиотопах: в заросшей погруженными макрофитами литорали (0,5 и 1,5 м), в сублиторали на береговом скосе (2,5 м) и в профундали озера (3,5 и 4,5 м).

Сбор насекомых проводился вручную, в периоды интенсивного вылета – ежедневно, в другие периоды – не реже 3 раз в декаду, при этом перед учетными сутками ловушки освобождали от находящихся в них насекомых (для качественных фаунистических

сборов, либо вытряхивались). Сборы проводились с резиновой лодки, с 7 мая по 23 сентября 1990 г. Всего отработано 340 ловушко-суток (л.-с.) учета, по 68 л.-с. в каждом микробиотопе, собрано 4066 экз. насекомых.

Насекомых фиксировали в 4%-м растворе формальдегида. Взвешивание проводили для каждого вида в пробе на торсионных весах с точностью до 1 мг.

Для количественного анализа вылета насекомых рассчитывали показатели среднесуточной численности на единицу площади акватории (N , экз./м² в сут), что соответствует интенсивности вылета, среднесуточной биомассы (B , мг/м² в сут), что соответствует интенсивности выноса (в сыром весе), численности и биомассы за вегетационный период с 1 м² (при принятии его периода в 150 сут, с начала мая до конца сентября), а также с 1 км² в год (тыс. экз./км², кг/км² акватории). Среднюю величину численности и биомассы насекомых для озера вычисляли как среднюю для всех суточных величин по всем микробиотопам, поскольку небольшая озерная чаша представляла собой воронку с равномерно распределенными глубинами. Для средних величин вычисляли ошибку средней арифметической численности ($N \pm m_N$) и биомассы ($B \pm m_B$). Кроме того, рассчитывали долю численности и биомассы (%) для различных групп и видов и частоту встречаемости насекомых в ловушках (ЧВ, %) как долю ловушко-суток с наличием насекомых в ловушках по отношению ко всему числу отработанных ловушко-суток для отдельных отрядов и видов, для всего водоема и над различными глубинами. Для оценки достоверности различий проводили расчеты t -критерия Стьюдента, их признавали достоверными при уровне значимости $p = 0,05$. Статистические показатели вычисляли с помощью расчетной программы "Медицинская статистика" (<http://medstatistic.ru/calculators.html>).

Для определения насекомых изготавливались временные (в глицерине) и постоянные (в жидкости Фора) препараты на предметных стеклах [Шилова, 1976], использовались Определитель насекомых европейской части СССР (АН СССР) в 5 томах, Определитель насекомых Дальнего Востока СССР (т. 1), а также атлас Н. Malicky [1983]; L. C. V. Pinder

[1978], Chironomidae of the Holarctic region [1989] и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общие сведения о вылете насекомых из пойменного озера. В результате исследований вылета амфибиотических насекомых из пойменного озера в долине р. Усмань выявлено 103 вида насекомых из семи отрядов, 32 семейств и 66 родов. Наиболее разнообразны двукрылые (Diptera) – 78 видов из 18 семейств и 47 родов, что составляет 75,7 % от общего числа видов. Короткоусые двукрылые или мухи (Brachycera) представлены 18 (20) видами из семи семейств, длинноусые или комары (Nematocera) – 58 видами из 11 семейств, наиболее разнообразным из них оказалось семейство хирономид (Chironomidae). Из других отрядов поденки (Ephemeroptera) представлены семью видами из четырех семейств, стрекозы (Odonata) – пятью видами из двух семейств, ручейники (Trichoptera) – шестью видами из трех семейств, перепончатокрылые (Hymenoptera) и жуки (Coleoptera) – по три вида из двух семейств, чешуекрылые (Lepidoptera) – одним видом (табл. 1).

Среднесуточная численность насекомых в 1990 г. составила $11,97 \pm 1,16$ экз./м² в сут, биомасса – $45,04 \pm 4,05$ мг/м² в сут. Это соответствует вылету $1795,5 \pm 174,0$ экз. насекомых с 1 м² водной поверхности за период вылета (150 суток) или 1795,5 млн насекомых с 1 км² акватории. Вынос сырой биомассы за счет вылета насекомых из пойменного озера малой реки в условиях юга средней полосы в прибрежные биотопы составляет $6756 \pm 607,5$ мг с 1 м² за вегетационный сезон или 6756 кг биомассы с 1 км² водной поверхности в год.

Роль различных отрядов и показатели среднесуточной численности и биомассы отличаются между собой. Статистически не значимыми оказались различия по среднесуточной численности и биомассе между двумя мало-значимыми группами (чешуекрылыми и стрекозами) и для биомассы двух доминирующих групп (поденок и двукрылых).

По показателю интенсивности вылета выделяется три группы насекомых: с высокой сред-

Роль различных групп в вылете и выносе биомассы из пойменного оз. Усмань, доля, сроки вылета и частота встречаемости (ЧВ) насекомых в ловушках в 1990 г.

Отряды, подотряды	Показатель						Даты начала и за- вершения вылета
	Число видов	ЧВ, %	$N \pm m_N$, экз./м ² в сут	Доля N , %	$B \pm m_B$, мг/м ² в сут	Доля B , %	
Поденки (Ephemeroptera)	7	46,8	$1,93 \pm 0,23$	16,1	$14,57 \pm 2,56$	32,3	07.05–22.08
Стрекозы (Odonata)	5	3,8	$0,04 \pm 0,01$	0,3	$1,83 \pm 0,53$	4,1	19.05–31.07
Жесткокрылые (Coleoptera)	3	25,3	$1,15 \pm 0,16$	9,6	$4,84 \pm 0,65$	10,8	07.05–17.08
Ручейники (Trichoptera)	6	23,2	$0,53 \pm 0,07$	4,4	$4,07 \pm 0,74$	9,0	30.05–25.08
Чешуекрылые (Lepidoptera)	1	5,0	$0,07 \pm 0,02$	0,6	$0,94 \pm 0,26$	2,1	14.07–23.09
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	3	0,9	$0,01 \pm 0,01$	0,1	$0,05 \pm 0,04$	0,1	19.07–14.08
Двукрылые (Diptera)	78	70,0	$8,24 \pm 1,12$	68,9	$18,74 \pm 2,69$	41,6	07.05–23.09
Длинноусые (Nematocera)	58	56,2	$8,03 \pm 1,11$	67,1	$16,83 \pm 2,68$	37,4	07.05–01.09
Короткоусые (Brachycera)	20	17,9	$0,21 \pm 0,03$	1,8	$1,91 \pm 0,35$	4,2	08.05–23.09
Всего	103	86,8	$11,97 \pm 1,16$		$45,04 \pm 4,05$		07.05–23.09

несуточной численностью – $8,24 \pm 1,12$ экз./м² в сут или 68,9 % от общей численности насекомых (Diptera), с умеренной среднесуточной численностью (Coleoptera и Ephemeroptera), и с низкой – менее 1,0 экз./м² в сут (прочие отряды). Среди последних более значимы Trichoptera (4,4 %), доля других отрядов находилась в пределах 0,1–0,6 % общей численности (см. табл. 1).

Биомасса насекомых из-за разноразмерности представителей групп или их отдельных видов или семейств отличается от выстроенного ряда численности. Так, биомасса доминирующих групп Ephemeroptera и Diptera примерно равнозначна: $14,57 \pm 2,56$ и $18,74 \pm 2,69$ мг/м² (по 32,3 и 41,6 %).

Второстепенными оказались биомассы Trichoptera и Coleoptera, также представленных равнозначными долями. Значение Odonata вдвое ниже, роль Hymenoptera минимальна – 0,1 % (см. табл. 1).

Частота встречаемости представителей различных отрядов находилась в пределах от 70 % для Diptera до 0,9–5,0 % для Hymenop-

tera, Odonata и Lepidoptera. Другие группы характеризовались умеренной встречаемостью (см. табл. 1). Общая частота встречаемости насекомых в ловушках составила 86,8 %.

Видовое разнообразие над различными глубинами находилось в границах 33–72 видов, родовое – 28–48, число семейств – по 15–23, при наличии представителей 6–7 отрядов насекомых над каждой из глубин (табл. 2). Границей смены разнообразия на уровне семейств и видов являлась глубина 2,5 м в незаросшей сублиторали на береговом скосе, ниже которой число семейств стабилизировалось на более низком уровне, а для видов с ростом глубины отмечено их постепенное сокращение. На уровне родов такой рубежной оказалась глубина 1,5 м, после нее родовое разнообразие также постепенно снижалось. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуется литоральная зона озера до глубин 1,5 м (см. табл. 2).

Наиболее значительный вклад в общий вылет и вынос биомассы внесен представи-

Число таксонов амфибиотических насекомых, вылетающих над различными глубинами пойменного озера

Глубина, м	Таксоны	Поденки (Ephemeroptera)	Стрекозы (Odonata)	Жесткокрылые (Coleoptera)	Ручейники (Trichoptera)	Чешуекрылые (Lepidoptera)	Перепончатокрылые (Hymenoptera)	Двукрылые (Diptera)	Всего
0,5	Виды	5	3	3	5	1	—	55	72
	Роды	4	2	3	4	1	—	34	48
	Семейства	3	2	2	3	1	—	12	23
1,5	Виды	4	3	2	4	1	1	37	52
	Роды	3	1	2	3	1	1	23	34
	Семейства	3	1	2	2	1	1	9	19
2,5	Виды	5	1	1	3	1	—	29	39
	Роды	4	1	1	3	1	—	22	32
	Семейства	2	1	1	2	1	—	8	15
3,5	Виды	3	—	1	2	1	1	29	37
	Роды	2	—	1	2	1	1	23	30
	Семейства	2	—	1	2	1	1	11	18
4,5	Виды	4	—	2	2	1	1	23	33
	Роды	3	—	2	2	1	1	19	28
	Семейства	3	—	2	2	1	1	10	19

телями четырех семейств, составивших 89,1 % общей численности и три четверти выносимой биомассы — Baetidae, Scirtidae, Chaoboridae и Chironomidae (табл. 3, 4).

В общем вылете насекомых наиболее многочисленными оказались виды *Cloeon inscriptum* Bengtsson, 1914 (10,5 %), *C. dipterum* L., 1761 (4,4 %), *Scirtes hemisphaericus* (L., 1758) (9,4 %), *Trienodes bicolor* (Curtis, 1834) (2,3 %), *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830) (39,3 %), *Ch. pallidus* (F., 1794) (7,0 %), *Cricotopus silvestris* (F., 1794) (4,4 %), *C. trifasciatus* (Panzer, 1908) (2,0 %), *Polypedilum convictum* (Walker, 1856) (1,9 %) (данные по численности видов за вегетационный сезон (150 сут), приведены в табл. 5).

Наиболее значимыми видами, играющими ведущую роль в выносе биомассы из пойменной озерной экосистемы, оказались, %: *C. inscriptum* (15,5), *C. dipterum* (10,2), *Hepptagenia fuscogrisea* (Retzius, 1783) (3,3), *Leptophlebia vespertina* (L., 1767) (3,1), *S. haemisphaericus* (10,1), *C. flavicans* (26,1), *C. pallidus* (3,8), *T. bicolor* (2,6).

Таким образом, девять ведущих видов формируют 81,2 % общей численности вылетающих насекомых, восемь видов — 74,7 %

выносимой насекомыми биомассы в прилегающие пойменные экосистемы.

Сезонная динамика вылета насекомых имеет вид двугорбиной кривой с основным периодом подъема в первой половине вегетационного сезона (с начала мая до начала июня) с максимумом во II декаде мая (29,7 экз./м² в сут) и не столь большим, но статистически достоверным подъемом в I декаде июля — с 6,2 до 12,0 экз./м² в сут. В первом случае подъем преимущественно обусловлен вылетом Ephemeroptera и Diptera (Chaoboridae и Chironomidae), во втором — Ephemeroptera и Coleoptera. С середины июня происходило три спада среднесуточной численности — в середине и в конце июля, и с середины до конца августа (отличия достоверны по *t*-критерию) (рис. 1).

Вынос биомассы наиболее интенсивно происходит в период максимальной численности насекомых с пиком в середине мая (108,8 мг/м² в сут). Других достоверно значимых подъемов биомассы не наблюдалось. Как показано на рис. 2, происходило три статистически достоверных спада интенсивности выноса биомассы, приходящиеся на конец мая, середину июня и конец августа.

Среднесуточная численность (N , экз./м² в сут.), биомасса (B , мг/м² в сут.) и частота встречаемости (%) насекомых различных отрядов, вылетающих над различными глубинами из пойменного оз. Усмань в 1990 г.

Отряды, подотряды	Глубина, м											
	0,5		1,5		2,5		3,5		4,5			
	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$
Поденки (Ephemeroptera)	$3,25 \pm 0,89$	$33,74 \pm 11,74$	$1,76 \pm 0,36$	$14,60 \pm 3,09$	$1,0 \pm 0,24$	$6,64 \pm 1,85$	$1,51 \pm 0,31$	$8,44 \pm 1,77$	$2,14 \pm 0,50$	$9,45 \pm 1,79$		
Стрекозы (Odonata)	$0,13 \pm 0,05$	$6,24 \pm 2,32$	$0,06 \pm 0,03$	$2,26 \pm 1,13$	$0,01 \pm 0,01$	$0,68 \pm 0,68$	—	—	—	—		
Жесткокрылые (Coleoptera)	$1,31 \pm 0,37$	$5,81 \pm 1,59$	$1,87 \pm 0,48$	$8,14 \pm 2,02$	$1,28 \pm 0,34$	$5,09 \pm 1,44$	$0,16 \pm 0,09$	$0,71 \pm 0,41$	$1,12 \pm 0,31$	$4,46 \pm 1,25$		
Ручейники (Trichoptera)	$1,16 \pm 0,25$	$11,33 \pm 3,29$	$0,93 \pm 0,19$	$4,92 \pm 1,06$	$0,10 \pm 0,04$	$0,72 \pm 0,33$	$0,19 \pm 0,06$	$1,23 \pm 0,046$	$0,30 \pm 0,13$	$2,03 \pm 0,76$		
Чешуекрылые (Lepidoptera)	$0,10 \pm 0,05$	$1,28 \pm 0,61$	$0,06 \pm 0,03$	$0,79 \pm 0,54$	$0,04 \pm 0,04$	$0,49 \pm 0,49$	$0,09 \pm 0,04$	$1,71 \pm 0,89$	$0,04 \pm 0,04$	$0,41 \pm 0,41$		
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	—	—	$0,01 \pm 0,01$	$0,06 \pm 0,06$	—	—	$0,01 \pm 0,01$	$0,17 \pm 0,17$	$0,01 \pm 0,01$	$0,01 \pm 0,01$		
Двукрылые (Diptera)	$6,29 \pm 0,93$	$12,88 \pm 1,76$	$18,20 \pm 4,52$	$43,77 \pm 10,92$	$12,19 \pm 2,64$	$27,41 \pm 6,67$	$1,50 \pm 0,23$	$3,38 \pm 0,81$	$2,93 \pm 0,65$	$6,24 \pm 1,17$		
Всего	$12,24 \pm 1,51$	$71,28 \pm 12,56$	$22,89 \pm 4,52$	$74,54 \pm 12,10$	$14,62 \pm 2,62$	$41,03 \pm 7,05$	$3,46 \pm 0,42$	$15,64 \pm 2,30$	$6,54 \pm 1,10$	$22,60 \pm 2,72$		
Частота встречаемости насекомых	89,7	95,6	85,3	76,5	86,8							

Среднесуточная численность (N , экз./м²) и биомасса (B , мг/м²), доля (%), частота встречаемости (ЧВ, %) и даты начала и завершения вылета в 1990 г. ведущих семейств амфибиотических насекомых, вылетающих из пойменного оз. Усмань в 1990 г.

	Глубина, м				Всего	Доля	ЧВ	Сроки вылета	
	0,5	1,5	2,5	4,5					
	Отряд Ephemeroptera								
	Семейство Baetidae								
$N \pm m_N$	2,85 ± 0,66	1,73 ± 0,36	0,98 ± 0,02	1,50 ± 0,30	2,12 ± 0,50	1,84 ± 0,20	15,4	46,2	07.05–22.08
$B \pm m_B$	23,76 ± 6,67	14,01 ± 2,93	6,69 ± 1,86	7,82 ± 1,48	9,26 ± 1,80	12,31 ± 1,61	27,3		
	Отряд Coleoptera								
	Семейство Scirtidae								
$N \pm m_N$	1,28 ± 0,37	1,82 ± 0,48	1,28 ± 0,34	0,16 ± 0,09	1,10 ± 0,31	1,13 ± 0,16	9,4	23,8	24.06–17.08
$B \pm m_B$	5,26 ± 1,57	7,45 ± 2,02	5,10 ± 1,44	0,71 ± 0,41	4,33 ± 1,25	4,57 ± 0,65	10,1		
	Отряд Diptera								
	Семейство Chaoboridae								
$N \pm m_N$	0,94 ± 0,30	14,85 ± 4,26	9,85 ± 2,42	0,71 ± 0,17	1,62 ± 0,39	5,59 ± 1,02	46,7	42,0	07.05–08.08
$B \pm m_B$	2,40 ± 0,77	38,74 ± 10,55	25,0 ± 6,60	1,40 ± 0,33	3,12 ± 0,80	14,16 ± 2,59	31,4		
	Семейство Chironomidae								
$N \pm m_N$	4,16 ± 0,73	2,88 ± 0,73	2,06 ± 0,78	0,50 ± 0,10	0,94 ± 0,46	2,11 ± 0,28	17,6	37,4	07.05–01.09
$B \pm m_B$	4,10 ± 0,65	2,88 ± 0,64	1,56 ± 0,46	0,39 ± 0,10	0,42 ± 0,12	1,87 ± 0,22	4,15		

Т а б л и ц а 5

Видовой состав, численность (экз./м² за вегетационный сезон), частота встречаемости (ЧВ, %), даты начала и завершения вылета амфибиотических насекомых из пойменного оз. Усмань в 1990 г.

Виды, таксоны	Глубина, м					$N \pm m_N$	ЧВ	Сроки вылета
	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Отряд Ephemeroptera								
Семейство Ephemeridae								
<i>Ephemera vulgata</i> L., 1858	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	12.05
Семейство Heptageniidae								
<i>Heptagenia fuscogrisea</i> (Retzius, 1783)	+	+	-	+	-	6,0 ± 3,0	1,5	07.05-21.05
Семейство Baetidae								
<i>Baetis</i> sp.	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	09.05
<i>Cloeon dipterum</i> L., 1761	+	+	+	+	+	79,5 ± 12,0	23,2	07.05-22.08
<i>C. inscriptum</i> Bengtsson, 1914	+	+	+	+	+	189,0 ± 22,5	35,9	07.05-16.08
Семейство Leptophlebiidae								
<i>Leptophlebia vespertina</i> (L., 1767)	+	+	+	-	+	15,0 ± 6,0	3,0	07.05-25.05
Семейство Caenidae								
<i>Caenis horaria</i> (L., 1758)					+	0,5 ± 0,5	0,3	15.07
Отряд Odonata								
Семейство Lestidae								
<i>Sympetma paedisca</i> Brauer, 1880	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	31.07
Семейство Coenagrionidae								
<i>Coenagrion hastulatum</i> Charpentier, 1825	+	+	-	-	-	1,5 ± 1,5	1,2	03.06-24.06
<i>C. puella</i> L., 1758	-	+	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	04.06
<i>C. pulchellum</i> (Vanderlinden, 1825)	+	+	-	-	-	3,0 ± 1,5	1,8	19.05-11.06
<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	01.06
Отряд Coleoptera								
Семейство Scirtidae								
<i>Scirtes hemisphaericus</i> (L., 1758)	+	+	+	+	+	169,5 ± 24,0	23,8	24.06-17.08
Семейство Chrysomelidae								
<i>Galerucella nymphaeae</i> (L., 1758)	+	+	-	-	+	1,5 ± 1,5	1,5	07.05-04.07
<i>Donacia brevicornis</i> Ahrens, 1810	+					0,5 ± 0,5	0,3	09.06
Отряд Trichoptera								
Семейство Polycentropodidae								
<i>Holocentropus dubius</i> (Rambur, 1842)	+	+	-	-	-	1,5 ± 1,5	0,9	09.06-24.06
<i>H. picicornis</i> (Stephens, 1836)	+	+	+	+	+	12,0 ± 3,0	7,4	04.06-16.08
<i>Polycentropus</i> sp.				+		1,5 ± 1,5	0,6	11.06
Семейство Leptoceridae								
<i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens, 1836)	+	+	+	-	-	22,5 ± 6,0	5,6	30.05-30.06
<i>Triaenodes bicolor</i> (Curtis, 1834)	+	+	+	+	+	40,5 ± 7,5	14,1	05.06-25.08
Семейство Limnephilidae								
<i>Limnephilus flavicornis</i> (F., 1787)	+	-	-	-	-	1,8 ± 1,5	1,2	01.06-24.06

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Отряд Lepidoptera								
Сем. Pyraustidae (= Pyralidae)								
<i>Cataclysta lemnata</i> L., 1758	+	+	+	+	+	10,5 ± 3,0	5,0	14.07–23.09
Отряд Hymenoptera								
Семейство Ichneumonidae								
<i>Diadegma</i> sp.	–	+	–	–	–	0,5 ± 0,5	0,3	19.07
<i>Cryptus</i> (= <i>Itamoplex</i>) sp.	–	–	–	+	–	0,5 ± 0,5	0,3	26.07
Семейство Chalcidae (non det)	–	–	–	–	+	0,5 ± 0,5	0,3	14.08
Отряд Diptera								
Подотряд Nematocera								
Семейство Limoniidae								
<i>Erioptera</i> sp. 1	+	–	–	–	–	0,5 ± 0,5	0,3	06.06
<i>Erioptera</i> sp. 2	–	–	+	–	–	0,5 ± 0,5	0,3	17.08
Семейство Psychodidae								
<i>Pericoma</i> sp.	–	+	–	+	–	1,5 ± 1,0	0,6	12.07
Семейство Dixidae								
<i>Dixella</i> sp.	–	–	–	+	–	0,5 ± 0,5	0,3	17.07
Семейство Chaoboridae								
<i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen, 1830)	+	+	+	+	+	705,0 ± 138,0	37,1	07.05–08.08
<i>C. cristallinus</i> (De Geer, 1776)	+	+	+	–	+	10,5 ± 3,0	5,9	07.05–31.07
<i>C. pallidus</i> (F., 1794)	+	+	+	–	+	126,0 ± 34,5	15,9	08.05–19.07
Семейство Culicidae								
<i>Anopheles maculipennis</i> Meigen, 1818	+	+	+	+	+	31,5 ± 12,0	19,9	18.05–16.07
<i>Aedes cinereus</i> Meigen, 1818	+	+	–	+	–	1,5 ± 1,5	1,2	19.05–07.08
Семейство Sciaridae (non det)	+	+	+	+	+	9,0 ± 1,5	5,3	08.05–19.07
Семейство Simuliidae								
<i>Boopthora</i> sp.	+	–	–	+	+	3,0 ± 1,5	2,1	08.05–16.08
Семейство Ceratopogonidae								
<i>Bezzia</i> sp.	–	–	–	–	+	0,5 ± 0,5	0,3	12.06
Семейство Chironomidae								
Подсемейство Tanypodinae								
<i>Ablabesmyia monilis</i> (L., 1758)	+	+	–	+	+	6,0 ± 1,5	4,1	12.05–17.07.
<i>A. phatta</i> (Eggert, 1863)	+	–	–	–	–	3,0 ± 1,5	1,2	07.05–25.05
<i>Clinotanypus nervosus</i> (Meigen, 1818)	+	+	–	–	–	1,5 ± 1,5	1,2	01.06–09.06
<i>Krenopelopia nigropunctata</i> Staeger, 1839	+	+	–	+	+	9,0 ± 3,0	4,7	13.05–25.08
<i>Procladius choreus</i> Meigen, 1804	+	+	–	+	–	2,2 ± 1,5	1,5	07.05–15.06
<i>Psilotanypus</i> sp.	+	+	–	+	–	1,8 ± 1,5	1,5	12.06–04.07
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1818	+	+	+	–	+	6,0 ± 1,5	3,8	25.05–14.07
<i>Zavrelimyia barbatipes</i> (Kieffer, 1911)	+	–	+	–	–	1,5 ± 1,5	1,2	24.05–29.06
Tanypodinae sp.	+	+	+	–	+	3,0 ± 1,5	1,8	07.05–06.06
Подсемейство Diamesinae								
<i>Potthastia gaedi</i> (Meigen, 1838)	+	+	–	+	–	3,5 ± 1,5	2,1	13.05–29.05

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Подсемейство Orthoclaadiinae								
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	04.07-09.08
<i>Cricotopus silvestris</i> (F., 1794)	+	+	+	+	+	79,5 ± 21,0	13,2	07.05-01.09
<i>C. bicinctus</i> (Meigen, 1818)	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	10.06
<i>C. trifasciatus</i> (Panzer, 1908)	+	+	+	+	+	36,0 ± 9,0	9,7	07.05-15.07
<i>Cricotopus</i> sp.	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	02.06
<i>Limnophyes</i> sp.	+	-	+	+	+	16,5 ± 12,0	2,6	07.05-10.07
<i>Psectrocladius</i> sp.	-	-	-	-	+	0,5 ± 0,5	0,3	28.06
<i>Synorthocladus semivirens</i> (Kieffer, 1909)	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	10.06.
Orthoclaadiinae sp.	+	-	-	-	-	1,5 ± 1,5	0,6	12.05-09.06
Подсемейство Chironomini								
Триба Tanytarsini								
<i>Micropsectra tenellula</i> Goetghebuer, 1921	+	+	+	-	-	16,5 ± 7,5	3,8	07.05-11.06
<i>Tanytarsus</i> sp.	+	-	-	+	-	1,5 ± 1,5	1,2	25.05-14.06
<i>Tanytarsini</i> sp.	+	+	+	+	+	9,0 ± 3,0	4,1	12.05-16.08
Триба Chironomini								
<i>Chironomus uliginosus</i> Keyl, 1960	-	+	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	06.06
<i>C. melanotus</i> Keyl, 1961	+	-	-	-	-	3,5 ± 3,0	0,59	08.05-09.05
<i>Cryptochironomus</i> sp.	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	26.06
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	+	-	-	-	-	1,5 ± 1,5	0,3	15.05
<i>Einfeldia longipes</i> (Staeger, 1839)	+	+	+	-	+	16,5 ± 4,5	5,88	12.05-04.07
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	-	+	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	15.05
<i>E. tendens</i> (F., 1775)	-	+	-	-	-	3,0 ± 1,5	0,9	08.05-15.05
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)	-	+	-	+	-	1,5 ± 1,5	0,6	13.05-18.05
<i>G. cauliginellus</i> (Kieffer, 1913) (= <i>gripkoveni</i> (Kieffer, 1913))	+	+	+	-	-	15,0 ± 3,0	5,9	07.05-09.07
<i>G. imbecillis</i> (Walker, 1856)	+	+	-	-	-	7,5 ± 1,5	4,1	12.05-24.06
<i>G. signatus</i> Kieffer, 1909 (= <i>varipes</i> Goetghebuer, 1927)	+	-	-	+	-	1,5 ± 1,5	0,6	29.06-08.07
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	+	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,6	31.05-10.06
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776)	+	-	+	-	-	1,5 ± 1,5	0,6	24.06-25.06
<i>Parachironomus biannulatus</i> (Staeger, 1839)	+	+	+	-	-	9,0 ± 4,5	2,1	07.05-30.05
<i>P. digitalis</i> Edwards, 1929	+	+	-	-	-	1,5 ± 1,5	0,9	24.06-19.07
<i>Paracladopelma laminata</i> Kieffer, 1921	-	-	+	-	-	1,5 ± 1,5	0,6	08.05-12.05
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	02.06
<i>Polypedilum acutum</i> Kieffer, 1915	-	+	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	14.06
<i>P. convictum</i> (Walker, 1856)	+	+	+	+	+	34,5 ± 6,0	10,9	07.05-17.07
<i>P. cultellatum</i> Goetghebuer, 1931	+	-	-	-	-	6,0 ± 3,0	1,5	07.05-01.06
<i>P. tritum</i> (Walker, 1856)	+	+	-	-	-	3,0 ± 3,0	0,6	24.05
<i>Polypedilum</i> sp. 1	-	-	-	-	+	1,5 ± 1,5	0,6	30.05-31.05
<i>Polypedilum</i> sp. 2	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	10.06
Chironomini spp.	+	+	-	+	-	6,0 ± 1,5	3,5	12.05-16.08
Подотряд Brachycera								
Семейство Stratiomyidae								
<i>Odontomyia angulata</i> (Panzer, [1798])	+	+	-	+	+	4,5 ± 1,5	3,0	29.06-22.08
Семейство Hybotidae								
<i>Bicellaria intermedia</i> Lundbeck, 1910	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	31.05

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Семейство Empididae								
<i>Hilara monedula</i> Collin, 1927	+	-	-	-	+	1,5 ± 1,5	0,6	10-12.06
<i>Hilara</i> sp.	+	-	+	+	-	3,0 ± 1,5	1,5	03.06-12.07
Семейство Dolichopodidae								
<i>Campsicnemus curvipes</i> (Fallen, 1823)	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	17.07
<i>C. scambus</i> (Fallen, 1823)	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	09.07
<i>Dolichopus ungulatus</i> (L., 1758)	-	-	+	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	24.06
<i>D. planitarsis</i> Fallen, 1823	-	+	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	20.05
<i>Hercostomus brevicornis</i> (Staeger, 1942)	+	+	+	-	-	3,0 ± 1,5	2,3	11.06-06.07
<i>H. celer</i> (Meigen, 1824)	-	-	-	+	-	1,5 ± 1,5	0,6	04-05.07
Семейство Sciomyzidae								
<i>Elviga cucularia</i> (L., 1767)	+	+	-	-	+	6,0 ± 1,5	3,3	31.07-23.09
Sciomyzidae sp.	+	-	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	08.05
Семейство Scatophagidae								
<i>Hydromyza livens</i> (F., 1794)	-	+	-	-	-	0,5 ± 0,5	0,3	26.05
Семейство Ephydriidae								
<i>Setacera aurata</i> (Stenhammar, 1844)	-	-	-	+	-	0,5 ± 0,5	0,3	25.08
<i>Notiphila aquatica</i> Becker, 1896	+	-	+	-	-	4,0 ± 1,5	2,6	26.06-12.07
<i>N. brunniipes</i> (Robineau-Desvoidy, 1830)	+	-	-	+	+	3,0 ± 1,5	1,5	10.06-14.07
<i>N. stagnicola</i> (Robineau-Desvoidy, 1830)	-	-	-	+	-	0,5 ± 0,5	0,3	18.07
<i>Hydrellia caesia</i> (Stenhammar, 1844)	-	-	-	+	-	0,5 ± 0,5	0,3	16.07
Ephydriidae sp.	+	-	-	-	+	1,5 ± 1,5	0,9	25.05-28.06

С середины июня до середины августа среднесуточная биомасса находилась в границах 17,3–36,9 мг/м² в сут. В конце августа наблюдается окончательное снижение выноса биомассы насекомыми. Небольшой подъем среднесуточной биомассы в конце сентября

(различия недостоверны) обусловлен завершением вылета в этот период крупных особей мух Sciomyzidae (род *Elviga*).

Вылет насекомых над различными глубинами озера. Вылет насекомых осуществлялся неравномерно над различными глубинами

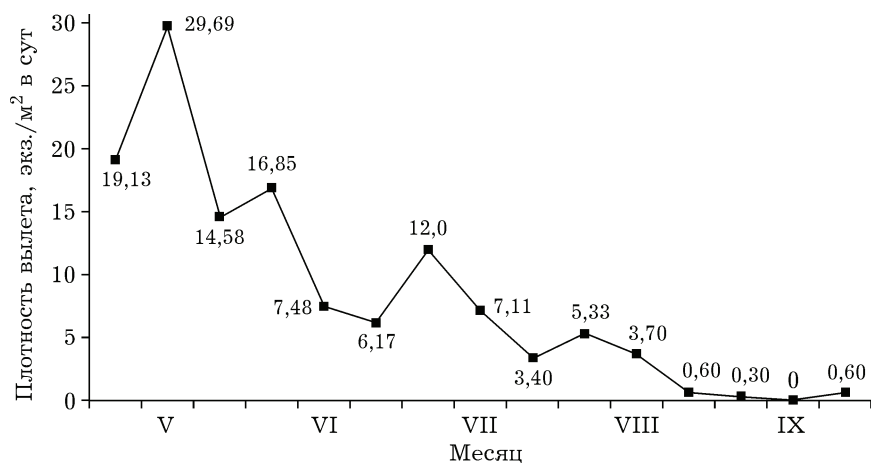


Рис. 1. Сезонная динамика интенсивности вылета насекомых из пойменного оз. Усмань в 1990 г.

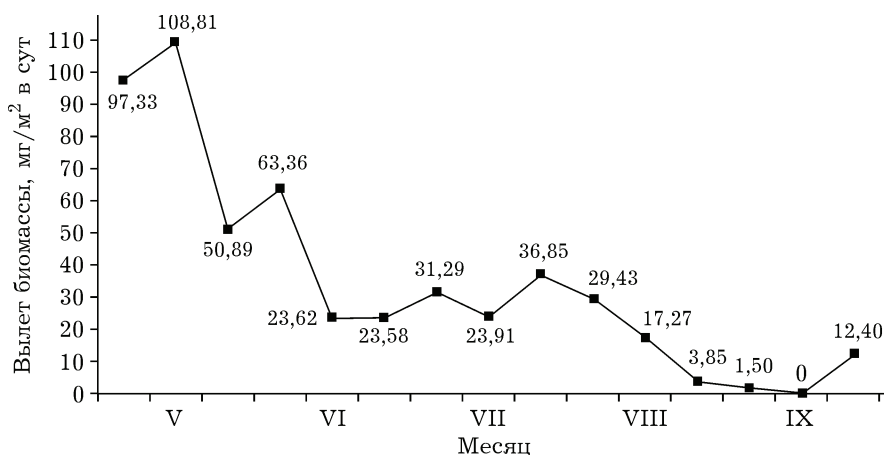


Рис. 2. Сезонная динамика интенсивности выноса биомассы при вылете насекомых из пойменного оз. Усмань в 1990 г.

ми озера, при этом по ряду глубин от 0,5 до 4,5 м с шагом в 1 м отмечено неравномерное снижение частоты встречаемости и численности, постепенное – видового и родового разнообразия и биомассы (см. табл. 2, 3, 5).

Общая частота встречаемости амфибиотических насекомых оказалась максимальной в литорали над глубиной 1,5 м, минимальной – в профундали над глубиной 4,5 м, находясь в границах 77,9–95,6 % над различными глубинами.

Высокие показатели среднесуточной численности насекомых зафиксированы в пределах глубин 0,5–2,5 м, однако максимум не совпадает по глубине с пиком видового разнообразия, и проявляется над глубиной 1,5 м. На мелководье и в сублиторали среднесуточная численность насекомых примерно равнозначна, в профундали онакратно снижается (см. табл. 3). Над различными глубинами среднесуточная численность имаго находилась в пределах 3,47–22,85 экз./м² в сут. Достоверными оказались отличия показателей для абсолютного большинства пар сравнений. Сходной среднесуточной численностью по *t*-критерию Стьюдента характеризовались глубины 2 и 5 м с 0,5 и 1,5 м. Достоверность отличий по количественному показателю глубин 0,5 и 1,5 м обусловлена массовым выплодом над глубиной 1,5 м комаров сем. Chaoboridae.

Значения среднесуточной биомассы колебались в границах 15,64–74,54 мг/м² в сут в различных частях акватории озера. Макси-

мальные ее показатели свойственны литорали над глубинами 0,5 и 1,5 м, где они статистически близки по *t*-критерию Стьюдента ($t = 0,16$ при критическом значении 1,98). В сублиторали она в 1,7–1,8 раза ниже (отличия достоверны), где принимает промежуточное для озера значение. В профундали, как и среднесуточная численность, среднесуточная биомасса кратно снижена до минимума (отличия по снижению статистически достоверны). Показатели среднесуточной биомассы профундальных станций не имеют достоверных отличий между собой.

С определенной долей допущения можно констатировать, что около 83 % биомассы при вылете насекомых выносятся над глубинами до 2,5 м, в том числе 65 % – до 1,5 м, на глубинную профундальную зону приходится менее 1/5 части выноса.

Вылет насекомых различных отрядов над глубинами озера. Двукрылые (Diptera) численно доминировали над всеми глубинами, составляя 79,5–83,2 % общей численности насекомых над глубинами 1,5 и 2,5 м, до 43,2 % над глубиной 3,5 м, где они содоминируют с Ephemeroptera. Численно лидирующие среди Diptera семейства Chironomidae составляли 17,6 % численности двукрылых, Chaoboridae – 46,7 %. В пунктах с максимальной среднесуточной численностью двукрылых основную роль играли массово выплывающиеся Chaoboridae, формирующие здесь 64,9–67,4 % общей численности насекомых. Над глубиной 0,5 м основу численности Dip-

тера составляли Chironomidae, в профундали озера доминировали Chaoboridae, в меньшей мере Chironomidae.

Статистически сходными оказались показатели среднесуточной численности Diptera над глубиной 2,5 м с глубинами 0,5, 1,5 и 4,5 м. Все другие пары сравнения имели достоверные отличия по *t*-критерию Стьюдента.

Поденки (Ephemeroptera) достигали максимума среднесуточной численности над самой малой и максимальными глубинами в профундали, где их доля составляла соответственно 26,6 и 32,7–43,6 %. Достоверными оказались отличия среднесуточной численности для двух пар сравнения с глубиной 2,5 м – с 0,5 и 4,5 м. Основу численности Ephemeroptera пойменного озера формируют плавающие мелкие формы сем. Baetidae, составившие 92,0 % их численности. В двух пунктах, над глубинами 1,5 и 2,5 м, они незначительно уступают жесткокрылым (Coleoptera): доля численности Ephemeroptera соответствовала 6,8–7,7 %, а Coleoptera – 8,1–8,8 %.

Предпочтения какой-либо глубины жесткокрылыми не выражены (см. табл. 3). Достоверны отличия среднесуточного вылета Coleoptera по *t*-критерию Стьюдента только для пар сравнений глубины 3,5 м со всеми другими глубинами. Причиной такого отличия пункта с глубиной 3,5 м, где среднесуточная численность Coleoptera минимальна, на наш взгляд, может являться слабое зарастание рясковыми этой части акватории озера – мест развития личинок рода *Scirtes* из сем. Scirtidae, формирующих 98,3 % численности Coleoptera.

Среднесуточная численность ручейников (Trichoptera) четко распределяется по двум зонам озера – литораль с глубинами до 1,5 м, где интенсивность вылета максимальна, и более глубинная часть озера, где количественные показатели многократно снижаются (см. табл. 3, 5). Доля численности Trichoptera составляла от 9,5 % над глубиной 0,5 м до 0,7 % над глубиной 2,5 м, над другими глубинами их роль невелика – 4,1–5,5 %. Внутри этих двух групп глубин (0,5–1,5 м и 2,5–3,5–4,5 м) отличия по среднесуточной численности Trichoptera недостоверны, но для всех пар сравнения между этими группами глубин среднесуточная численность показывает достоверные отличия по *t*-критерию

Стьюдента. Это объясняется тем, что наибольшую роль в численности ручейников имели представители сем. Leptoceridae, составившие 81,5 % их численности, большинство из них – плавающие литоральные фитофильные формы, обитающие среди макрофитов (род *Trienodes*).

Численность чешуекрылых (Lepidoptera, сем. Pyraustidae, рода *Cataclysta*) над всеми глубинами являлась стабильно низкой (см. табл. 3, 5), составляя от 0,3 % численности насекомых над глубинами 1,5 и 2,5 м, до 2,6 % над 3,5 м. Все показатели среднесуточной численности Lepidoptera статистически сходны.

Стрекозы (Odonata), представленные преимущественно сем. Coenagrionidae, чаще встречались на мелководье, в заросшей макрофитами литорали (отличия по *t*-критерию недостоверны). Здесь условия позволяли личинкам последнего возраста совершать линьку на имаго на надводных частях макрофитов. Однако их среднесуточная численность в литорали не превышала 0,13 экз./м² в сут, доля – 1,1 % численности насекомых. На глубине 2,5 м стрекозы отмечены единично, в профундали отсутствовали.

Перепончатокрылые отмечены в трех станциях из пяти обследуемых, над глубиной 1,5 м и в профундали, везде единичными экземплярами.

Роль представителей различных отрядов в выносе биомассы над различными глубинами также неодинакова. Так, на мелководье (0,5 м) около половины биомассы сформировано Ephemeroptera (47,3 %) при второстепенной роли Diptera (18,1 %) и Trichoptera (15,9 %). Над глубиной 1,5 м при сходном показателе биомассы (см. табл. 3) более половины ее приходится на Diptera (58,7 %), Ephemeroptera играют второстепенную роль (19,6 %), но значима и доля Coleoptera (10,9 %). В sublиторали при снижении абсолютных показателей продолжают лидировать Diptera с усилением их значимости (66,8 %), при сходной роли субдоминантных групп – Ephemeroptera (16,2 %) и Coleoptera (12,4 %). Доминирование биомассы Diptera над глубинами 1,5 и 2,5 м, как и в численности, обусловлено массовым вылетом в этих станциях Chaoboridae, доля которых в выносе биомассы составляла здесь 52,0–60,9 % по сравне-

нию с 3,4 – 13,8 % в других стациях. В профундальных сообществах, как и на мелководье, лидируют Ephemeroptera (54,0–41,8 %) при субдоминировании Diptera (21,6–27,6 %).

Менее значимы над глубиной 3,5 м Lepidoptera (10,9 %) и Trichoptera (7,9 %), над глубиной 4,5 м – Coleoptera (19,8 %) и Trichoptera (9,0 %).

Распределение среднесуточной биомассы Ephemeroptera и Diptera отличается от распределения их среднесуточной численности. Биомасса Ephemeroptera, вылетающих над глубиной 0,5 м, максимальна (см. табл. 3) и достоверно отличается от ее показателей над всеми другими глубинами озера, поскольку именно на мелководье выплывало большинство видов крупных форм: сем. Ephemeriidae, большинство особей из семейств Heptageniidae и Leptophlebiidae. Достоверно отличалась и биомасса насекомых между глубинами 1,5 и 2,5 м, на фоне снижения на глубине 2,5 м среднесуточной численности как крупных форм, так и мелких Baetidae. Биомасса Diptera не имеет достоверных отличий между глубинами 0,5–1,5–2,5 м, все другие пары сравнений биомассы имеют достоверные отличия.

Для всех других групп достоверность отличий биомассы по *t*-критерию Стьюдента совпадает с таковыми по их среднесуточной численности. Лидирование Ephemeroptera над большими глубинами, как и значительная роль Coleoptera, Lepidoptera и Trichoptera, определяется особенностями экологии их личинок и (или) крупными размерами представителей двух последних. Ephemeroptera здесь представлены преимущественно массовыми фитофильными плавающими формами личинок из сем. Baetidae, как и личинки Trichoptera – лептоцерид (Leptoceridae), а личинки рясковой огневки (Pruaustidae), как и жуков-трясинников (Scirtidae), обитали в слое ряски, сплошным ковром застилающей водную поверхность, поэтому их обилие не зависело от глубины.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно, исследования вылета насекомых и выноса биомассы используются в различных направлениях и целях – для изучения энтомофауны, жизненных циклов от-

дельных видов, оценки качества воды, для изучения влияния на водные экосистемы различных токсикантов и роли насекомых в их миграции, а также для определения продукции водных насекомых [Illies, 1971; Menzie, 1980; Jackson, Fisher, 1986; и др.].

Период наиболее многочисленных публикаций, посвященных вылету насекомых из водоемов, приходится на 1970–1980-е гг., когда становится популярен энергетический подход к транспорту веществ, биотических потоков и процессам обмена веществ между экосистемами. В отечественной литературе первые работы по вылету насекомых относятся к периоду 1940–1950-х гг. [Боруцкий, 1955]. Первым обобщением по вопросам вылета хирономид является работа Е. В. Боруцкого [1963], в которой проанализирован перечень основных факторов, влияющих на разнообразие, сроки, синхронизацию, интенсивность и динамику вылета (температура, географическая долгота и широта, глубина, положение над уровнем моря и лунные фазы). Впоследствии этот список значительно дополнен, но определяющим фактором, по мнению многих авторов, считается температура воды, причем не только абсолютные показатели, но и скорость ее динамики на определенных этапах метаморфоза насекомых [Соколова, Антохина, 1980; Coler, Kondratieff, 1989; Takemon, 1990].

Обобщение схем конструкций и анализ более 60 различных вариантов ловушек для изучения вылета амфибиотических насекомых с комментариями по их преимуществам и недостаткам для различных типов водоемов приведены в работах Т. Langford и J. Daffern [1975], более подробно – I. Devies [1984] и др. В отечественной гидробиологии наиболее часто используются различные вариации ловушек Е. В. Боруцкого [1955], а также модификации ловушек D. Rosenberg et al. [1980], в том числе погруженного типа [Демина и др., 2009], либо плавающие конструкции, к примеру, адаптированные к условиям горных рек [Богатов, 1994].

Выявлено, что вылет амфибиотических насекомых составляет в среднем 19,1 % их общей вторичной продукции (в сухом весе) при размахе колебаний от 2 до 29 % (штат Аризона, США). Возврат продукции в водоем составил 3,0 % [Jackson, Fisher, 1986].

Рассчитано, что при вылете имаго хирономид из таких озер, как Вашингтон, Мендота, Балатон, выносятся от 0,9 до 6,3 %, а из Саратовского, Рыбинского, Можайского водохранилищ – от 0,7 до 15 % азота, от 0,6 до 12 % и от 0,1 до 3,6 % фосфора соответственно от количества этих биогенов, накопленных на дне [Алимов, 2000]. В последние годы в зарубежной литературе уделяется большое внимание биогенной миграции такого глобального поллютанта, как ртуть, в частности накоплению ртути в хищных лесных насекомых при их питании имаго кровососущих комаров [Rivard, 2005]. Исследования О. К. Клишко с соавт. [2005] по выносу тяжелых металлов хирономидами из оз. Кенон в Восточной Сибири показали, что в результате линек около половины загрязнителей металлического ряда, накопленных личинками, остается в водоемах. Установлено, что в экзувиях личинок содержится 3,31 % от накоплений личинкой, в экзувиях куколок – 68,11 % от концентрации в куколке, имаго содержат 31,9 % от содержания в куколке [Клишко и др., 2005].

Нами в условиях среднерусской лесостепи предпринята попытка оценить, какова роль вылетающих из пойменного озера окрыленных водноразвивающихся насекомых в переносе веществ и энергии в наземные экосистемы. В пересчете на сухой вес насекомых, составляющий треть от сырой массы [Гладышев и др., 2011а, б], среднесуточный перенос вещества при вылете из пойменного озера долины Усмани в бассейне Дона в 1990 г. составил 15,92 мг/м² в сут или 2388 мг/м² в течение вегетационного периода, что соответствует 2388 кг сухого вещества с 1 км² акватории в год. Эта величина более чем на порядок превосходит данные И. В. Деминой с соавт. [2012; 2013] для пойменного озера в бассейне Волги, что мы связываем в сукцессионно более молодой стадией пойменного озера в долине Усмани, где массово развивались Ephemeroptera и относительно глубоководные формы – Chaoboridae, при отсутствии доминирования рода *Chironomus*, а также умеренной биогенной нагрузкой, обусловленной жизнедеятельностью бобра, что может способствовать росту разнообразия и продуктивности экосистемы [Завьялов и др., 2005; Крылов, 2005; Хицова и др., 2010,

2012]. По данным ряда авторов, для стоячих водоемов (озер и прудов, эстуариев) Северной Америки [Klaasen, 1967; Buttler, 1980; MacKenzie, 2004; Ramirez, 2008], Азии (Японии [Iwakuma, 1992]), Европы (Германия [Roerperl, 2000], Франция [Sherk, Rau, 1992]) среднегодовая численность вылетающих насекомых находилась в пределах 300–10 600 экз./м². Наиболее часто в широтах, близких к нашим, встречались показатели в границах от 1000 до 5000 экз./м² [Демина и др., 2013]. Наш показатель для пойменного оз. Усмань соответствует умеренному значению численности. Что касается транспорта вещества из воды на сушу, то в сухом весе величины, приводимые другими авторами, как и в бассейне Волги, значительно ниже приводимого нами показателя – 0,11–1,70 г/м² для Северной Америки и Европы (чаще менее 1,0), и около 3 г/м² для эвтрофного озера в Японии, в последнем случае – только для хирономид [Iwakuma, 1992].

Для пересчета выносимого за пределы водной экосистемы вещества в энергетических единицах мы приняли величины калорийности, равными для поденок и стрекоз в сухом весе 5,45 кал/мг, для ручейников и чешуекрылых – 5,8, для перепончатокрылых – 5,2, для жесткокрылых – 5,4, для короткоусых двукрылых – 5,49, для длинноусых – 5,3 кал/мг [Ricker, 1968, Запольская, Шалапенко, 1974; Lien, 1978; Силина, 2007; и др.]. В результате расчетов получена величина 86,44 кал/м² в сут или 12,966 ккал/м² в год, что соответствует потоку энергии из воды на сушу объемом 12 966 тыс. ккал/км² в год.

Исходя из полученных ранее данных для амфибиотических насекомых Усманского бора [Силина, 2007] и данных других авторов [Мартынова, 1985], содержание структурообразующих элементов в теле насекомых составляет для углерода около 50 % сухого веса, для азота – 10 %, для фосфора – 1 %. По нашим расчетным данным, вынос насекомыми из озерной экосистемы углерода составил 1190 кг/км² в год, азота – 240, фосфора – 20 кг/км² водной поверхности.

Относительно недавно рядом ученых акцентировалось внимание на том, что основным поставщиком на сушу ПНЖК из водных экосистем являются именно амфибиотические насекомые, и обозначена актуальная за-

дача выяснения путей и масштабов этих потоков в биосфере [Gladyshev et al., 2009]. Рассчитанный поток ПНЖК из водных экосистем на сушу при вылете стрекоз в условиях юга Западной Сибири составил $6,9 \text{ мг/м}^2$ в год [Гладышев и др., 2011б], кровососущих комаров – $3,9 \text{ мг/м}^2$ в год [Гладышев и др., 2011а]. Недоизученными являются вопросы как о роли отдельных групп позвоночных (рыб, птиц, земноводных) в таком переносе, так и о роли отдельных таксономических групп амфибиотических насекомых (поденки, ручейники, двукрылые, в том числе хирономиды, и др.) и их трофических группировок и гильдий для различных типов водных экосистем.

На основе глобального среднего значения концентрации незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) для амфибиотических насекомых, равного $9,3 \text{ мг/г}$ сухой массы насекомых [Гладышев и др., 2011а], из 1 км^2 водной поверхности лесостепного пойменного озера осуществляется миграция $22\,210 \text{ г}$ ПНЖК в год в прилегающие биотопы, где они включаются в пищевые сети луговых и лесных пойменных экосистем при потреблении амфибиотических насекомых хищными беспозвоночными, мелкими рептилиями и млекопитающими, амфибиями, птицами.

Показатели переноса вещества и энергии из пойменного озера при вылете насекомых в 4–5 раз превышают эти показатели для переходного сфагново-тростникового болота в Усманском бору [Силина, 2007], однако они, по нашим данным, существенно ниже, чем для экосистемы малой р. Усмань (более 10 т/км^2 в сыром весе). На наш взгляд, это обусловлено сукцессионной стадией развития водной экосистемы и связанным с этим уровнем трофности, минерализации, кислотности и других параметров, что требует дальнейшего специального исследования на водоемах сукцессионного ряда, связанных по происхождению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования процесса вылета амфибиотических насекомых из пойменного оз. Усмань в Усманском бору выявлено 103 вида насекомых из семи отрядов. Ведущую роль в разнообразии, обилии и выносе биомассы играли Diptera, второстепенную –

Ephemeroptera и Coleoptera, ведущими семействами оказались Baetidae, Scirtidae, Chaoboridae и Chironomidae. Доминировал вид хаборид *C. flavicans* (39,3 % численности и 26,1 % биомассы), субдоминантами являлись *C. inscriptum* и *S. haemisphaericus*, в биомассе – и *C. dipterum*.

Наиболее интенсивно вылет насекомых осуществлялся над глубинами до 1,5 м. Пик видового разнообразия зафиксирован над глубиной 0,5 м, пик численности – над глубиной 1,5 м. Около 83 % биомассы выносятся насекомыми над глубинами до 2,5 м, основная часть которой транспортируется из озера в первой половине лета.

Интенсивность вылета насекомых составила $11,97 \text{ экз./м}^2$ в сутки, выноса биомассы – $45,04 \text{ мг/м}^2$ в сут, или 1795,5 млн насекомых с 1 км^2 и 6756 кг биомассы с 1 км^2 акватории в год. Это соответствует биогенному переносу энергии $86,44 \text{ ккал/м}^2$ в сутки или $12,966 \text{ ккал/м}^2$ в год, т. е. 12 966 тыс. ккал/ км^2 в год, миграции углерода 1190 кг/км^2 в год, азота – 240, фосфора – 20 кг/км^2 , незаменимых ПНЖК – $22\,210 \text{ г/км}^2$ акватории в год.

Большую помощь в определении трудно идентифицируемых видов оказали специалисты по группам, за что автор выражает глубокую благодарность Д. Р. Каспаряну (ЗИН РАН) – Hymenoptera, Н. Ю. Клюге – Ephemeroptera, В. Д. Иванову, В. Н. Григоренко – Trichoptera (СПбГУ, ЗИН РАН), Л. Н. Притыкиной (ПИН РАН) – Odonata, Э. П. Нарчук (ЗИН РАН), М. Г. Кривошеиной (ИПЭЭ РАН), О. Н. Бережновой (ВГУ) – (Brachycera: Diptera), А. И. Шиловой, Н. И. Зеленцову, Н. А. Шобанову – Chironomidae, А. А. Прокину – Coleoptera (ИБВВ РАН), Е. Д. Лукашевич (ПИН РАН) – Chaoboridae. В определении водных макрофитов большую помощь оказал К. Ф. Хмелев (ВГУ). Работа не была бы выполнена без помощи и поддержки сотрудника биостанции ВГУ М. Н. Цурикова (ныне – заповедник “Галичья Гора”), за что автор ему очень признательна.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб., 2000. 147 с.
Бережной А. В. Склоновая микроразнообразие ландшафтов среднерусской лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1983. 140 с.

- Богатов В. В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 210 с.
- Боруцкий Е. В. Новая ловушка для количественного учета вылетов хирономид // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М., 1955. Т. 6. С. 223–226.
- Боруцкий Е. В. Вылеты Chironomidae (Diptera) континентальных водоемов разных климатических поясов как фактор обеспеченности рыб пищей // Зоол. журн. 1963. Т. XLII, вып. 2. С. 233–246.
- Гладышев М. И., Сущик Н. Н., Юрченко Ю. А., Белевич О. Э., Калачева Г. С. Различия жирнокислотного состава личинок и имаго кровососущих комаров и вынос незаменимых кислот из воды на сушу // Докл. АН. 2011а. Т. 441, № 2. С. 282–285.
- Гладышев М. И., Харитонов А. Ю., Попова О. Н., Сущик Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С. Количественное определение роли стрекоз в переносе незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные // Там же. 2011б. Т. 438, № 5. С. 708–710.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Демин А. Г. Имагоуловитель для количественного учета вылета гетеротопных насекомых на границе “вода – воздух” в стоячих водоемах // Поволж. экол. журн. 2009. № 1. С. 65–68.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Оценка роли гетеротопных насекомых в переносе вещества через границу “вода – воздух” при метаморфозе на озере Холодном (Саратовская область, окрестности г. Энгельса) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: мат-лы 3-й Междунар. науч. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. С. 54–57.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу “вода–воздух” пойменных озер р. Волга // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 3. С. 85–93.
- Дроздов К. А. Ландшафтные парагенетические комплексы среднерусской лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. 160 с.
- Дроздов К. А., Хмелев К. Ф. Усманский бор // Природа и ландшафты Подворонежья. Воронеж, 1983. С. 77–79.
- Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши // Историческое развитие класса насекомых / Тр. Палеонт. Ин-та АН СССР. М.: Наука, 1980. Т. 178. С. 189–224.
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Залетаев В. С. Речные поймы как система экотонов // Экосистемы речных пойм. М.: РАСХН, 1997. С. 7–17.
- 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.
- Клишко О. К., Авдеев Д. В., Зазулина В. Е., Борзенко С. В. Роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в биологической миграции химических элементов в экосистеме антропогенных водоемов // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 360–367.
- Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- 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.
- Новикова Н. М. Экотонные экосистемы “вода – суша”: современные достижения и задачи исследований // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: мат-лы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 62–67.
- Остроумов С. А. Гидробионты в самоочищении воды и биогенной миграции элементов. М.: МАКС-пресс. 2008. 200 с.
- Савицкий Б. П., Гончаров М. А., Залеская Л. Ф., Силина А. Е. Ловушка – конус для изучения вылета развивающихся в воде насекомых (инструкция по устройству и применению). Изд. 2-е, испр. Гомель: типография БелИИЖТа, 1986. 12 с.
- Силина А. Е. Вынос вещества и энергии из болотной экосистемы при эмергенции насекомых: сукцессионный аспект // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: мат-лы III Всерос. симпозиума по амфибиот. и водным насекомым. Воронеж: Изд-во полиграф. центр ВГУ, 2007. С. 303–324.
- Соколова Н. Ю., Антохина Н. Г. Многолетняя и сезонная динамика хирономид Можайского водохранилища / Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1980. Т. 23: Бентос Уччинского водохранилища. С. 234–248.
- Хицова Л. Н., Силина А. Е., Мелашенко М. В. Доминантно-информационная структура донных зооценозов пойменных водоемов в местах обитания бобра в Усманском бору // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Сер. Биология. Химия. Фармацев. 2010. № 1. С. 127–132.
- Хицова Л. Н., Силина А. Е., Мелашенко М. В. Таксономический состав и трофическая структура донных зооценозов пойменных водоемов в местах обитания бобра в Усманском бору // Поволж. экол. журн. 2012. № 3. С. 336–346.
- Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 251 с.
- Butler M. G. Emergence phenologies of some arctic Alaskan Chironomidae // Chironomidae: ecology, systematics cytology and physiology / ed. D. A. Murray. Oxford: Pergamon Press, 1980. P. 307–314.
- Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 3: Adult males / ed. T. Wiederholm / Entomologica Scandinavica. Suppl. N 34. Borgstroms Tryckeri, Motala, 1989. 532 p.
- Coler B. G., Kondratieff B. C. Emergence of Chironomidae (Diptera) from a delta-swamp receiving thermal effluent // Hydrobiologia. 1989. Vol. 174. P. 67–77.
- Devies I. J. Sampling aquatic insect emergence // A manual on medods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1984. Chapter 6. P. 161–227.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Lipids in aquatic ecosystems. New York: Springer, 2009. P. 179–209.
- Illies J. Emergenz 1969 im Breitenbach // Arch. Hydrobiol. 1971. Suppl. 69. P. 14–59.
- Iwakuma T. Emergence of Chironomidae from the shallow eutrophic Lake Kasumigaura, Japan // Hydrobiologia. 1992. Vol. 245. P. 21–40.
- Jackson J. K., Fisher S. G. Secondary production, emergence and export of aquatic insects of a Sonoran Desert stream // Ecology. 1986. Vol. 67 (3). P. 629–638.

- 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.
- Langford T. E., Daffern J. R. The emergence of insects from a British river warmed by power station cooling-water // *Hydrobiologia*. 1975. Vol. 46, N 1. P. 71–114.
- Lien L. The energy budget of the brown trout population of Ovre Heimdalsvatn // *Holarctic Ecol.* 1978. Vol. 1. P. 279–300.
- MacKenzie R. A. Spatial and temporal patterns in insect emergence from a Southern Maine Salt Marsh // *Amer. Midl. Nat.* 2004. Vol. 153. P. 257–269.
- Malicky H. Atlas of European Trichoptera / Ser. Entomologica, 24. The Hague, Boston, London: Dr. W. Junk Publishers, 1983. 298 p.
- Menzie C. A. The potential significance of insects in the removal of contaminants from aquatic systems // *Water, Air, Soil Pollution*. 1980. Vol. 13. P. 473–479.
- Pinder L. C. V. A key to the adult males of the British Chironomidae (Diptera) / *Freshwater Biological Association. Scientific publication*. 1978. Vol. 2, N 37. P. 77–189.
- Poepperl R. Benthic secondary production and biomass emerging from a northern German temperate stream // *Freshwater Biol.* 2000. Vol. 44. P. 199–211.
- Ramirez M. F. Emergent Aquatic Insects: Assemblage Structure and Patterns of Availability in Freshwater Wetlands of the Lower Columbia River Estuary. A thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science University of Washington. Washington, 2008. 108 p.
- Ricker W. E. Methods for the assessment of fish production in fresh waters // *IBP handbook 3*. Blackwell, Oxford, 1968. 313 p.
- Rivard A. Importance des insectes aquatiques émergents dans le régime alimentaire des consommateurs riverains en milieu désertique (Nevada, e.-u.): tracage isotopique et modélisation de l'exportation de mercure. *Aout*, 2005. 115 p.
- 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. Journ. Fish. and Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37, N 6. P. 927–936.
- 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. P. 321–330.
- Takemon, Y. Timing and synchronicity of the emergence of *Ephemera strigata* // *Mayflies and Stoneflies*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1990. P. 61–70.

The Emergence of Amphibiotic Insects From a Floodplain Lake in the Usman Forest in the Central Russian Forest-Steppe

A. E. SILINA

State Nature Reserve "Belogorye"
309342, Borisovka, Monastery Lane, 3
E-mail: allasilina@list.ru

In this article, the emergence of insects from a floodplain lake of the small Usman river in the Usman forest (Voronezh Oblast) was analyzed. The abundance and frequency of occurrence of 103 species from 7 orders were estimated. Widespread and dominant species and groups (*Chaoborus flavicans* (Mg.) (Diptera), *Cloeon inscriptum* (Bgtss.), *C. dipterum* (L.) (Ephemeroptera) and *Scirtes hemisphaericus* (L.) (Coleoptera)) were defined. For the vegetative period, the abundance of emerging insects accounted for 1795.5 ± 174.0 ind/m² of the water surface; their biomass amounted to 6756 ± 607.5 mg/m². The extent of the removal of biomass was measured in weight and energy units. Also, the removal of carbon, nitrogen, phosphorus, and essential fatty acids through the emergence of insects to floodplain terrestrial ecosystems was estimated.

Key words: emergence, removal of biomass, abundance, amphibiotic insects.