

**Фауна хирономид озер бассейна р. Печора  
(восток европейского сектора Российской Арктики):  
экологические особенности и реконструкция  
рецентных экологических изменений в регионе**

Л. Б. НАЗАРОВА<sup>1,2,3</sup>, А. СЕЛФ<sup>4</sup>, С. БРУКС<sup>4</sup>, Н. СОЛОВЬЕВА<sup>5,6</sup>, Л. С. СЫРЫХ<sup>3,7</sup>, В. А. ДАУВАЛЬТЕР<sup>8</sup>

<sup>1</sup> Потсдамский университет, Институт Земли и экологических наук  
14476, Потсдам-Гольм, ул. Карла Либкнехта, 24-25  
E-mail: Nazarova\_larisa@mail.ru

<sup>2</sup> Институт им. Альфреда Вегенера, Гельмгольц центр полярных и морских исследований  
14473, Потсдам, Телеграфенберг, А43

<sup>3</sup> Казанский (Приволжский) федеральный университет  
420000, Казань, ул. Кремлевская, 18

<sup>4</sup> Музей естественной истории  
SW7 5BD, Лондон, Кромвелль Рд.

<sup>5</sup> Центр экологических исследований, Университетский колледж Лондона  
WC1H 0AP, Лондон, Бетфорд Вей, 26

<sup>6</sup> Высший технологический колледж  
POVOX 7947, Шария

<sup>7</sup> Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена  
191186, Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, 48  
E-mail: lyudmilalsd@gmail.com

<sup>8</sup> Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН  
184209, Анапиты, Академический городок, ул. Ферсмана, 14А

Статья поступила 19.10.2016

Принята к печати 25.01.2017

**АННОТАЦИЯ**

Проведено исследование фауны хирономид в поверхностных слоях донных отложений 23 озер и короткой колонки озерных седиментов из бассейна р. Печора. По происхождению озера делятся на ледниковые, термокарстовые и пойменные. В них зафиксирована в основном близкая к нейтральной реакция среды, 14 озер имеют pH ниже 7, а два озера – pH ниже 6 и могут относиться к ацидотроф-

ным водоемам. Наибольшую роль в пространственном распределении хирономид в регионе играют континентальность, среднеиольская температура воздуха ( $T_{июль}$ ) и рН. Типичными для ледниковых озер являются таксоны, предпочитающие профундаль олиготрофных холодных озер. Fauna хирономид пойменных и термокарстовых озер в большей степени связана с  $T_{июль}$  и представлена литоральными фитофильными таксонами мезо- или эвтрофных водоемов. Fauna ацидотрофных термокарстовых озер значительно отличается от сообществ прочих водоемов и представлена, с одной стороны, толерантными к закислению таксонами, а с другой стороны – типично литоральными и мелководными таксонами, по-видимому, также способными переносить закисление. Возраст изученной колонки донных отложений составляет около 250 лет. Реконструированные по хирономидным сообществам среднеиольские температуры воздуха в течение всего периода остаются несколько ниже современных, но с 1970 г. наблюдается устойчивый тренд повышения температуры. Реконструированные глубины озера выше современных до 1980 г., а их вариации в течение исследуемого периода, скорее всего, связаны с изменениями в количестве осадков.

**Ключевые слова:** бассейн р. Печора, озера, хирономиды, температура, глубина, континентальность, Российская Арктика.

Арктические регионы являются наиболее чувствительными в отношении глобальных изменений климата, а их водоемы – отличными индикаторами происходящего повышения температуры воздуха на планете [IPCC, 2007]. Продолжающееся интенсивное промышленное освоение арктических регионов, а также связанное с техногенной нагрузкой изменение климата на планете и особая уязвимость водных сообществ Севера делает исследования арктических озер и их биоты крайне актуальными [Frolova et al., 2014]. Сведения о естественной эволюции озер, удаленных от прямого влияния промышленных объектов, являются основой для изучения антропогенной динамики водных экосистем, а изучение сообществ гидробионтов в течение длительного временного отрезка с привлечением данных ретроспективного анализа позволяет описать динамику развития водных экосистем под влиянием глобальных климатических изменений.

Исследования озер канадской Арктики, Скандинавии и Фенноскандии показали, что изменения в их экосистемах в значительной степени связаны с потеплением климата в последние 150–200 лет [Brooks et al., 2007]. Между тем на северо-востоке европейской части России до настоящего времени проводили только единичные исследования, характеризующие изменения климата и экосистем последнего времени [Solovieva et al., 2005, 2008; Назарова и др., 2014; Палагушкина и др., 2014].

Для оценки экологического состояния поверхностных вод и изучения направления сукцессионных преобразований под влиянием естественных и антропогенных факторов

необходимо знание всего спектра жизненных стратегий важнейших индикаторных групп в составе донных сообществ, к которым относятся гетеротопные хирономиды [Зинченко, 2011; Кондратьева и др., 2014]. Личинки хирономид имеют множество преимуществ в качестве индикаторных организмов. Высокая скорость развития и смены генераций позволяет им очень быстро реагировать на изменение условий среды, а экстраординарная экологическая представленность и чувствительность к условиям среды делает возможным их использование для оценки и интерпретации экологических изменений с высокой степенью точности [Brooks et al., 2007]. Они являются показателями эвтрофикации, закисления, токсического загрязнения и других химических и физических изменений среды, а хорошо сохраняющиеся в донных отложениях остатки головных капсул личинок хирономид широко используются в палеэкологии [Brooks, Birks, 2000; Massaferro, Brooks, 2002; Solovieva et al., 2005; Kienast et al., 2011].

Личинки хирономид – самая распространенная и многочисленная группа в составе зообентоса водоемов и водотоков [Epler, 2001; Назарова и др., 2004]. В озерах востока европейского сектора Российской Арктики встречааемость хирономид в бентосных сообществах составляет до 100 % [Kuzmina, 2001; Лоскутова, 2002; Батурина и др., 2012; Кондратьева и др., 2014]. Однако экологические особенности хирономид региона до настоящего времени остаются недостаточно изученными, а их применение в палеоклиматических исследованиях единично [Solovieva et al., 2005; Назарова и др., 2014].

Цель исследования – реконструкция recentных палеоэкологических условий на территории Большеземельской тундры с использованием статистических хирономидных моделей и уточненных данных об особенностях экологии таксонов хирономид в регионе, а также в задачи исследования входило:

1) изучение палеоэкологическими методами фауны хирономид озер Большеземельской тундры и прилегающих территорий Печорского бассейна; 2) выявление экологических факторов, влияющих на распределение таксонов хирономид в регионе, и особенностей экологии ведущих индикаторных таксонов хирономид; 3) качественная и количественная реконструкция экологических условий региона последних 250 лет по палеосообществам хирономид колонки донных отложений оз. Большой Харбей; 4) валидация проведенной реконструкции сопоставлением данных о современных сообществах хирономид с палеоданными.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы озера из бассейна р. Печора (северо-восток европейской части России, рис. 1), которая протекает по территории

Большеземельской, Малоземельской тундры, а южнее Полярного круга – хвойной тайги. Климат региона субарктический с длинной и холодной зимой, длиющейся до восьми месяцев, и минимальными температурами января ниже  $-50^{\circ}\text{C}$ . Лето непродолжительное и прохладное, в июле средняя температура колеблется от 8 до  $12^{\circ}\text{C}$  [Мухин и др., 1964]. Самым теплым месяцем является июль [New et al., 2002]. Среднегодовое количество осадков варьирует от 370 до 395 мм [Мухин и др., 1964].

Отбор проб с 22 озер региона произведен с 1998 по 2001 г. в рамках междисциплинарных международных Европейских проектов TUNDRA (TUNDra Degradation of Russian Arctic, 1998–2001, <http://www.ib.komisc.ru/en/international-scientific-cooperation/1088-tundra>) и SPICE [Solovieva et al., 2002, 2005]. Пробы отобраны вдоль четырех трансект, пересекающих основные индустриальные центры региона: Воркуту (трансекта 1), Инту (трансекты 2 и 3) и Усинск (трансекта 4). Некоторые озера не имели официальных названий и пронумерованы в полевых условиях по их удаленности от центра трансекты (табл. 1). Керны донных отложений отобраны пробоотборником Глю [Glew, 1989] в наиболее глубоких частях озер и нарезаны на слои по 0,5 см

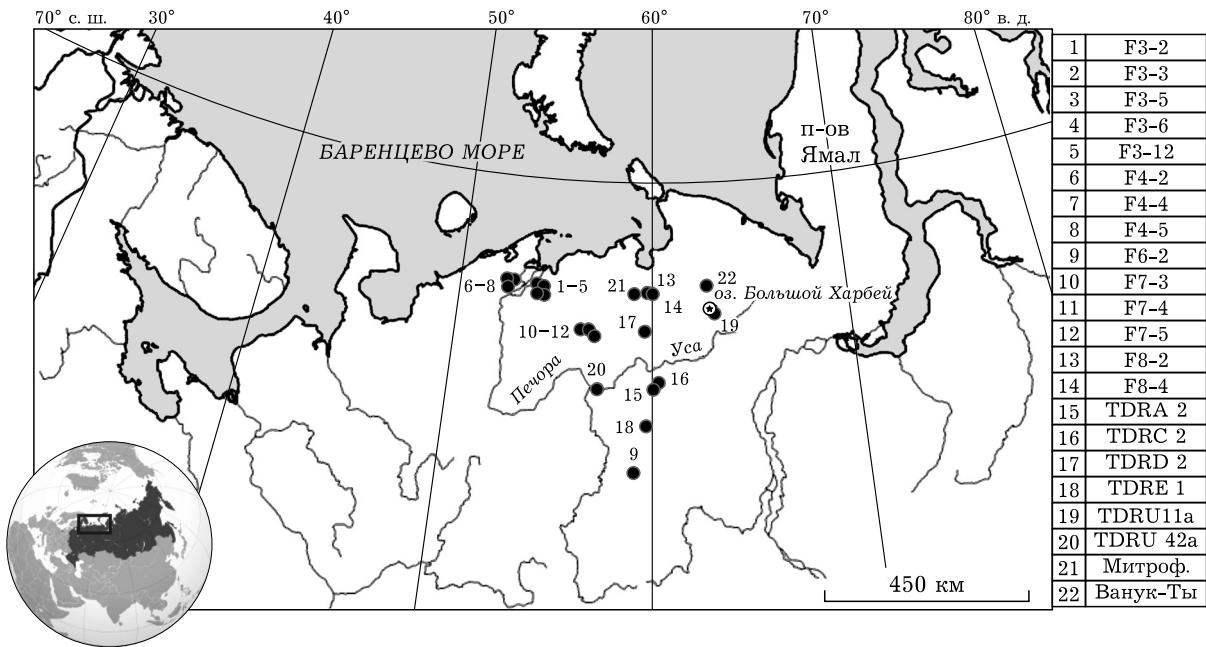


Рис. 1. Расположение исследованных озер

Т а б л и ц а 1

**Названия исследованных озер Печорского бассейна и их основные географические  
и климатические характеристики**

Озеро	Широта (°C)	Долгота (З)	Высота, м над ур. м.	Глубина, м	Площадь, га	$T_{июль}$ , °C	$T_{январь}$ , °C	CI	Происхож- дение
F3-2*	67,93	54,03	13	4,3	11	13,3	-19,1	39	п
F3-3*	67,93	54,05	20	1,5	26	13,3	-19,1	39	т
F3-5*	67,92	54,03	17	3,3	12	13,3	-19,1	39	п
F3-6*	67,93	54,00	18	1,3	28	13,3	-19,1	39	т
F3-12*	67,95	53,93	13	2,8	13	13,3	-19	39	п
F4-2*	68,00	52,38	4,8	6	40	12,9	-18,3	37	п
F4-4*	68,00	52,45	72	1,1	38	12,9	-18,3	37	т
F4-5*	68,00	52,40	72	1,1	45	12,9	-18,3	37	л
F6-2*	64,32	59,08	225	15	4	14,6	-22,4	49	л
F7-3*	67,12	56,68	75	0,7	0,1	14	-20,4	43	т
F7-4*	67,12	56,72	78	1	14	14	-20,4	43	т
F7-5*	67,13	56,68	82	2,5	0,5	14	-20,4	43	п
F8-2	67,87	59,72	23	3,5	0,2	12,9	-21,4	43	т
F8-4*	67,88	59,67	15	6	0,1	12,9	-21,4	43	л
TDRA 2*	65,98	60,02	59	6,6	36	14,6	-21,7	47	л
TDRC 2*	66,10	60,25	50	1,7	135	14,6	-21,7	47	л
TDRD 2*	67,12	59,57	110	5,2	42	13,2	-21,7	44	л
TDRE 1*	65,25	59,67	514	17	6	11,6	-24,8	48	л
TDRU11a	67,45	63,08	60	1,7	44	12,8	-23,8	47	л
TDRU 42a*	65,97	57,27	116	8,7	43	15,5	-20,4	46	л
Митрофановское	67,85	58,98	132	20	31	12,5	-21,5	42	л
Ванук-Ты	68,00	62,75	124	25	830	12,6	-23,3	45	л
Большой Харбей	67,53	62,88	100	18	2130	12,9	-23,6	46	л

П р и м е ч а н и е.  $T_{июль}$  – средненеиюльская температура воздуха,  $T_{январь}$  – средненеянварская температура воздуха, CI – индекс континентальности. Температуры рассчитаны по [New et al., 2002]. Происхождение: л – ледниковое, п – пойменное, т – термокарстовое.

\* Озера не имеют официальных названий и в данной статье использованы коды, присвоенные им в ходе полевых работ.

в полевых условиях. В нашем исследовании проанализированы только поверхностные слои седиментов (0–0,5 см). Более подробно отбор проб и также методы химического анализа воды исследованных водоемов описаны ранее [Solovieva et al., 2002, 2005, 2008].

По происхождению озера делятся на ледниковые, термокарстовые и пойменные. В исследованных водоемах отмечаются незначительная минерализация и преимущественно гидрокарбонатно-кальциевый состав воды при незначительном содержании биогенных элементов (табл. 2). В них зафиксирована в основном близкая к нейтральной реакция среды, у 14 озер pH ниже 7, а два озера (F7-6, F7-4) имеют pH ниже 6 (5,73 и 5,14 соответ-

ственно) и относятся к ацидотрофным водоемам согласно классификации [Харкевич, 1970].

Короткий керн для палеоэкологического исследования отобран в южной части оз. Бол. Харбей с глубины 6 м в ходе комплексной летней экспедиции 2012 г. [Назарова и др., 2014] (см. рис. 1) ударным пробоотборником UWITEC (Австрия). Поверхностный слой донных отложений озера включен в анализ современной фауны вместе с 22 озерами, пробы из которых отобраны ранее. Озеро Бол. Харбей (площадь зеркала 21,3 км<sup>2</sup>) расположено в восточной части Большеземельской тундры (67°33'22" с. ш., 62°53'23" в. д.). Оно имеет ледниковое происхождение, водосбор забо-

Таблица 2

**Статистические показатели основных климатических и лимнологических характеристик исследованных озер  
Печорского бассейна**

Показатель	Min	Max	Среднее	Медиана	SD	Skew	Бол. Харбей
Широта	64,32	68,00	67,23	67,85	1,00	-1,56	67,5
Долгота	52,38	63,08	57,40	57,27	3,40	0,03	62,88
Высота, м над ур. м.	4,8	514,0	86,6	72,0	104,5	3,2	100
$T_{июль}$ , °C	11,6	15,5	13,4	13,3	0,9	0,6	12,9
$T_{январь}$ , °C	-24,8	-18,3	-20,8	-20,4	1,9	-0,4	-23,6
CI	36,8	49,4	42,7	43,1	3,8	-0,06	46
Глубина, м	0,7	25,0	6,7	3,5	7,0	1,4	18
Площадь, га	0,10	2130,0	153,4	28,0	452,9	4,0	2130
Электропроводность, мкСм · см <sup>-1</sup>	2,4	116,0	32,7	20,5	28,4	1,3	27
pH	5,14	7,60	6,81	6,90	0,54	-1,47	7,1
Cl <sup>-</sup> , мг · л <sup>-1</sup>	0,20	6,75	2,24	1,81	1,42	1,56	0,6
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , мг · л <sup>-1</sup>	0,26	4,19	1,37	1,00	1,07	1,78	1,3
P <sub>общ</sub> , мг · л <sup>-1</sup>	1,0	97,0	26,2	16,0	25,8	1,55	1
Ca <sup>2+</sup> , мг · л <sup>-1</sup>	0,94	30,00	6,02	3,53	6,59	2,43	0,66
Mg <sup>2+</sup> , мг · л <sup>-1</sup>	0,18	4,19	1,25	1,06	0,98	1,53	0,69
Na <sup>+</sup> , мг · л <sup>-1</sup>	0,29	4,77	1,85	1,89	1,10	0,75	2,5

П р и м е ч а н и е. SD – стандартное отклонение, Skew – асимметрия.

ложен [Зверева и др., 1970]. Во время исследований температура воды в конце июля – начале августа составляла 9,6–13,0 °C. Среднеиюльская температура воздуха 12,9 °C [New et al., 2002]. Наибольшая глубина озера (18,5 м) отмечена в южной части, но преобладают в нем глубины 3–6 м.

Шестнадцать экологических параметров оказались общими для всех 23 исследованных озер (включая Бол. Харбей) и включены в базу данных и в статистический анализ (см. табл. 2). Среднеиюльская ( $T_{июль}$ ) и среднеянварская ( $T_{январь}$ ) температуры, использованные в нашем анализе, рассчитаны по базе данных “The Gridded Climate Data” [New et al., 2002]. Индекс континентальности Горчинского [CI; Gorczynski, 1920] для каждого из озер рассчитан по формуле, в модификации Дж. Гризера с соавт. [Grieser et al., 2006]:

$$CI = 1,7(A/\sin \phi) - 20,4,$$

где  $A$  – годовая разница температур (°C), а  $\phi$  – широта расположения озера. В исследовании бралась разница между среднеиюльской и среднеянварской температурами.

**Определение возраста керна оз. Бол. Харбей.** Керн донных отложений разделен на го-

ризонты по 1 см в полевых условиях. Образцы седиментов датировали в лаборатории геохронологии Санкт-Петербургского государственного университета. Определение средней скорости осадконакопления в оз. Бол. Харбей выполняли с применением <sup>210</sup>Pb-метода. На основе результатов датирования построена возрастная модель с помощью пакета Bacon 2.2 [Blaauw, Christen, 2011] в программе R [R Development Core Team, 2014], калибровку радиоуглеродных дат проводили с использованием калибровочной кривой IntCal13.

**Лабораторный анализ проб хирономид.** Обработку проб поверхностных донных отложений и керна оз. Бол. Харбей проводили по стандартной методике [Brooks et al., 2007]. Из каждой пробы отбирали от 110 до 560 головных капсул. Их постоянные препараты фиксировали в эупарале. Всего проанализировано 3617 головных капсул. Хирономид определяли по современным специализированным определителям [Wiederholm, 1983; Brooks et al., 2007]. Данные об экологических предпочтениях их таксонов взяты из монографии С. Дж. Брукса с соавт. [Brooks et al., 2007], из хирономидных баз данных по Се-

веру и Дальнему Востоку России [Nazarova et al., 2008, 2011, 2015] и уточнены в ходе данного исследования.

**Статистический анализ.** В данный анализ включены только те таксоны, которые встречались, по крайней мере, в двух озерах с относительной численностью  $\geq 2\%$  хотя бы в одном озере. Согласно данному критерию, в анализе оставлены 72 из 96 обнаруженных в озерах таксонов хирономид. Метод непрямой ординации, анализ соответствия с удаленным трендом (Detrended correspondence analysis – DCA) использован для расчета длины общего экологического градиента, отражающей  $\beta$ -разнообразие изучаемого ряда сообществ [Birks, 1995]. Это необходимо для того, чтобы оценить, наблюдаются ли линейные изменения численности видов хирономид относительно градиента факторов среды в исследованном регионе, или длина градиента достаточна для того, чтобы отследить одновершинные распределения видов [ter Braak, Prentice, 1988]. DCA (данные преобразованы извлечением квадратного корня) выявил, что градиентная длина оси 1 составляет 1,84 единицы стандартного отклонения и это говорит о возможности применения линейного метода ординации – анализа избыточности (RDA) [ter Braak, Šmilauer, 2002a]. RDA используется в тех случаях, когда анализируется недостаточно длинный экологический градиент, в рамках которого таксоны реагируют на изменение среды линейно.

Для достижения нормальности распределения часть экологических показателей, включенных в статистический анализ (площадь водоема, электропроводность,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $P_{\text{общ}}$ ) прологарифмированы.

Для проверки мультиколлинеарности комплекса экологических переменных проведен анализ с использованием коэффициентов возрастания дисперсии (VIF). Экологические параметры со значениями VIF более 20 [ter Braak, Šmilauer, 2002a] удалялись по одному, начиная с того, который имел самое высокое значение и до тех пор, пока значения VIF всех оставшихся факторов не оказались ниже 20. Минимальное количество экологических параметров, достоверно объясняющих вариации данных хирономид, затем оценивалось методом прямого отбора (forward selection method), выполненного на оставшемся наборе факторов. Статистическая значимость

каждого фактора оценивалась тестом Монте-Карло с 999 неограниченными перестановками [ter Braak, 1990].

Реконструкция среднеиюльской температуры воздуха и глубины воды выполнена с применением российских хирономидных моделей [Nazarova et al., 2011, 2015; Self et al., 2011] в программе C2 [Juggins, 2007]. Нижние горизонты керна оз. Бол. Харбей содержали недостаточное количество головных капсул хирономид и не включены в анализ и реконструкцию.

Валидация полученных реконструкций проведена по соотношению между сообществами хирономид керна донных отложений оз. Бол. Харбей и современной фауной озер региона с помощью пассивной проекции данных керна на ординационное пространство поверхностных образцов, полученное с помощью RDA [Nazarova et al., 2013]. Видовой состав сообществ хирономид керна донных отложений озер сходен с современным, и их близкое расположение в ординационном пространстве может свидетельствовать о сходстве условий среды, формирующих их состав. Так как данные оз. Бол. Харбей отобраны последовательно по керну и отражают хронологические изменения сообщества, полученная пассивная проекция в ординационном пространстве также позволяет судить об изменениях условий во времени. Такой прием анализа в англоязычной литературе обозначается термином time-track RDA.

Ординационный анализ выполнен в программе CANOCO 4.5 [ter Braak, Šmilauer, 2002b]. Стратиграфическая диаграмма построена в программе C2 [Juggins, 2007]. Ее разделение на статистически значимые зоны выполнено с помощью программ BSTICK и ZONE [Lotter, Juggins, 1991; Bennett, 1996] и осей DCA 1 и 2. Биоразнообразие и выравненность состава хирономидных сообществ оценены с помощью индексов Шеннона ( $H$ ) [Shannon, 1963] и Пиелу ( $I$ ) [Pielou, 1966].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Возрастная модель керна оз. Бол. Харбей.** Данные по содержанию избыточного  $^{210}\text{Pb}$  в материале слоев керна представлены в табл. 3. Его содержание уменьшается с глубиной керна, причем снижение носит от-

Т а б л и ц а 3  
Содержание  $^{210}\text{Pb}_{\text{изб}}$  и возраст отдельных слоев  
колонки донных отложений оз. Бол. Харбей

Слой, см	Содержание $^{210}\text{Pb}_{\text{изб}}$ , Бк/кг	Возраст, лет
0–1	$360 \pm 21$	$3,7 \pm 0,3$
2–3	$220 \pm 14$	$18,6 \pm 1,7$
4–5	$166 \pm 12$	$33,6 \pm 3,0$
7–8	$101 \pm 7$	$56,0 \pm 5,0$
9–10	$38,7 \pm 4,7$	$70,9 \pm 6,3$
11–12	$20,6 \pm 4,0$	$85,8 \pm 7,6$
14–15	$10,1 \pm 1,4$	$108,2 \pm 9,6$
19–20	$4,7 \pm 0,7$	$149 \pm 13$
22–23	$3,2 \pm 0,7$	—
24–25	$1,5 \pm 0,8$	—

четливо выраженный экспоненциальный характер, определяющийся периодом полураспада  $^{210}\text{Pb}$  ( $T_{1/2} = 22,2$  года). Среднее значение скорости осадконакопления, рассчитанное для первых 20 см колонки, составляет  $1,34 \pm 0,12$  мм/год и, соответственно, возраст слоя 19–20 см составляет  $149 \pm 13$  лет. Более глубокие слои (22–23 см) и (24–25 см) содержат незначительные количества  $^{210}\text{Pb}_{\text{изб}}$ , свидетельствующие о практически полном распаде этого радионуклида на рубеже около 150 лет, являющимся предельным возрастным значением для  $^{210}\text{Pb}$ -метода. Возраст нижележащих горизонтов, согласно примененной модели составляет около 250 лет (рис. 2).

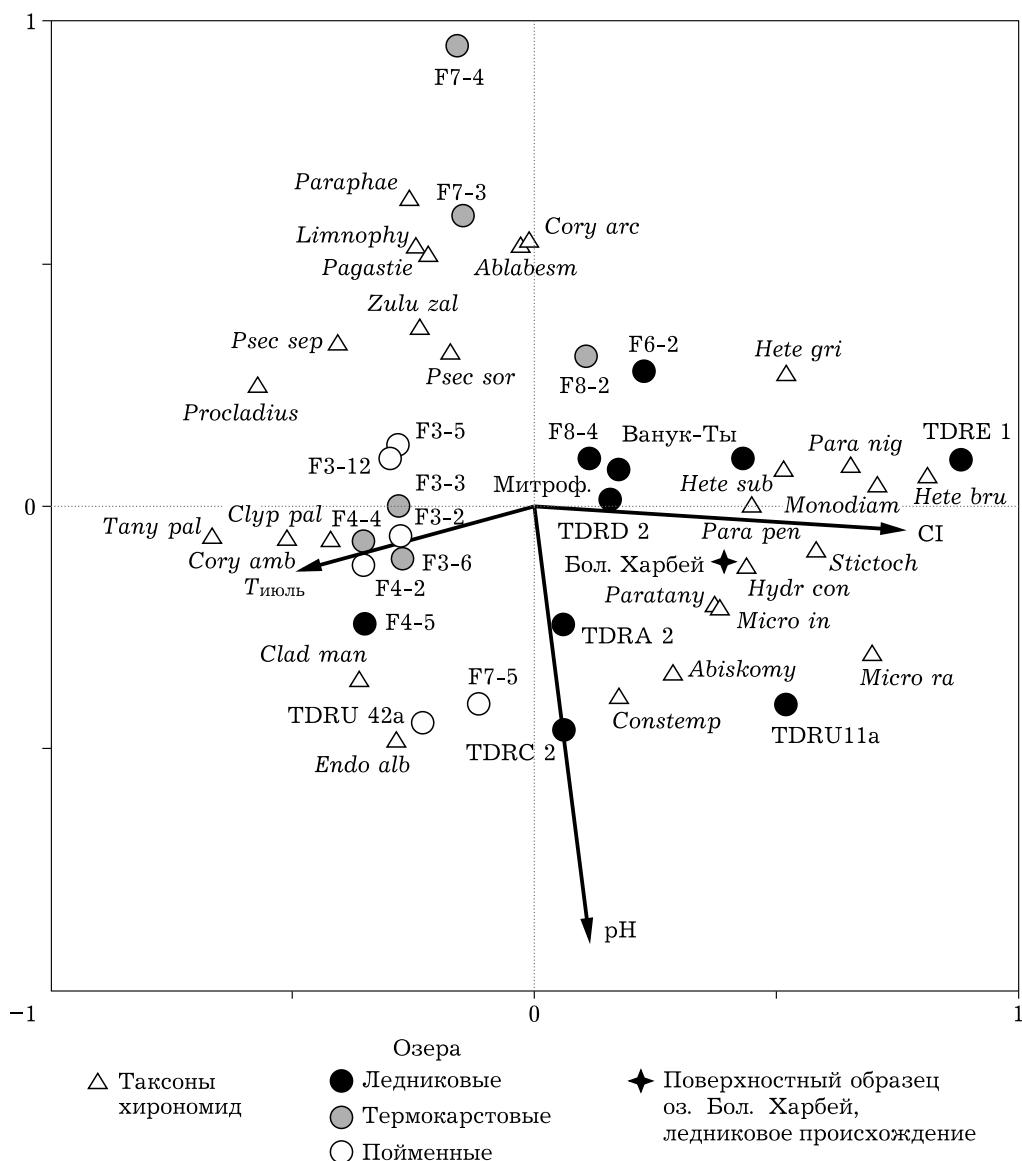


Рис. 2. Возрастная модель колонки донных отложений из оз. Бол. Харбей

**Таксономический состав фауны хирономид озер.** Из 96 таксонов хирономид, обнаруженных в исследованных 23 озерах, 37 принадлежали к подсемейству Chironominae (22 триба Chironomini, 15 триба Tanytarsini), 52 – к подсемейству Orthocladiinae, 4 – к Tanypodinae, 3 – к Diamesinae. Полный список таксонов фоссилизированных хирономид исследованных озер опубликован в базе данных PANGEA (<https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.868888>).

Наиболее часто встречающимися в озерах региона являлись *Psectrocladius sordidellus*-type, *Microtendipes pedellus*-type, *Tanytarsus pallidicornis*-type, *Paratanytarsus penicillatus*-type, *Sergentia coracina*-type, *Chironomus anthracinus*-type, *Limnophyes* – *Paralimnophyes*, *Cladotanytarsus mancus*-type, *Micropsectra insignilobus*-type, *Zalutschia zalutschicola*.

**Влияние экологических факторов на распространение хирономид.** RDA с участием всех экологических параметров (данные численности таксонов преобразованы извлечением квадратного корня), показал, что ширина, долгота, глубина водоема, электропроводность,  $T_{июль}$ ,  $T_{январь}$ , СІ, Р<sub>общ</sub> коррелировали между собой. После удаления из анализа этих переменных по одному до тех пор, пока все VIF не стали ниже 20, минимальный набор некоррелирующих между собой экологических параметров составили СІ,  $T_{июль}$ , глубина, рН, электропроводность, площадь водоема. Тест Монте-Карло (с 999 перестановками) экологических параметров показал, что значимую роль в распределении хирономид ( $p \leq 0,05$ ) играют СІ, рН и  $T_{июль}$ . Собственные значения осей RDA 1 и 2 ( $\lambda_1 = 0,148$  и  $\lambda_2 = 0,071$ ) трех значимых некоррелирующих переменных составляют 88,6 и 76,3 % от собственных значений осей RDA 1 и 2 полного набора десяти переменных ( $\lambda_1 = 0,167$  и  $\lambda_2 = 0,093$ ), что говорит о том, что удаление коррелирующих и незначимых переменных оказалось незначительное влияние на эффективность анализа. Согласно исследованиям Джаггинса [Juggins, 2013] соотношение собственных значений осей RDA 1 и 2 ниже 1 предполагает, что не все важные экологические параметры охвачены выборкой. В нашем случае соотношение равно 2,08 ( $\lambda_1/\lambda_2 = 0,148/0,071$ ), что свидетельствует о вклю-

чении в анализ всех наиболее значимых параметров.

RDA показал (рис. 3), что среди исследованных озер по составу хирономидных сообществ выделяется группа водоемов ледникового происхождения, фауна которых положительно коррелирует с СІ. Типичными для озер этой группы являются *Heterotrisso-cladius subpilosus*-type, *Hydrobaenuss conformis*-type, *Monodiamesa*, *Parakiefferiella nigra*-type, *Paratanytarsus penicillatus*-type, *Stictochironomus*. Фауна пойменных и термокарстовых озер в большей степени связана с  $T_{июля}$  и представлена *Tanytarsus pallidicornis*-type, *Glyptotendipes pallens*-type, *Corynocera ambigua*, *Cladotanytarsus mancus*-type, *Endochironomus albi pennis*-type. В ацидотрофных термокарстовых озерах (F7-4 и F7-3) доминируют *Psectrocladius sordidellus*-type, *Psectrocladius septentrionalis*-type, *Zalutschia zalutschicola*, *Limnophyes* – *Paralimnophyes*, *Corynoneura arctica*-type.

**Хирономидный анализ керна оз. Бол. Харбей.** В исследованном разрезе донных отложений обнаружено 38 таксонов хирономид, из которых 19 принадлежали к подсемейству Chironominae (триба Chironomini – 10, триба Tanytarsini – 9), к подсемейству Orthocladiinae – 17, Tanypodinae – 2 и Diamesini – 2. *M. insignilobus*-type встречен на всех исследованных горизонтах. Данный таксон характерен для олиготрофных водоемов холодных регионов и, по всей вероятности, является ацидофобным [Bitušik, Kubovcik, 1999]. Кроме того, наиболее широко распространенными таксонами являлись толерантные к закислению *H. grimshawi*-type, *H. marcidus*-type, *H. taeaeeri*-type, индикаторный для умеренных температур обитатель литорально-сублитеральной зоны *Microtendipes pedellus*-type, а также обычно довольно редкий в других областях Российской Арктики таксон *Constempellina* – *Thienemanniola* [Nazarova et al., 2015], встречаемый как в лентических, так и в лотических экосистемах [Brooks et al., 2007]. Полный список таксонов фоссилизированных хирономид керна опубликован в базе данных PANGEA (<https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.865075>).

Значения индексов, описывающих качественные характеристики сообществ хирономид

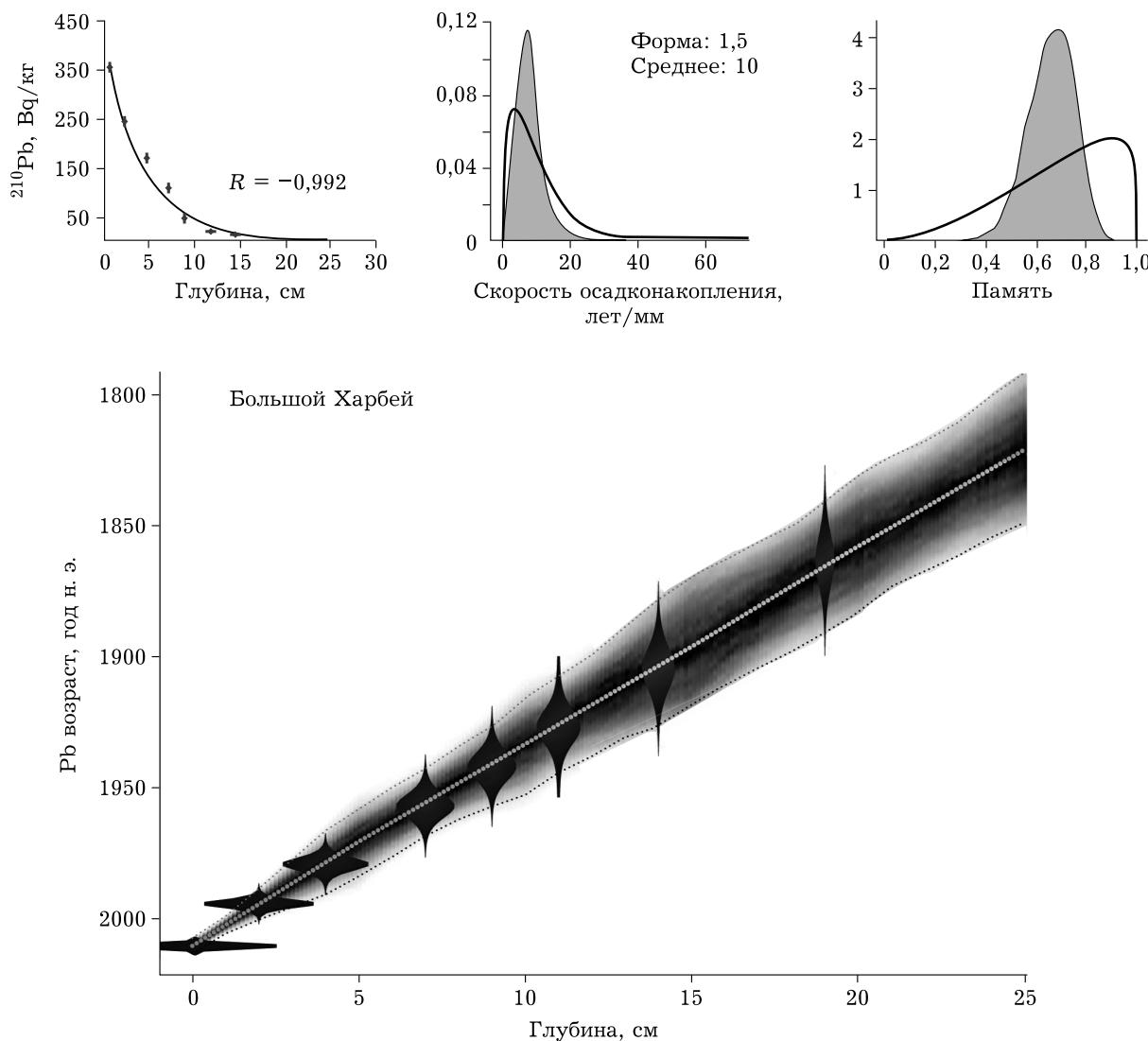


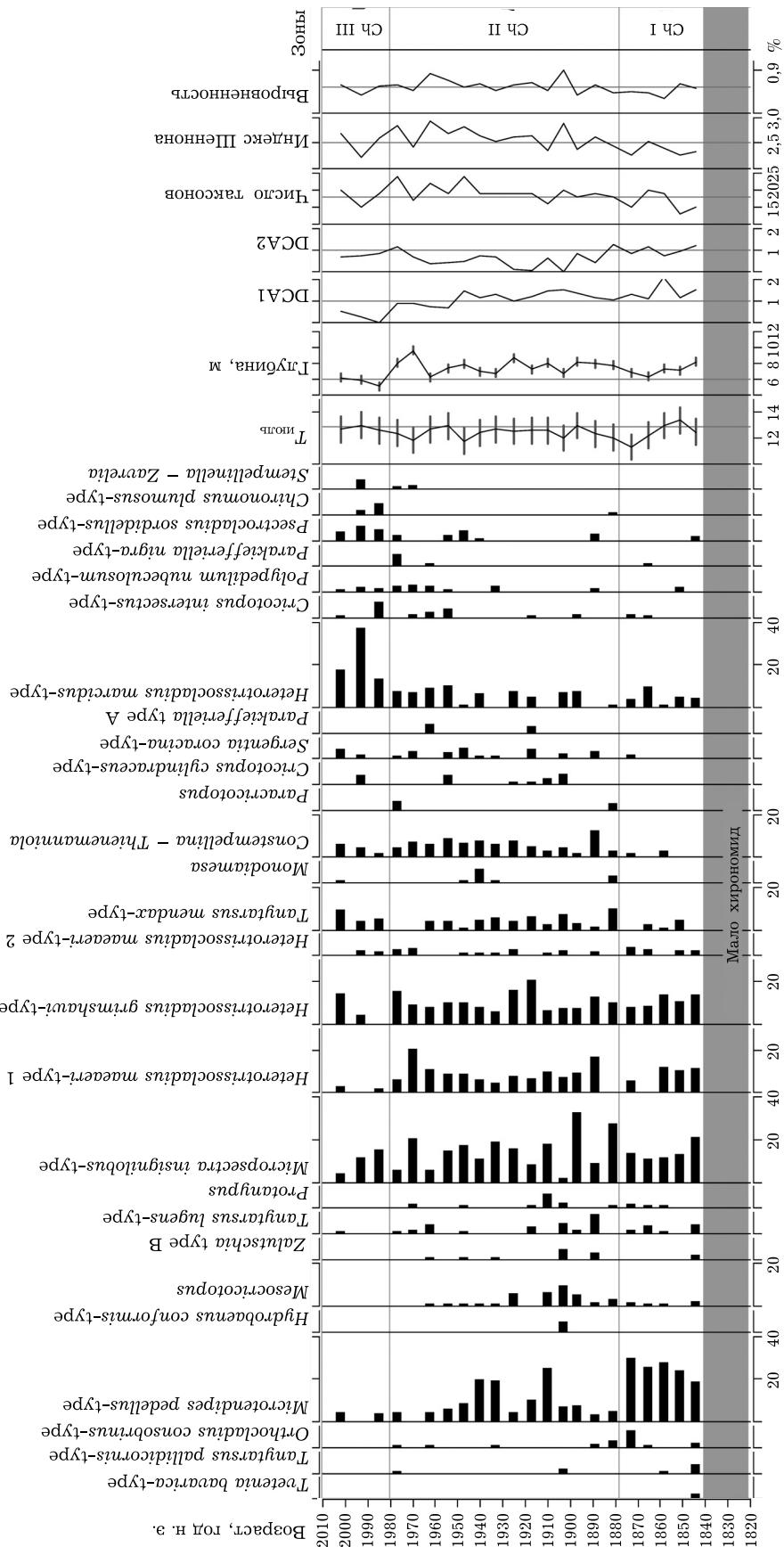
Рис. 3. RDA-диаграмма взаимосвязи распространения основных таксонов хирономид в исследованных озерах и ведущих экологических факторов.  $T_{июль}$  – средненеийольская температура воздуха [New et al., 2002], CI – индекс континентальности Горчинского [Grieser et al., 2006]

мид, на исследованных горизонтах варьируют незначительно (рис. 4). Более низкие значения индекса выравненности  $I$  отмечены в нижней части керна, на горизонтах 13–19 см (до 1910 г.). По направлению к поверхностным, более современным слоям керна наблюдается постепенный рост числа встреченных таксонов и увеличение индекса видового разнообразия Шеннона. Выравненность, функция устойчивости хирономидных сообществ, сохраняется в пределах керна на довольно высоком уровне, составляя в среднем  $0,7 \pm 0,1$ .

В керне выделено три хирономидные зоны: Ch I (24–19 см, 1840–1880 гг.). Среднее число таксонов в пробе 12. Средние значе-

ния  $H = 2,14$ . Доминирующими таксонами являются  $M. pedellus$ -type, численность которого постепенно увеличивается к концу зоны с 19 до 31 %,  $M. insignilobus$ -type,  $H. grims-shawi$ -type и  $H. maeaeri$ -type 1 и 2, доля которых несколько снижается к верхней границе зоны. Максимальные значения  $T_{июль} \sim 13,2$  °C реконструированы в период между 1840 и 1860 гг. и они несколько снижаются к 1870 г. (до 11,4 °C). Глубины в этот период незначительно варьируют около 7,5 м, что несколько выше современного уровня (см. рис. 4).

Ch II (19–9 см, 1880–1980 гг.). Среднее число таксонов в пробе 19, при этом в верхних горизонтах зоны их число достигает 24.



*Рис. 4.* Стратиграфическая диаграмма распределения основных таксонов хирономид, реконструированные среднеильская температура воздуха ( $T_{иоль}$ , °C), глубина озера (m), вариации осей 1 и 2 DCA и количественные характеристики сообществ хирономид колонки донных отложений из оз. Бол. Харбей

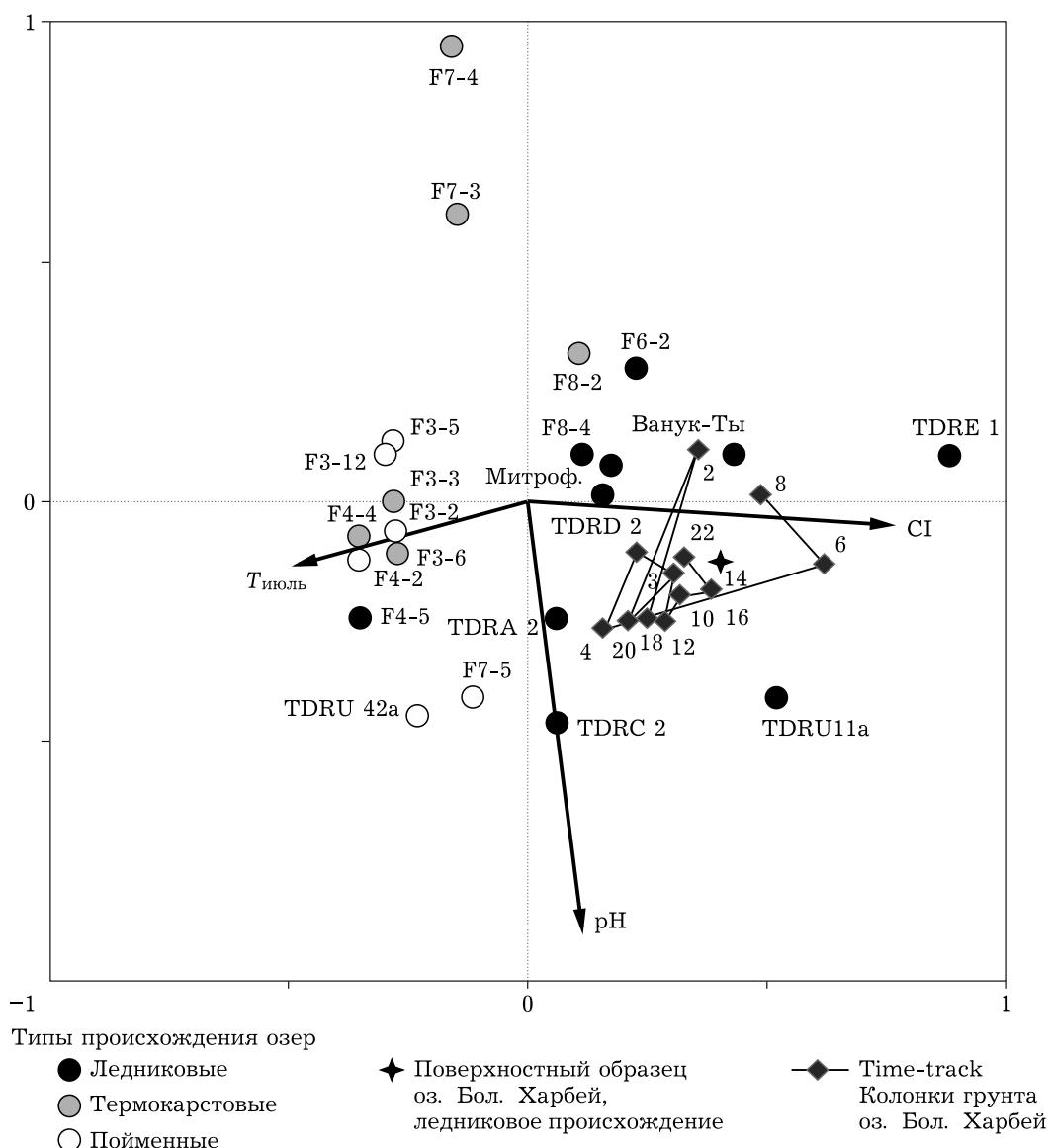


Рис. 5. RDA time-track диаграмма, показывающая распределение хирономидных сообществ исследованных озер бассейна р. Печора в зависимости от значимых экологических показателей в сравнении с пробами из колонки донных отложений оз. Бол. Харбей. Данные колонки седиментов оз. Бол. Харбей спроецированы пассивно. Образцы седиментов колонки пронумерованы сверху вниз (2–22)

Средние значения индекса Шеннона в нижних горизонтах  $H = 2,27$  и они постепенно повышаются к верхней части зоны до 2,8. После 1880 г. численность *M. pedellus*-type резко падает. Доминирующим таксоном становится *M. insignilobus*-type, численность которого постепенно снижается в направлении верхних горизонтов керна. В данной зоне также снижается численность видов толерантного к закислению рода *Heterotriphoscladius*: *H. macridus*-type, *H. maeaeeri*-type, *H. grimschawi*-type. С начала второй зоны в пробах

постоянно встречается *Constempellina – Thiepetanniola*. Реконструированные температуры остаются несколько ниже современных (средняя за период  $T_{июля} = 12,3 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ ). Глубина озера в течение всего периода сохраняется выше современного уровня и составляет в среднем  $8,1 \pm 0,9$  м. Видовой состав хирономидного сообщества указывает на снижение кислотности водной среды, что может зависеть от повышения уровня воды.

Ch III (9–0 см, 1980–2010 гг.). Среднее число таксонов в пробе 18, их максималь-

ное число отмечено в верхнем горизонте и равно 20. Средние значения  $H = 2,53$ . В верхней части керна повышается численность ацидофильных *Heterotri ssocladius*, в особенности наиболее теплолюбивого из таксонов данного рода *H. macridus*-type. Увеличивается количество и других теплолюбивых таксонов, предпочитающих также более эвтрофные условия: *Tanytarsus mendax*-type, *P. sordidellus*-type и *Chironomus plumosus*-type. Кроме того, в третьей зоне отмечается появление целого ряда новых фитофильных таксонов (*Cricotopus intersectus*-type, *C. cylindraceus*-type, *Limnophyes*). Смена видового состава может свидетельствовать о потеплении, обмелении и возможном заболачивании литоральной зоны и распространении водной и прибрежно-водной растительности. Реконструированная глубина озера понижается, а  $T_{июля}$  повышается до современного уровня ( $WD = 6$  м,  $T_{июль} = 12,9$  °C).

Сопоставление таксономического состава хирономид из керна оз. Бол. Харбей и современных сообществ озер Большеземельской тундры (рис. 5) показывает, что аналоги сообществ данного озера хорошо представлены в современной фауне. В наибольшей степени они за период седиментации керна сходны с фауной более глубоких озер ледникового происхождения (глубины 5,2–25 м), отличительными признаками которых являются самые высокие в выборке величины индекса континентальности (45–49) и более низкие зимние температуры (−21,5...−24,8 °C) (см. табл. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование фауны хирономид показало, что в регионе доминируют в основном холодноводные, толерантные к закислению таксоны, широко распространенные в фоссильных сообществах Российской Арктики. Более ранние исследования показали высокое сходство фауны хирономид бассейна р. Печора с фаунами озер плато Пutorана и бассейна р. Колыма [Nazarova et al., 2015].

Исследованиями выявлено отличие хирономидных фаун озер, имеющих различное происхождение. Типичными для водоемов лед-

никового происхождения, которые характеризуются довольно большими глубинами (5,2–25 м), самыми высокими в выборке величинами индекса континентальности (45–49) и низкими зимними температурами (−21,5...−24,8 °C) (см. табл. 1) являются таксоны, предпочитающие профундаль олиготрофных озер холодных климатических зон. Причем среди таксонов-доминантов *M. radialis*-type и *M. insignilobus*-type считаются ацидофобными, а *H. maeraei*-type и *H. subpilosus*-type – ацидофильными. Учитывая приуроченность в регионе исследования этих таксонов к озерам со слабощелочной и слабокислой средой (6,7–7,6), можно предположить, что присутствие их в пробах не будет являться индикатором закисления, а скорее явится показателем определенных температурных условий и глубины водоема.

Фауна пойменных и термокарстовых озер представлена литоральными фитофильными таксонами мезо- или эвтрофных водоемов, предпочитающими более теплые условия.

Фауна ацидотрофных термокарстовых озер (F7-4 и F7-3) значительно отличается от сообществ прочих озер и представлена здесь, с одной стороны, толерантными к закислению таксонами (*Ablabesmyia*, *P. sordidellus*-type, *P. septentrionalis*-type, *Z. zalutschicola*), а с другой стороны – типично литоральными и мелководными таксонами *Parachaetocladius*, *Limnophyes* – *Paralimnophyes*, *Pagastiella*, *Corynoneura arctica*-type, по-видимому, также способными переносить закисление.

Анализ влияния экологических факторов на распределение таксонов хирономид в регионе показал, что наиболее значимыми параметрами являются pH, СІ и  $T_{июль}$ . Поскольку исследованные озера находятся вне зоны антропогенного воздействия, химический состав воды озер и его влияние на биоту определяется только природными факторами: химическим составом подстилающих грунтов, происхождением их котловин, поверхностным стоком, спецификой гидрологического и температурного режима [Голдина, 1972]. Большая часть исследованных водоемов имеет кислую или слегка кислую pH. Значения pH в воде исследуемых озер, как во всех природных водах, зависят от содержания различных форм угольной кислоты, главным об-

разом от гидрокарбонат-иона. В природной воде ионы  $\text{HCO}_3^-$  образуются в больших количествах в результате диссоциации гидрокарбонатов  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  и  $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$ , которые, увеличивая концентрацию  $\text{HCO}_3^-$ , ведут к уменьшению концентрации  $\text{H}^+$ , увеличению рН в сторону щелочной реакции, т. е. появлению ионов  $\text{OH}^-$  [Никаноров, 2001]. Подобная картина характерна и для исследуемых озер – с увеличением содержания гидрокарбонат-иона происходит рост значений рН, а также отмечена четкая зависимость этого показателя от минерализации [Даувальтер, Хлопцева, 2008]. Слабоминерализованные воды термокарстовых озер обладают и более низкими величинами рН. Аммонийный азот, нитраты и нитриты не обнаружены, что в целом характерно для водоемов региона, учитывая замедленность процессов нитрификации и аммонификации при низких температурах [Даувальтер, Хлопцева, 2008].

Наблюдаемая в нашей выборке озер высокая значимость рН для распределения хирономид согласуется с тем, что, с одной стороны, кислотность среды является основным фактором контролирующим и регулирующим вариабельность многих химических, биологических и геологических процессов, а с другой стороны – она с довольно значительно варьирует в пределах группы исследованных озер (5,14–7,6). Известно, что рН оказывает влияние на разнообразие и численность донных сообществ, в том числе хирономид. Многие из видов являются первичными консументами, потребляющими водоросли и детрит, и важным звеном между аллохтонной и автохтонной первичной продукцией и более высокими пищевыми уровнями в водных экосистемах. Особенности функционирования хирономид в озерах разных типов связаны с условиями среды, и формирование их видовых комплексов в пределах ландшафтно-климатических зон и речных бассейнов осуществляется в соответствии с типом обмена веществ, которым они обладают [Клишко, 2003]. На уровни и специфику ионообменных процессов у разных видов хирономид влияют особенности физиологических и биохимических механизмов активного ионного транспорта в водной среде. Понижение рН является причиной многих дополнительных изменений качества воды, потенциально воздей-

ствующих на водные организмы [Харкевич, 1970]. При рН воды ниже 7,0 органические кислоты не растворяются и уходят в осадок на дно, образуя ил (гумусовый сапропель) [Харкевич, 1970]. Фито- и зоопланктон в ацидотрофных озерах количественно развиваются очень слабо [Palagushkina et al., 2012; Frolova et al., 2013, 2016]. Исследования показали, что низкое значение рН не всегда вызывает значительное понижение биомассы хирономидных сообществ, но вызывает изменение их структуры и снижение видового разнообразия [Woodcock et al., 2005].

Набор значимых экологических параметров наиболее полно объясняющих распределение таксонов хирономид в озерах региона включает два климатических показателя:  $T_{июль}$  и индекс континентальности СІ. В настоящее время в литературе представлено большое количество материалов, посвященных влиянию на личинок хирономид климатических показателей в целом и температуры воздуха в частности. Взаимосвязь между температурой и распространением хирономид использована для построения хирономидных температурных моделей [Barley et al., 2006; Self et al., 2011] и реконструкций летних температур голоцен [Brooks, Birks, 2000] и более ранних временных отрезков [Kienast et al., 2011; Nazarova et al., 2012]. Взаимосвязь между континентальностью климата, растительными сообществами [Giesecke et al., 2008] и состоянием почв [Казеев и др., 2015] широко известна в экологии. Между морским и континентальным климатами существуют различия в суточных амплитудах температуры, в режиме влажности и осадков и других показателях. Наиболее ясно континентальность климата отражает годовая амплитуда температур, которая зависит также от географической широты. В низких широтах годовые амплитуды температуры уменьшены по сравнению с высокими широтами, даже в континентальных условиях. Хотя влияние континентальности на растительные сообщества более известно, чем на насекомых, недавние исследования показали значимость этого параметра на распределение хирономид в озерах севера Евразии [Self et al., 2011]. Анализ базы данных, включавшей в себя 149 озер от Норвегии до дельты р. Лена, показал, что СІ в незначительной

степени связана с июльской температурой ( $r = 0,11$ ), но статистически достоверно коррелирует с  $T_{\text{января}}$  ( $r = -0,98$ ). В представленном исследовании расчетная континентальность климата также в значительной мере коррелировала с  $T_{\text{января}}$  ( $r = -0,88$ ) и лишь в незначительной мере с  $T_{\text{июля}}$  ( $r = 0,30$ ). Ввиду того, что в зимний период хирономиды находятся в состоянии диапаузы, они не могут напрямую реагировать на величины зимних температур. Скорее всего, наблюдается ответная реакция на связанные с низкими зимними температурами параметры, такие как, например, количество поступающего тепла и солнечной энергии, ограниченность доступа пищевых ресурсов или длительность ледостава, продолжительность которого физически ограничивает время, доступное для активного развития генераций хирономид.

Результаты анализа короткого керна донных отложений из оз. Бол. Харбей показали, что в целом структура сообществ хирономид водоема за последние ~250 лет указывает на незначительные изменения экологических условий. Реконструированные средненеиюльские температуры в течение всего периода остаются несколько ниже современных. Минимальные температуры реконструированы для 1870 и 1970 гг. С 1970 г. наблюдается устойчивый тренд повышения  $T_{\text{июля}}$  до современного уровня. Сходная динамика реконструирована по короткому керну донных отложений оз. Митрофановское [Solovieva et al., 2005], в котором после 1984 г. в фауне появляются или имеют наибольшую численность более теплолюбивые таксоны, такие как *Dicrotendipes*, *Tanytarsus pallidicornis*-type и *Cricotopus* type B. Реконструированные температуры постепенно увеличиваются с серединой XIX в., но наибольший их рост представлен для последней декады (1991–2001) XX в., когда температуры достигают современного уровня.

Реконструированные глубины озера выше современных до 1980 г. Максимальная глубина показана для приблизительно 1970 г., после чего уровень воды в озере снижается и постепенно достигает современного. По данным Института биологии Коми НЦ УрО РАН наибольшая глубина (18,5 м) отмечена в южной части озера в 1968–1969 гг. В 1998–1999 гг.

она составляла 16 м, а 2009–2010 гг. – 9,8 м [Батурина и др., 2012], при этом, возможно, максимальные глубины не измерялись. Следует отметить, что исследованный керн отобран не в самой глубокой части озера, а с глубины 6 м, вследствие чего в абсолютных величинах хирономидная фауна отражает колебания не максимальной глубины озера, а только места отбора керна. Динамика изменения глубины озера, вероятно, связана с количеством осадков в регионе. По данным метеостанции Воркута [Воркута..., 2011] максимальное количество осадков пришлось на период с 1962 по 1968 г. ( $624 \pm 98$  мм/год), при среднем значении за период наблюдений с 1949 по 2009 г. 533 мм/год. В этот период по данным авторов также реконструировано повышение уровня воды в оз. Бол. Харбей. Понижение уровня воды в конце 80-х гг. XX в. согласуется с уменьшением количества осадков в регионе с середины 1980-х и в 1990-е гг., когда оно составило в среднем 500 мм/год, при этом в некоторые годы сумма осадков не превышала 350 мм/год [Воркута..., 2011].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее часто встречающимися в озерах региона являются широко распространенные в фоссильных сообществах Российского Севера таксоны хирономид. Существенное отличие найдено в фаунах хирономид озер различного генезиса. В озерах ледникового происхождения доминируют глубоководные, стенотермные, холодноводные таксоны. Фауна хирономид пойменных и термокарстовых озер представлена более термофильными таксонами, обитателями литорали мезо- и эвтрофных водоемов. Отличительной особенностью хирономидных сообществ ацидотрофных термокарстовых озер является доминирование толерантных к закислению таксонов (*Ablabesmyia*, *P. sordidellus*-type, *P. septentrionalis*-type, *Z. zalutschikola*), и типичных для литорали и мелководья таксонов (*Parachaetocladius*, *Limnophyes* – *Paralimnophyes*, *Pagastiella*, *C. arctica*-type), способных, по-видимому, также переносить закисление. Наиболее значимую роль в распределении хирономид в регионе играют pH,  $T_{\text{июля}}$  и CI.

Реконструированные по сообществам хирономид  $T_{июля}$  в регионе и вариации глубины воды исследованного водоема за период ~250 лет свидетельствуют о незначительных изменениях экологических параметров среды приблизительно до последней четверти XX в. Среднеиюльские температуры воздуха до 1970 г. остаются несколько ниже современных, а после 1970 г. наблюдается устойчивый тренд повышения температуры до современных значений. Глубина озера оказалась выше современной до 1980 г., позже она постепенно уменьшалась и достигла современного уровня, что, вероятно, связано с изменением режима осадков в регионе.

Исследование выполнено в рамках и при финансовой поддержке гранта РНФ 16-17-10118, часть лабораторных работ выполнена также за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров. Авторы благодарят всех участников экспедиций в регион исследования.

## ЛИТЕРАТУРА

- Батурина М. А., Лоскутова О. А., Фефилова Е. Б., Хохлова Л. Г. Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных // Изв. Коми науч. центра УРО РАН. 2012. № 4 (12). С. 21–29.
- Воркута – город на угле, город в Арктике / отв. ред.-сост. М. Б. Герцен. Сыктывкар, 2011. 512 с.
- Голдина Л. П. География озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1972. 101 с.
- Даувальтер В. А., Хлопцева Е. В. Гидрологические и гидрохимические особенности озер Большеземельской тундры // Вестн. МГТУ. 2008. Т. 11, № 3. С. 407–411.
- Зверева О. С., Власова Т. А., Голдина Л. П., Изъюрова В. К. Итоги лимнологических исследований в Большеземельской тундре // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1970. С. 248–253.
- Зинченко Т. Д. Эколо-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
- Казеев К. Ш., Козунь Ю. С., Самохвалова Л. С., Колесников С. И. Влияние аридности и континентальности климата на биологические свойства почв в трансекте Ростов-на-Дону – Астрахань // Изв. РАН. Сер. географ. 2015. № 5. С. 46–53.
- Клишко О. К. Влияние факторов среды на продукцию личинок хирономид в разнотипных озерах Забайкалья // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2003. Вып. 2. С. 127–134.
- Кондратьева Т. А., Назарова Л. Б., Лоскутова О. А., Батурина М. А. Предварительные данные по фауне хирономид (Cironomidae, Diptera, Insecta) харбейских озер // Изв. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2014. № 7. С. 357–371.
- Лоскутова О. А. Бентос озерно-речных систем восточноевропейской тундры // Тр. Коми науч. центра УрО РАН 2002. № 169. С. 44–56.
- Мухин Н. М., Петракова В. М., Шевченко Э. Я. Климатические условия // Геокриологические условия Печорского угольного бассейна. М.: Наука, 1964. С. 20–29.
- Назарова Л. Б., Семенов В. А., Сабирова Р. М., Сабиров И. Ю. Состояние бентосных сообществ и качество воды Чебоксарского водохранилища // Водн. ресурсы. 2004. № 31 (3). С. 347–353.
- Назарова Л. Б., Фролова Л. А., Косарева Л. Р., Рудая Н. А., Сырых Л. С., Гафиатуллина Л. И., Кузина Д. М., Палагушкина О. В., Туманов О. Н., Фефилова Е. Б., Лоскутова О. А. Магнито-минералогические и биологические показатели донных отложений оз. Большой Харбей // Изв. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2014. № 7. С. 372–394.
- Никаноров А. М. Гидрохимия. СПб.: Гидрометеоиздат, 2001. 444 с.
- Палагушкина О. В., Назарова Л. Б., Фролова Л. А. Диатомовые водоросли из голоценовых осадков озера Большой Харбей (Большеземельская тундра, Россия) // Изв. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2014. № 7. С. 395–410.
- Харкевич Н. С. Гидрохимическая характеристика ацидо-трофных озер южной Карелии // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск, 1970. С. 306–314.
- Barley E. M., Walker I. R., Kurek J., Cwynar L. C., Mathewes R. W., Gajewski K., Finney B. P. A northwest North American training set: distribution of freshwater midges in relation to air temperature and lake depth // J. Paleolimnol. 2006. N 36. P. 295–314.
- Bennett K. D. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence // New Phytologist. 1996. N 132. P. 155–170.
- Birks H. J. B. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions // Statistical modeling of quaternary science data. Technical Guide 5. Cambridge: Quaternary Research Association, 1995. P. 161–254.
- Bitušík P., Kubovčík V. Sub-fossil chironomids (Diptera: Chironomidae) from the sediments of the Nižné Tatranske pleso (High Tatra Mts., Slovakia) // Dipterologica Bohemoslovaca. 1999. N 9. P. 11–20.
- Blaauw M., Christen J. A. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process // Bayesian Anal. 2011. N 6. P. 457–474.
- Brooks S. J., Birks H. J. B. Chironomid-inferred late-glacial and early-Holocene mean July air temperatures for Kråkenes Lake, western Norway // J. Paleolimnol. 2000. N 23. P. 77–89.
- Brooks S. J., Langdon P. G., Heiri O. Using and identifying chironomid larvae in palaeoecology // QRA Technical Guide N 10. L: Quaternary Research Association, 2007. 276 p.

- Epler J. H. Identification Manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, incuding Florida // North Carolina Department of Environment and Natural Resources. Division of Water Quality. 2001. 532 p.
- Frolova L. A., Nazarova L., Pestryakova L., Herzschuh U. Analysis of the effects of climate-dependent factors on the formation of zooplankton communities that inhabit Arctic lakes in the Anabar River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2013. N 6. P. 1–11.
- Frolova L., Nazarova L., Pestryakova L., Herzschuh U. Subfossil cladoceran from sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia and their relationship to limnological and climatic variables // J. Paleolimnol. 2014. N 52 (1). P. 107–119.
- Frolova L. Subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) in climatic and palaeoenvironmental investigations in Eastern Siberia (Russia) // SGEM2016 Conf. Proc., June 28 – July 6. 2016. Book 4, N 2. P. 601–606.
- Giesecke T. A. E. B., Chiverrell R. C., Seppä H., Ojala A. E. K., Birks H. J. B. Exploring Holocene continentality changes in Fennoscandia using present and past tree distributions // Quaternary Sci. Rev. 2008. N 27. P. 1296–1308.
- Glew J. R. A new trigger mechanism for sediment samples // J. Palaeolimnol. 1989. N 2. P. 241–243.
- Grieser J., Gommes R., Cofield S., Bernardi M. Data Sources for FAO Worldmaps of Koeppen Climatologies and Climatic Net Primary Production. The Agromet Group, SDRN, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 2006.
- Gorczynski W. Sur le calcul du degré du continentalisme et son application dans la climatologie // Geografiska Annaler. 1920. N 2. P. 324–331.
- IPCC, 2007: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution Working Group I to the Fourth Assesment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / eds. S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tigray, H. L. Miller, Cambridge: Cambridge University Press, UK, New York, NY, USA.
- Juggins S. C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle University. Newcastle upon Tyne, UK. 2007.
- Juggins S. Quantitative reconstructions in palaeolimnology: new paradigm or sick science? // Quaternary Sci. Rev. 2013. N 64. P. 20–32.
- Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeyer L., Andreev A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V. Paleontological records prove boreal woodland under dry inland climate at today's Arctic coast in Beringia during the last interglacial // Ibid. 2011. N 30 (17–18). P. 2134–2159.
- Kuzmina Y. Distribution, phenology and habitat characteristics of Chironomidae (Diptera) of the norheastern part of the European Russia // Norwegian Journ. Entomol. 2001. N 48. P. 199–212.
- Lotter A. F., Juggins S. POLPROF, TRAN and ZONE: programs for plotting, editing and zoning pollen and diatom data. Inqua-Subcommission for the study of the Holocene // Working Group on Data-Handling Methods, Newsletter. 1991. N 6. P. 4–6.
- Massaferro J. I., Brooks S. J. Response of chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, southern Chile // J. Quaternary Sci. 2002. N 17. P. 101–111.
- Nazarova L. B., Pestryakova L. A., Ushnitskaya L. A., Hubberten H.-W. Chironomids (Diptera: Chironomidae) in lakes of Central Yakutia and their indicative potential for paleoclimatic research // Contemporary Problems of Ecology. 2008. N 1. P. 335–345.
- Nazarova L., Herzschuh U., Wetterich S., Kumke T., Pestjakova L. Chironomid-based inference models for estimating mean July air temperature and water depth from lakes in Yakutia, northeastern Russia // J. Paleolimnol. 2011. N 45. P. 57–71.
- Nazarova L. Chironomids in Quaternary permafrost deposits in the Siberian Arctic. Chironomus // Newsletter of Chironomid Res. 2012. N 25. P. 39–42.
- Nazarova L., de Hoog V., Hoff U., Diekmann B. Late Holocene climate and environmental changes in Kamchatka inferred from subfossil chironomid record // Quaternary Sci. Rev. 2013. N 67. P. 81–92.
- Nazarova L., Self A., Brooks S. J., van Hardenbroek M., Herzschuh U., Diekmann B. Northern Russian chironomid-based modern summer temperature data set and inference models // Global and Planetary Change. 2015. N 134. P. 10–25.
- New M., Lister D., Hulme M., Makin I. A high-resolution data set of surface climate over global land areas // Climate Res. 2002. N 21. P. 1–25.
- Palagushkina O. V., Nazarova L. B., Wetterich S., Shirrmairster L. Diatoms from sediments of water bodies of Siberian Arctic // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 4. P. 413–422.
- Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // Theor. Biol. 1966. Vol. 13, Iss. 57. P. 131–144.
- R Development Core Team, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical, 2014.
- Self A. E., Brooks S. J., Birks H. J. B. et al. The distribution and abundance of chironomids in high-latitude Eurasian lakes with respect to temperature and continentality: development and application of new chironomid-based climate-inference models in northern Russia // Quaternary Sci. Rev. 2011. N 30. P. 1122–1141.
- Shannon C., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Illinois: Univ. Illinois 58. Press, 1963. 117 p.
- Solovieva N., Jones V. J., Appleby P. G., Kondratenok B. M. Extent, environmental impact and long-term trends in atmospheric contamination in the Usa basin of East-European Russian Arctic // Water, Air and Soil Pollution. 2002. N 139. P. 237 – 260.
- Solovieva N., Jones V. J., Nazarova L., Stephen J., Brooks S. J., Birks H. J. B., Grytnes J.-A., Appleby P. G., Kauppila T., Kondratenok B., Renbergm I., Ponomarev V. Palaeolimnological evidence for recent climatic change in lakes from the northern Urals, arctic Russia // J. Palaeolimnol. 2005. N 33. P. 463–482.
- Solovieva N., Jones V. J., Birks H. J. B., Appleby P. G., Nazarova L. Diatom responses to 20th century climate warming in lakes from the northern Urals, Russia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. N 259. P. 96–106.

- ter Braak C. J. F. Update Notes: CANOCO version 3.0. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 1990.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY. 2002a.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. CANOCO v. 4.5. Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA. 2002b.
- ter Braak C. J. F., Prentice I. C. A theory of gradient analysis // Advances in Ecol. Res. 1988. N 18 (64). P. 271–317.
- ter Braak C. J. F. Non-linear methods for multivariate statistical calibration and their use in palaeoecology: A comparison of inverse (k-Nearest Neighbours, PLS and WA-PLS) and classical approaches // Chemometrics Intell. Lab. Syst. 1995. N 28. P. 165–180.
- Woodcock T., Longcore J., McAuley D., Mingo T., Bennatti C. R., Stromborg K. The role of pH in structuring communities of maine wetland macrophytes and chironomid larvae (Diptera) // Wetlands. 2005. N 25. P. 306–316.
- Wiederholm T. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae // Entomol. Scandinavica. 1983. Suppl. 19. P. 1–457.

## **Chironomid Fauna of the Lakes from the Pechora River Basin (Bolshezemelskaia Tundra, Northern Russia): Ecology and Reconstruction of Recent Ecological Changes in the Region**

L. B. NAZAROVA<sup>1,2,3</sup>, E. SELFA<sup>4</sup>, S. J. BROOKS<sup>4</sup>, N. SOLOVIEVA<sup>5,6</sup>,  
L. S. SYRYKH<sup>3,7</sup>, V. A. DAUVALTER<sup>8</sup>

<sup>1</sup> Potsdam University, Institute of Earth and Environmental Sciences  
14476, Potsdam-Golm, Karl-Liebknecht str., 24-25  
E-mail: Nazarova\_larisa@mail.ru

<sup>2</sup> Alfred Wegener Institute Helmholtz Centre for Polar and Marine Research  
14473, Potsdam, Telegrafenberg, A43

<sup>3</sup> Kazan (Volga) Federal University  
420008, Kazan, Kremljovskaya str., 18

<sup>4</sup> The Natural History Museum  
SW7 5BD, London, Cromwell Road

<sup>5</sup> Environmental Change Research Centre, University College London  
WC1H 0AP, London, Bedford Way, 26

<sup>6</sup> Higher Colleges of Technology  
PO BOX 7947, Sharjah

<sup>7</sup> Herzen State Pedagogical University of Russia  
191186, St. Petersburg, emb. Moika, 48  
E-mail: lyudmilasd@gmail.com

<sup>8</sup> Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS  
184209, Apatity, Akademgorodok, Fersman str., 14A

We investigated chironomid fauna of surface sediments and a short sediment core (lake Bolshoy Kharbey) from Pechora river basin, Northern Russia. Twenty three investigated lakes have thermokarst, glacial or floodplain origin and are characterised by low mineralization, mostly hydrocarbon-calcium type of water and low concentration of biogenic elements. Most of the lakes have circumneutral pH around >7 and only two lakes are slightly more acidic with pH > 6. In the modern sediments we identified 96 chironomid taxa. Distribution of chironomids in the studied region is driven by continentality, mean  $T_{July}$  and pH. Chironomid communities from the core of the B. Kharbey lake demonstrate the highest similarity with the fauna of the deeper lakes of the glacial origin. The glacial lakes have the highest indices of continentality and the lowest winter temperatures within the investigated data set. The chironomid fauna of the glacial lakes is composed of the profundal, oligotrophic and cold-stenotherm taxa. The fauna of the floodplain

and thermokarst lakes is more closely related to  $T_{July}$  and is composed of littoral and phytophilic taxa of meso- or eutrophic waters and moderate temperature conditions. The fauna of the acidic thermokarst lakes considerably differs from the other lakes. Chironomid communities here are represented by acidophilous taxa, and by the littoral and shallow water acid-tolerant taxa, that apparently, also can tolerate acidification. Studied sediment record covers *ca* last 250 years. The reconstructed  $T_{July}$  during the entire period remain slightly below the modern temperatures. From 1970 reconstructed  $T_{July}$  shows steady increase. The reconstructed water depths (WDs) of the lake are higher than today till 1980. The highest WDs are reconstructed for *ca* 1970. After that the WDs gradually decrease to the modern level. Changes of the WDs are most probably related to changes in the precipitation rate.

**Key words:** river Pechora basin, lakes, chironomids, temperature, depth, continentality, Russian Arctic.