



## ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.587 (470.44)

### СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ФОРМИРУЕМЫХ ПРИ ВЫЛЕТЕ ИМАГО ГЕТЕРОТОПНЫХ НАСЕКОМЫХ ЧЕРЕЗ ГРАНИЦУ «ВОДА – ВОЗДУХ» ПОЙМЕННЫХ ОЗЁР р. ВОЛГА

И. В. Демина, М. В. Ермохин, Н. В. Полуконова\*

Саратовский государственный университет

E-mail: marka26@yandex.ru

\*Саратовский государственный медицинский университет

E-mail: ecoton@rambler.ru

Годовой поток вещества через границу «вода – воздух» оз. Холодное составляет  $0.35 \text{ г/м}^2$ , поток энергии –  $1.87 \text{ ккал/м}^2$ , вынос биогенных элементов : по углероду –  $0.18 \text{ г/м}^2$  в год, по азоту –  $0.04 \text{ г/м}^2$ , по фосфору –  $0.004 \text{ г/м}^2$ . Основу этих потоков составляют крупные виды хирономид, хабориды, подёнки, а также хирономиды среднего размера, но с несколькими генерациями в течение года и высокой численностью в бентосных сообществах. Близкие по биотопическим особенностям и видовому составу гетеротопных насекомых пойменные озёра р. Волга характеризуются сходным уровнем обменных процессов, возникающих при вылете имаго из водных в смежные наземные экосистемы.

**Ключевые слова:** гетеротопные насекомые, пойменные озёра, поток вещества, потоки энергии, биогенные элементы, хирономиды.

#### Structure and Dynamics of Matter and Energy Flows by Heterotopic Insects Imago Emergence Across the «Water – Air» Surface of Lakes in Volga River Floodplain

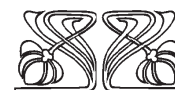
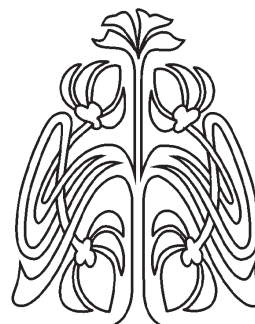
I. V. Demina, M. V. Ermochin, N. V. Polukonova

The flow of matter across the border «water – air» of Cholodnoe Lake in 2008 was  $0.35 \text{ g/m}^2$  (dry weight), the energy flow –  $1.87 \text{ kkal/m}^2$ , the biogenic elements flow : carbon –  $0.18 \text{ g/m}^2$ , nitrogen –  $0.04$ , phosphorus –  $0.004$ . The basis of this flows are large species of chironomids, mayflies, chaoborids and medium-sized chironomids, but with several generations in the year and high numbers in benthic communities. For similar in biotopic characteristics and species composition floodplain lakes is typical similar level of exchange processes, which occurs with heterotopic insects emergence.

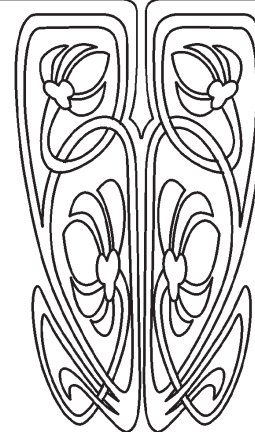
**Key words:** heterotopic insects, floodplain lakes, flow of matter, flow of energy, biogenic elements, chironomids.

#### Введение

Стабильность водных экосистем в процессе функционирования обеспечивается динамическим взаимодействием потоков вещества и энергии, формирующихся как в пределах каждой экосистемы, так и между ними [1]. Изучение процессов динамического взаимодействия таких потоков актуально в связи с возрастающим интересом к познанию самоочищения водоёмов. Уникальным объектом для исследований внутри- и межэкосистемного обмена веществом и энергией служат гетеротопные насекомые, личинки которых преобладают в составе сообществ макрозообентоса большинства водоёмов



НАУЧНЫЙ  
ОТДЕЛ





умеренной зоны [2–4]. В водной экосистеме эти насекомые на стадии личинки утилизируют органическое вещество, а в период массового вылета имаго переносят накопленное вещество и энергию из водных экосистем в наземные. Значительная часть этих потоков проходит через границу «вода – воздух» [5–7].

Большинство работ, посвященных вылету гетеротопных насекомых, затрагивает в основном вопросы фенологии и видового состава имаго, а также влияние различных факторов среды на сроки метаморфоза и его количественные характеристики [8–13]. В европейской части России исследований роли гетеротопных насекомых в межэкосистемных потоках вещества и энергии крайне мало, причём они выполнены на временных водоёмах [14], болотных экосистемах [15] и водохранилищах [16]. Пойменные озёра – наиболее широко распространённый тип водоёмов в долине р. Волга – до настоящего времени в данном аспекте практически не исследованы.

Цель данной работы – оценить потоки вещества, энергии и основных биогенных элементов между водными и наземными экосистемами, формируемые при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу «вода – воздух».

### Материалы и методы

Исследования проводились на пойменных водоёмах левобережной части долины р. Волга в окр. г. Энгельса (Саратовская обл.) – на озёрах Холодное, Ленивое и Садок. Сборы имаго гетеротопных насекомых проводили в 2008 г. на оз. Холодное, в 2009 г. – на озёрах Холодное, Ленивое и Садок.

Оз. Холодное (51°28'42" с.ш., 46°03'54" в.д.) – небольшая старица овальной формы (площадь – 1.8 га; ложе корытообразной формы; средняя глубина 1.2–1.5 м; грунты – черный ил с растительными остатками, в прибрежной зоне с примесью грубого детрита). Данный водоём освобождается от ледового покрова в середине апреля, ледовый покров устанавливается во второй декаде ноября. Озеро имеет родниковое питание, температура в придонном слое не выше 23 °С, на поверхности достигает 28 °С (июль 2008 г., глубина 1.5 м).

Оз. Садок (51°28'33" с.ш., 46°04'11" в.д.) – небольшая старица округлой формы (площадь поверхности – 0.5 га с ложем чашеобразной формы, глубина до 1.0–1.2 м; грунты – черные илы с растительными остатками; характерно сильное зарастание высшей водной растительностью). Время освобождения водоёма ото льда – первая декада апреля, время установления ледяного покрова – вторая декада ноября. Зимой водоём промерзает до дна. Максимальная температура в придонном слое в летний период – 27 °С (глубина 1 м, июль 2008 г.).

Оз. Ленивое (51°28'41" с.ш., 46°04'01" в.д.) – небольшая старица овальной формы (площадь – 0.8 га, глубина – до 1.2 м; грунты – черные илы с растительными остатками и грубодетритные илы). Время освобождения водоёма ото льда – первая декада апреля, время установления ледяного покрова – вторая декада ноября. В зимний период водоём промерзает до дна. Максимальная температура в придонном слое в летний период – 25 °С (глубина 1.3 м, июль 2008 г.). Летом акватория озёр Садок и Ленивое зарастает макрофитами, что делает невозможным установку имагоуловителей и дальнейший учет вылета насекомых.

Количественный учёт вылета имаго гетеротопных насекомых проводили имагоуловителями, изготовленными по принципам, описанным в работе Д. Розенберга с соавт. [17]. Для сборов был использован модифицированный имагоуловитель погруженного типа оригинальной конструкции [18]. Имагоуловители устанавливали на озёрах после полного освобождения их ото льда (вторая декада апреля) и убирали после полного прекращения вылета имаго (в течение трех недель в имагоуловители не было поймано ни одного насекомого).

На оз. Холодное было установлено 6 имагоуловителей на 2 трансектах (332 пробы имаго), на оз. Ленивое – 6 имагоуловителей на 2 трансектах (48 проб), на оз. Садок – 3 имагоуловителя (32 пробы) (рис. 1). Периодичность сбора насекомых из имагоуловителей зависела от интенсивности их вылета: при слабом вылете – 1 раз в неделю, при интенсивном вылете массовых видов – ежедневно. Имаго фиксировали в 70%-ном спирте (рис. 1).

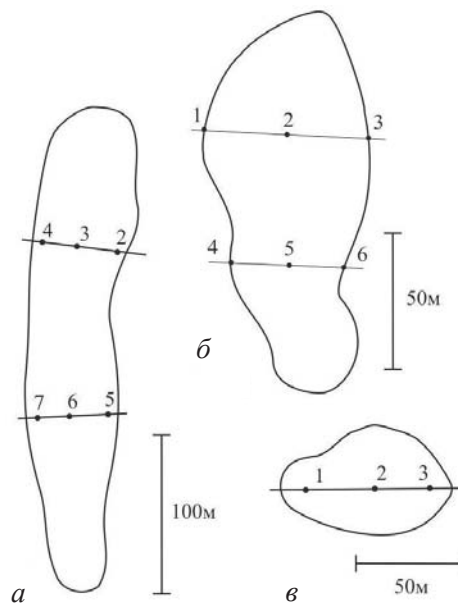


Рис. 1. Схема исследованных озёр с расположением станций отбора проб имаго: а – Холодное; б – Ленивое; в – Садок



Морфологические препараты имаго хирономид изготавливали по методике А. А. Чернового [19] и А. И. Шиловой [20]. Для уточнения видовых диагнозов хирономид использовали воспитание преимагинальных стадий развития до имаго [20]. Видовую идентификацию имаго различных групп гетеротопных насекомых проводили по следующим руководствам: хирономид [21–24], хаоборид [25], подёнок [26], ручейников [27], сетчатокрылых [28].

Длину тела имаго гетеротопных насекомых измеряли при помощи окуляр-микрометра бинокля, с точностью до 0.1 мм. Для определения индивидуального веса образцы высушивали в сушильном шкафу при 90 °С, затем их взвешивали на электронных весах с точностью до 0.01 мг до достижения постоянного веса. Средние размерно-весовые характеристики самцов и самок сравнивали по критерию Саттерзвайта ( $t$ ).

Различия количественных характеристик потока вещества по неделям оценивали по критерию Манна–Уитни ( $U$ ). Непараметрический критерий использовали, поскольку выборочное распределение имело отклонение от нормального (критерий Колмогорова – Смирнова), а дисперсии были не равны ( $F$ -критерий Фишера). Раз-

личия по статистическим критериям признавали значимыми при уровне значимости  $P \leq 0.05$ . Статистическая обработка данных выполнена с использованием пакетов программ AtteStat 12.5 [29], PAST 2.17 [30], Statistica 6.

Калорийность имаго гетеротопных насекомых рассчитывали, используя данные из различных источников: для хирономид – 5.3 ккал/г сухого веса [31, 32], подёнок – 5.5 [31, 33], ручейников – 5.8 [34], хаоборид – 5.0 [35]. Процентное содержание биогенных элементов принимали равным: углерода – 50% от сухого веса, азота – 10%, фосфора – 1% [15, 16].

### Результаты и их обсуждение

Сравнительный анализ размерно-весовых характеристик имаго гетеротопных насекомых. Для корректного расчета потоков вещества и энергии необходимо выявить и количественно охарактеризовать виды, обладающие половым диморфизмом по размерно-весовым характеристикам. Установлены размерно-весовые характеристики имаго 14 видов гетеротопных насекомых (табл. 1), для двух массовых видов (*Ch. flavicans*, *E. albipennis*) выявлены сезонные вариации этих показателей.

Таблица 1

Размерно-весовые характеристики имаго гетеротопных насекомых пойменных озёр  
(в числителе – среднее значение  $\pm SD$ , в знаменателе – min – max)

| Виды                             | Год        | L, мм                      |                            | W, мг                          |                                |
|----------------------------------|------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
|                                  |            | самцы                      | самки                      | самцы                          | самки                          |
| Отряд Diptera                    |            |                            |                            |                                |                                |
| <i>Chaoborus flavicans</i>       | 2008       | $5.1 \pm 0.3$<br>4.3 – 5.8 | $4.3 \pm 0.4$<br>3.4 – 5.0 | $0.22 \pm 0.05$<br>0.17 – 0.33 | $0.34 \pm 0.05$<br>0.29 – 0.42 |
|                                  | 2009       | $6.0 \pm 0.1$<br>5.9 – 6.1 | $5.4 \pm 0.2$<br>5.2 – 5.6 | $0.34 \pm 0.04$<br>0.30 – 0.42 | $0.43 \pm 0.02$<br>0.41 – 0.45 |
| <i>Endochironomus albipennis</i> | 2008       | $5.5 \pm 0.4$<br>4.3 – 6.5 | $4.7 \pm 0.4$<br>3.5 – 5.3 | $0.38 \pm 0.05$<br>0.20 – 0.51 | $0.58 \pm 0.07$<br>0.39 – 0.76 |
|                                  | 2009       | $6.6 \pm 0.3$<br>6.2 – 6.9 | $5.5 \pm 0.4$<br>5.1 – 5.9 | $0.48 \pm 0.03$<br>0.40 – 0.52 | $0.82 \pm 0.08$<br>0.58 – 0.99 |
| <i>Ablabesmyia phatta</i>        | 2008       | $4.9 \pm 0.4$<br>3.7 – 5.5 | –                          | $0.33 \pm 0.03$<br>0.16 – 0.49 | –                              |
| <i>A. monilis</i>                | 2009       | $3.6 \pm 0.1$<br>3.4 – 3.6 | –                          | $0.13 \pm 0.01$<br>0.12 – 0.15 | –                              |
| <i>Schineriella schineri</i>     | 2009       | $2.9 \pm 0.1$<br>2.7 – 3.1 | –                          | $0.12 \pm 0.03$<br>0.07 – 0.16 | –                              |
| <i>Dicrotendipes lobiger</i>     | 2008       | $5.4 \pm 0.3$<br>5.0 – 5.7 | –                          | $0.11 \pm 0.02$<br>0.08 – 0.14 | –                              |
| <i>Camptochironomus tentans</i>  | 2008       | $9.1 \pm 0.5$<br>8.6 – 9.8 | –                          | $0.97 \pm 0.15$<br>0.70 – 1.22 | –                              |
|                                  | 2008 (пой) | $9.3 \pm 0.3$<br>8.7 – 9.6 | –                          | $1.40 \pm 0.25$<br>1.10 – 1.90 | –                              |
|                                  | 2009       | $9.5 \pm 0.3$<br>8.6 – 9.9 | –                          | $1.10 \pm 0.15$<br>0.90 – 1.45 | –                              |
| <i>C. pallidivittatus</i>        | 2008       | $6.9 \pm 0.6$<br>6.0 – 7.8 | –                          | $0.54 \pm 0.06$<br>0.44 – 0.63 | –                              |
|                                  | 2008 (пой) | $7.6 \pm 0.3$<br>7.3 – 8.0 | –                          | $0.77 \pm 0.11$<br>0.64 – 0.88 | –                              |



Окончание табл. 1

| Виды                              | Год  | L, мм                      |                            | W, мг                          |                                |
|-----------------------------------|------|----------------------------|----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
|                                   |      | самцы                      | самки                      | самцы                          | самки                          |
| Отряд Diptera                     |      |                            |                            |                                |                                |
| <i>Chironomus luridus</i>         | 2009 | $5.9 \pm 0.1$<br>5.7 – 6.0 | –                          | $0.19 \pm 0.01$<br>0.16 – 0.22 | –                              |
| <i>Cricotopus sylvestris</i>      | 2009 | $3.7 \pm 0.1$<br>3.5 – 4.0 | –                          | $0.07 \pm 0.02$<br>0.05 – 0.09 | –                              |
| <i>Psectrocladius sordidellus</i> | 2009 | $4.2 \pm 0.1$<br>3.7 – 4.3 | –                          | $0.07 \pm 0.02$<br>0.05 – 0.09 | –                              |
| <i>Tanytarsus nemorosus</i>       | 2009 | $3.2 \pm 0.1$<br>2.9 – 3.3 | –                          | $0.05 \pm 0.01$<br>0.03 – 0.07 | –                              |
| Отряд Trichoptera                 |      |                            |                            |                                |                                |
| <i>Leptocerus tineiformis</i>     | 2008 | $5.9 \pm 0.3$<br>5.6 – 6.3 | $5.8 \pm 0.2$<br>5.5 – 6.0 | $0.55 \pm 0.20$<br>0.36 – 0.76 | $0.84 \pm 0.10$<br>0.75 – 1.00 |
| Отряд Ephemeroptera               |      |                            |                            |                                |                                |
| <i>Caenis robusta</i>             | 2008 | $4.6 \pm 0.2$<br>4.4 – 4.9 | $4.5 \pm 0.1$<br>4.3 – 4.6 | $0.35 \pm 0.11$<br>0.19 – 0.46 | $0.62 \pm 0.20$<br>1.42 – 0.83 |

*Ch. flavicans*. Имаго хаборид с наибольшей длиной ( $\sigma\sigma$  :  $t = 26.11$ ,  $P < 0.001$ ;  $\text{♀♀}$  :  $t = 15.12$ ,  $P = 0.04$ ) и весом тела ( $\sigma\sigma$  :  $t = 3.40$ ,  $P = 0.02$ ;  $\text{♀♀}$  :  $t = 3.11$ ,  $P = 0.04$ ) представлены в весенней генерации. В летней генерации крупные самцы хаборид с наибольшим весом тела вылетают в начале генерации, в остальное время средняя длина их тела относительно постоянна; длина

тела и вес самок варьируют незначительно (рис. 2). Самцы характеризуются большей длиной тела (2008 г. :  $t = 16.74$ ,  $P < 0.001$ ; 2009 г. :  $t = 12.13$ ,  $P < 0.001$ ) и меньшим весом (2008 г. :  $t = 14.70$ ,  $P < 0.001$ ; 2009 г. :  $t = 5.17$ ,  $P < 0.001$ ), чем самки, как в целом за весь сезон, так и в каждом интервале вылета (критерий Саттерзвайта,  $P < 0.05$ ).

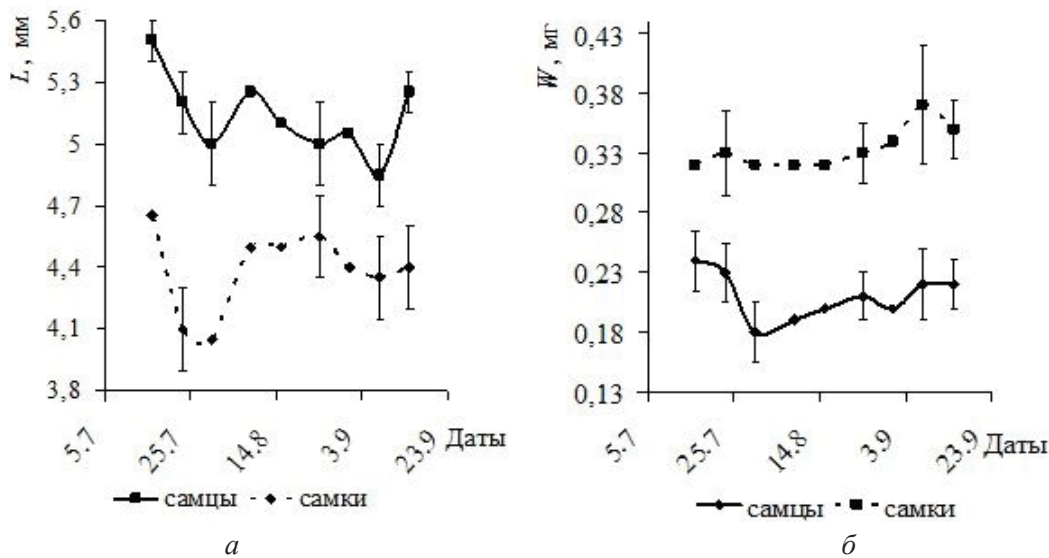


Рис. 2. Динамика длины (а) ( $L \pm SD$ ) и сухого веса (б) ( $W \pm SD$ ) тела имаго летней генерации *Chaoborus flavicans*

*E. albipennis*. При анализе сезонной динамики длины тела самцов и самок *E. albipennis* выявлено, что для весенней генерации характерны несколько большая длина ( $\sigma\sigma$  :  $t = 6.22$ ,  $P < 0.001$ ;  $\text{♀♀}$  :  $t = 2.21$ ,  $P = 0.04$ ) и вес ( $\sigma\sigma$  :  $t = 3.11$ ,  $P = 0.01$ ;  $\text{♀♀}$  :  $t = 1.42$ ,  $P = 0.04$ ) тела имаго, чем в летней генерации. В период вылета летней генерации наиболее крупные имаго самок и самцов

с наибольшим весом тела вылетали в начале генерации (рис. 3). Самки меньше по длине тела (2008 г. :  $t = 15.53$ ,  $P < 0.001$ ; 2009 г. :  $t = 10.71$ ,  $P < 0.001$ ), но тяжелее (2008 г. :  $t = 8.01$ ,  $P < 0.001$ ; 2009 г. :  $t = 6.80$ ,  $P < 0.001$ ) самцов как в целом за весь сезон, так и в каждом интервале вылета до конца августа (критерий Саттерзвайта,  $P < 0.05$ ).



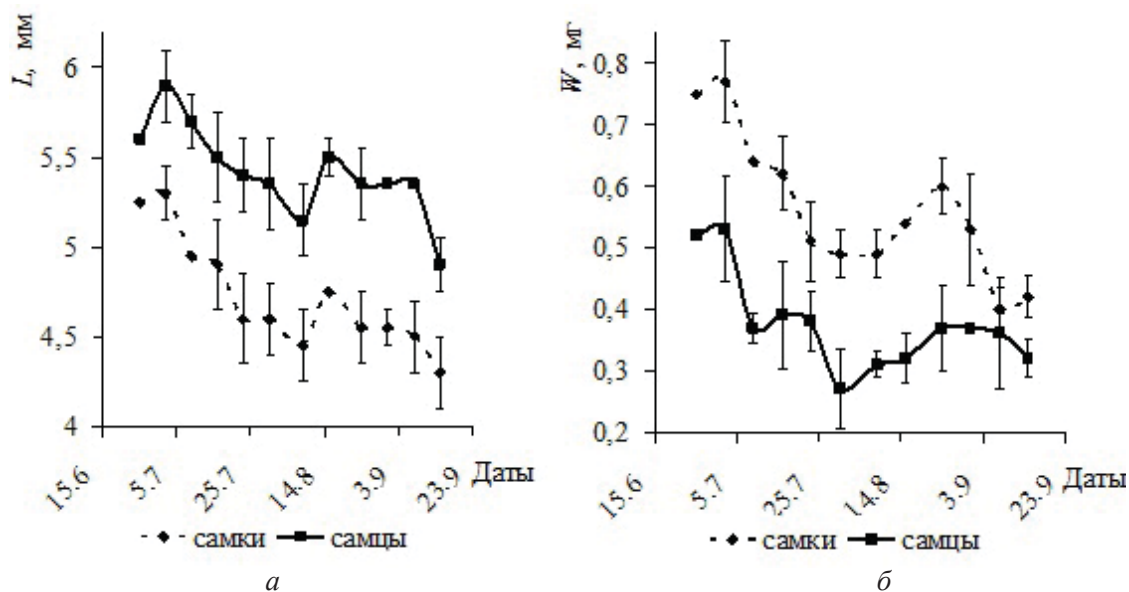


Рис. 3. Динамика длины (а) ( $L \pm SD$ ) и сухого веса (б) ( $W \pm SD$ ) тела имаго летней генерации *Endochironomus albipennis*

Сравнение средней длины тела имаго с данными других авторов показало, что линейные размеры самцов и самок из популяций пойменных озёр р. Волги находятся в пределах, указанных ранее для этого вида. Так, по данным Н. С. Калугиной [36], для Учинского водохранилища средняя длина тела самца *E. albipennis* составляла 6.35 (5.50 – 7.50) мм; самок – 4.72 (3.25 – 5.50).

*Ablabesmyia*. Небольшой объем выборки не позволяет достоверно проследить динамику длины тела и веса имаго *A. phatta* и *A. monilis* в течение сезона вылета. Однако можно отметить, что несколько более крупные самцы *A. phatta* вылетали в середине августа ( $L = 5.2 \pm 0.1$  мм), когда длина тела достоверно увеличивалась по сравнению с концом июля ( $t = 4.21, P = 0.002$ ), при этом индивидуальный вес особей существенно не менялся. Представители видов р. *Ablabesmyia* достоверно отличаются друг от друга как по длине тела имаго ( $t = 4.20, P = 0.002$ ), так и по весу особей ( $t = 14.62, P < 0.001$ : см. табл. 1): самцы *A. phatta* крупнее, чем *A. monilis*, и их индивидуальный вес больше.

*Camptochironomus*. В 2008 г. имаго самцов *C. tentans* были крупнее ( $t = 3.51, P = 0.004$ ) и тяжелее ( $t = 8.91, P < 0.001$ ), чем самцы *C. pallidivittatus* (см. табл. 1). Небольшой объем выборки не позволяет достоверно проследить динамику длины тела и веса имаго обоих видов в течение всего сезона вылета.

В конце апреля 2008 г. производился отлов комаров рода *Camptochironomus* из смешанного роя (*C. tentans* + *C. pallidivittatus*). Основную мас-

су этого роя составляли самцы *C. pallidivittatus* (95.2% от общего числа пойманных имаго). Самцы *C. tentans* и *C. pallidivittatus* из роя также отличались по размерно-весовым характеристикам: имаго *C. tentans* были крупнее ( $t = 15.62, P < 0.001$ ) и тяжелее ( $t = 8.11, P < 0.001$ ), чем имаго другого вида.

Самцы *C. pallidivittatus* из роя были, в среднем, крупнее ( $t = 3.85, P = 0.003$ ) и тяжелее ( $t = 8.74, P < 0.001$ ), чем самцы данного вида, пойманные в имагоуловители в 2008 г. Такая же тенденция прослеживается для *C. tentans*: средний вес имаго из роя был больше, чем данный показатель у самцов, пойманных в имагоуловители ( $t = 3.51, P = 0.004$ ), однако средняя длина тела у них не отличалась ( $t = 0.02, P = 0.97$ ). Возможно, это связано с тем, что в пробах из имагоуловителей учитывались в основном самцы, вылетающие в течение летнего периода, а в рое были пойманы более крупные особи перезимовавшей генерации. Это подтверждается сравнением с данными по длине тела и весу имаго самцов *C. tentans* весны 2009 г. (см. табл. 1): длина и вес тела имаго находились на том же уровне, что и у роящихся комаров ( $t = 1.53, P = 0.16$ ).

*L. tineiformis*. Самки и самцы достоверно отличаются по среднему весу имаго ( $t = 8.91, P < 0.001$ ): самки тяжелее самцов (см. табл. 1). По длине тела имаго обоих полов не отличаются (критерий Саттерзвайта,  $P > 0.05$ ).

*C. robusta*. Самки и самцы достоверно отличаются по среднему весу имаго ( $t = 10.10, P < 0.001$ ): самки превосходят самцов по данной характеристике (см. табл. 1). По длине тела имаго



обоих полов не отличаются (критерий Саттерзвайта,  $P > 0.05$ ).

Сезонная динамика потоков вещества, энергии и биогенных элементов гетеротопными насекомыми. Динамика потоков вещества, вынесенного гетеротопными насекомыми из оз. Холодное в 2008 г. (рис. 4), в основном повторяет пики их численности (коэффициент ранговой кор-

реляции Спирмена  $r_s = 0.95$ ,  $P < 0.001$ ): первый пик наблюдался в начале мая (до  $4.8 \text{ мг/м}^2$  в сут). В это время из озера вылетали имаго крупных видов хирономид (*C. tentans*; *C. pallidivittatus*; *Ch. curabilis*). Затем количество вещества, вынесенного вылетающими имаго, резко уменьшалось ( $U = 0$ ,  $P = 0.02$ ) и в последующие 5 недель (до конца июня) не превышало  $0.2 \text{ мг/м}^2$  в сут.

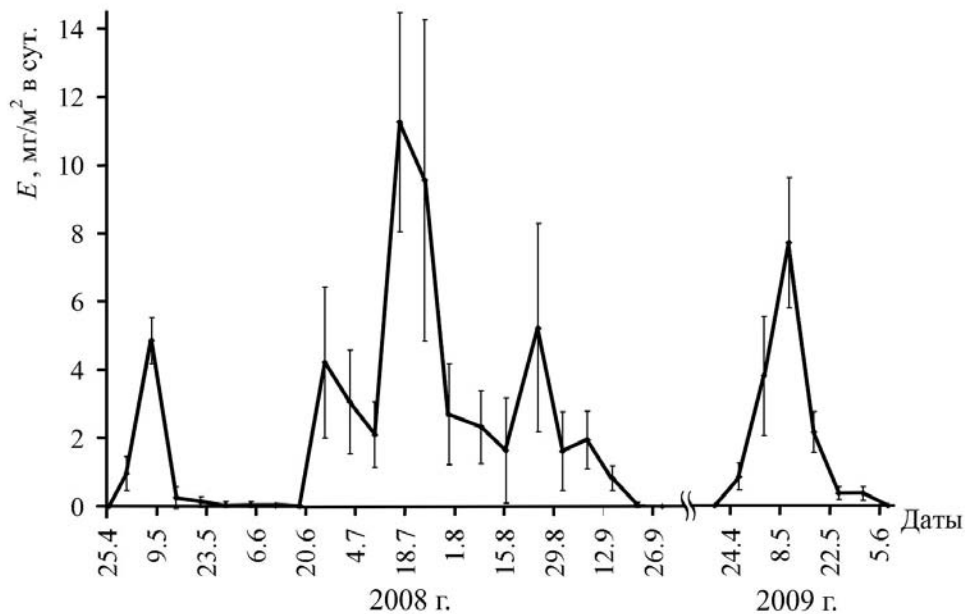


Рис. 4. Сезонная динамика потока вещества ( $E \pm SD$ ), вынесенного имаго гетеротопных насекомых через границу «вода – воздух» при вылете из оз. Холодное

В начале июля наблюдалось постепенное увеличение потока вещества ( $U = 1.02$ ,  $P = 0.04$ ), который достигал второго пика в середине июля (до  $11.3 \text{ мг/м}^2$  в сут). В этот период была вторая волна вылета крупных (*C. tentans*; *Ch. curabilis*) и массовых видов хирономид (*E. albipennis*; *Sch. schineri* и др.), а также массовый вылет имаго хаборид, подёнок и ручейников. В третьей декаде августа поток вещества постепенно уменьшался и до конца сезона вылета имаго сохранялся на относительно стабильном уровне (до  $5.2 \text{ мг/м}^2$  в сут), не образуя заметных пиков. В этот период поток вещества между водными и наземными экосистемами через границу «вода – воздух» определялся массовым вылетом самок подёнок на фоне продолжающегося вылета двукрылых насекомых.

Общее количество сухого вещества, вынесенного гетеротопными насекомыми из оз. Холодное за 2008 г., составило  $0.35 \text{ г/м}^2$  или  $3.5 \text{ кг/га}$  (табл. 2). В пересчете на площадь водоёма вынесенная за сезон вылета имаго биомасса составляет  $6.2 \text{ кг}$ . На долю хирономид

приходится 61% всей биомассы гетеротопных насекомых, вынесенной из водоёма в наземные экосистемы, на подёнок и хаборид – по 15%, а вклад ручейников и сетчатокрылых относительно незначителен.

Количественные характеристики потока вещества, вынесенного из оз. Холодное за весну 2009 г., в 2.4 раза превышают данный показатель 2008 г. ( $U = 24.11$ ,  $P = 0.01$  (см. табл. 2)), что определяется большей плотностью вылета ряда хирономин (*E. albipennis*, *D. lobiger*, *T. nemorosus*) и ортокладиин (*P. sordidellus*, *C. sylvestris*) в 2009 г.

Количество вещества, вынесенного в апреле – мае 2009 г. гетеротопными насекомыми через границу «вода – воздух» озёр Холодное, Ленивое и Садок, значимо не отличается (критерий Манна – Уитни,  $P > 0.055$ ). При этом численность имаго, вылетающих за весенний период из оз. Холодное, превышает количественные характеристики вылета из озёр Ленивое ( $U = 33.15$ ,  $P = 0.02$  (см. табл. 2)) и Садок ( $U = 17.30$ ,  $P = 0.04$  (см. табл. 2)).



Таблица 2

**Плотность вылета имаго гетеротопных насекомых из пойменных озёр и потоки вещества и энергии через границу «вода – воздух», формируемые при их вылете (в числителе – среднее значение  $\pm SD$ , в знаменателе – min – max)**

| Озеро    | Период          | Плотность вылета, экз./м <sup>2</sup> | Потоки                            |                                   |                                       |                                   |                               |
|----------|-----------------|---------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|
|          |                 |                                       | Сухое вещество, г/м <sup>2</sup>  | Энергия, ккал/м <sup>2</sup>      | Биогенные элементы, мг/м <sup>2</sup> |                                   |                               |
|          |                 |                                       |                                   |                                   | С                                     | N                                 | P                             |
| 2008 г.  |                 |                                       |                                   |                                   |                                       |                                   |                               |
| Холодное | апрель – май    | $\frac{126 \pm 26}{108-164}$          | $\frac{0.04 \pm 0.01}{0.03-0.06}$ | $\frac{0.23 \pm 0.07}{0.16-0.32}$ | $\frac{22.0 \pm 6.4}{15.5-29.9}$      | $\frac{4.4 \pm 1.3}{3.1-6.0}$     | $\frac{0.4 \pm 0.1}{0.3-0.6}$ |
|          | июнь – сентябрь | $\frac{764 \pm 351}{396-1282}$        | $\frac{0.31 \pm 0.14}{0.16-0.50}$ | $\frac{1.64 \pm 0.76}{0.82-2.68}$ | $\frac{154.3 \pm 71.6}{77.9-249.3}$   | $\frac{30.9 \pm 14.3}{15.6-49.9}$ | $\frac{3.1 \pm 1.4}{1.6-5.0}$ |
|          | Всего:          | $\frac{892 \pm 349}{508-1408}$        | $\frac{0.35 \pm 0.14}{0.19-0.53}$ | $\frac{1.87 \pm 0.74}{1.02-2.84}$ | $\frac{176.3 \pm 69.9}{96.4-264.8}$   | $\frac{35.3 \pm 13.9}{19.3-53.0}$ | $\frac{3.5 \pm 1.4}{1.9-5.3}$ |
| 2009 г.  |                 |                                       |                                   |                                   |                                       |                                   |                               |
| Холодное |                 | $\frac{478 \pm 59}{421-545}$          | $\frac{0.11 \pm 0.01}{0.10-0.12}$ | $\frac{0.56 \pm 0.06}{0.50-0.63}$ | $\frac{53.4 \pm 5.2}{47.5-60.0}$      | $\frac{10.7 \pm 1.0}{9.5-12.0}$   | $\frac{1.1 \pm 0.1}{1.0-1.2}$ |
| Садок    | апрель – май    | $\frac{332 \pm 91}{228-402}$          | $\frac{0.12 \pm 0.03}{0.09-0.14}$ | $\frac{0.61 \pm 0.15}{0.46-0.76}$ | $\frac{57.7 \pm 14.3}{43.5-72.1}$     | $\frac{11.6 \pm 2.9}{8.7-14.4}$   | $\frac{1.2 \pm 0.3}{0.9-1.4}$ |
| Ленивое  |                 | $\frac{311 \pm 106}{199-426}$         | $\frac{0.15 \pm 0.05}{0.11-0.21}$ | $\frac{0.80 \pm 0.23}{0.57-1.11}$ | $\frac{75.1 \pm 21.5}{53.5-105.1}$    | $\frac{15.0 \pm 4.3}{10.7-21.0}$  | $\frac{1.5 \pm 0.4}{1.1-2.1}$ |

Величина потока вещества определяется количеством вылетающих имаго, видовым составом и размерно-весовыми характеристиками особей наиболее многочисленных видов. Так, массовый вылет имаго мелких видов ортокладиин (*P. sordidellus*, *C. sylvestris*) и хирономин (*D. lobiger*, *T. nemorosus*) не приводит к существенному увеличению потока вещества из водных экосистем в наземные. Наибольший вклад в вынос вещества и энергии вносят крупные виды хирономид, подёнки, а также хаоборида и хирономида среднего размера, но имеющие несколько генераций в течение года и достигающие высокой численности в бентосных сообществах.

В 2008 г. имаго гетеротопных насекомых выносили из оз. Холодное 1.87 ккал/м<sup>2</sup>, причем на весенний период приходится 12.8% потока энергии (0.23 ккал/м<sup>2</sup>), а на вторую половину лета и осень – 87.2% (1.64 ккал/м<sup>2</sup> (см. табл. 2)). Наблюдаемые особенности сезонной динамики потока энергии объясняются относительно невысокой биомассой и численностью представителей отр. Diptera, вылетающих из водоёмов в весенний период. Кроме того, весной в популяциях массовых видов двукрылых насекомых преобладают самцы, у которых биомасса и, соответственно, её энергетический эквивалент относительно невелики. Поток энергии из оз. Холодное весной 2009 г. превышал данный показатель 2008 г. в 2.4 раза; такая же закономерность отмечена по основным биогенным элементам.

Потоки вещества, энергии и биогенных элементов через границу «вода – воздух» озёр Холодное, Ленивое и Садок весной 2009 г. значительно не отличаются ( $P > 0.05$ ). Таким образом, в пойменных озёрах р. Волга, близких по биотопическим особенностям и видовому составу гетеротопных насекомых, существует сходный уровень обменных процессов, возникающих при вылете имаго из водных экосистем в наземные.

Общая плотность вылета гетеротопных насекомых из пойменных озёр долины р. Волга (Саратовская обл.) находится на относительно невысоком уровне по сравнению с данными других авторов для озёр Северной Америки и Европы (от 1 до 5 тыс. экз./м<sup>2</sup> в год) (табл. 3).

Численность и биомасса имаго весенних генераций гетеротопных насекомых, вылетающих через границу «вода – воздух», в несколько раз ниже этих показателей по личинкам в бентосе озёр перед началом вылета (соответственно 22–50 и 9–10% от показателей бентоса [37] без учета планктонных личинок хаоборид и таксонов, имаго которых совершают метаморфоз на твердых субстратах в прибрежной зоне и вылетающих через границу «вода – суша»).

Возможными причинами потери биомассы можно считать выедание гетеротопных насекомых хищниками на стадии личинки и куколки [38–42] и высокую естественную смертность куколок в период метаморфоза [43, 44].



Таблица 3

## Плотность вылета имаго гетеротопных насекомых через границу «вода – воздух» водоёмов Европы, Северной Америки и Японии и потоки вещества, формируемые при их вылете

| Регион           | Водоём                                  | Плотность вылета, экз./м <sup>2</sup> /год | E, г/м <sup>2</sup> /год | Источник данных |
|------------------|---|--|--------------------------|-----------------|
| Северная Америка | Пруд Saunders (Канада)                  | 3551                                       | –                        | [45]            |
|                  | Пресные озера (Канада)                  | 1150–2992                                  | 0.11–0.52                | [46]            |
|                  | Оз. Char (Канада)                       | 690  | 0.14                     | [47]            |
|                  | Оз. Fern (США)                          | 4663                                       | 0.40                     | [48]            |
|                  | Временные пруды (США)                   | 1017–2774                                  | –                        | [49]            |
|                  | Оз. Findly (США)                        | 1051                                       | 0.22                     | [50]            |
|                  | Оз. Mirror (США)                        | 4500                                       | –                        | [51]            |
| Япония           | Оз. Kasumigaura                         | 2312                                       | 2.87                     | [52]            |
| Европа           | Оз. Below (Германия)                    | 10606                                      | 1.70                     | [53]            |
|                  | Мелкие пруды (Пиринеи, Франция)         | 1037–1490                                  | –                        | [54]            |
|                  | Оз. Холодное (Россия, Саратовская обл.) | 891.9                                      | 0.33                     | Наши данные     |

Годовой вынос биомассы из оз. Холодное в целом соответствует среднему уровню, характерному для озёр умеренной зоны Европы и Северной Америки (см. табл. 3) за счёт присутствия в вылете крупных представителей гетеротопных насекомых.

## Список литературы

1. Алимов А. Ф. О некоторых проблемах современной гидробиологии // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 7–13.
2. Batzer D. P., Wissinger S. A. Ecology of insect communities in non-tidal wetlands // Annu. Rev. Entomol. 1996. Vol. 41. P. 75–100.
3. Wissinger S. A. Ecology of wetland invertebrates: synthesis and applications from conservation and management // Invertebrates in freshwater wetlands of North America / eds. D. P. Batzer, R. B. Rader, S. A. Wissinger. N.Y. : John Wiley and Sons, 1999. P. 1043 – 1086.
4. Голубков С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2000. Т. 284. 295 с.
5. Beletsky L. D., Orians G. H. Red-Winged Blackbirds: decision-making and reproductive success. Chicago : The University of Chicago Press, 1996. P. 1–60.
6. Остроумов С. А. Биологический механизм самоочищения в природных водоемах и водотоках: теория и приложения // Успехи совр. биологии. 2004. Т. 124, № 5. С. 429–442.
7. Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности. М. : НИИ-Природа, РФФИ, 2004. 220 с.
8. Learner M. A., Potter D. W. The Seasonal Periodicity of Emergence of Insects from two Ponds in Hertfordshire, England, with Special Reference to the Chironomidae (Diptera: Nematocera) // Hydrobiologia. 1974. Vol. 44, № 4. P. 495–510.
9. Langford T. E., Daffern J. R. The emergence of insects from a british river, warmed by power station cooling-water. Part I. The use and performance of insect emergence traps in a large, spate-river and the effects of various factors on total catches, upstream and downstream of the cooling-water outfalls // Hydrobiologia. 1975. Vol. 46, № 1. P. 71–114.
10. Ferrington L. C. Hibernial emergence patterns of Chironomidae in lotic habitats of Kansas versus ambient air and water temperatures // Late 20th Century Research on Chironomidae / ed. O. Hoffrichter. Aachen : Shaker Verlag, 2000. P. 375 – 382.
11. Freitag H. Composition and longitudinal patterns of aquatic insect emergence in small rivers of Palawan Island, the Philippines // Internat. Rev. Hydrobiol. 2004. Vol. 89, № 4. P. 375–391.
12. Ramirez M. F. Emergent Aquatic Insects: Assemblage Structure and Patterns of Availability in Freshwater Wetlands of the Lower Columbia River Estuary. A thesis of Master of Science Univ. of Washington, 2008. 108 p.
13. Kranzfelder P. Comparison of emergence and taxonomic composition of Chironomidae (Insecta: Diptera) in Tortuguero National Park, Costa Rica. A thesis submitted to the faculty of the graduate school. Univ. of Minnesota, 2012. 261 p.
14. Сазонова О. Н. Роль кровососущих комаров в экосистемах // Тез. докл. III Всесоюз. симп. диптерологов. Л. : Зоол. ин-т, 1984. С. 108–115.
15. Силина А. Е. Вынос вещества и энергии из болотной экосистемы при эмергенции насекомых: сукцессионный аспект // Проблемы водной энтомологии России и современных стран : материалы III Всерос. симп.





- по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж : ВГУ, 2007. С. 303–319.
16. 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.
  17. Rosenberg D. M., Wiens A. P., Bilyj B. Sampling emerging Chironomidae (Diptera) with submerged funnel traps in a new northern canadian reservoir, Southern Indian Lake, Manitoba // Can. J. of Fish. and Aq. Sci. 1980. Vol. 37, № 6. P. 927–936.
  18. 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.
  19. Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae (Chironomidae): определитель по фауне СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Вып. 31. 186 с.
  20. Шилова А. И. Хиرونимиды Рыбинского водохранилища. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. 151 с.
  21. Родова Р. А. Определитель самок комаров-звонцов трибы Chironomini (Diptera, Chironomini). Л. : Наука, 1978. 144 с.
  22. Pinder L. C. V. A key to the adult males of the british Chironomidae (Diptera), the non-biting midges // Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1978. № 37. 114 p.
  23. Strenzke K. Revision der Gattung Chironomus Meig. 1. Die imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten // Arch. Hydrobiol. 1959. № 56. P. 1–42.
  24. Макаренко Е. А. Сем. Chironomidae // Определитель насекомых Дальнего Востока России : в 6 т. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 4. / под общ. ред. А. С. Лелея. Владивосток : Дальнаука, 2001. С. 204–733.
  25. Штакельберг А. А. Сем. Chaoboridae // Определитель насекомых европейской части СССР : в 5 т. Т. 5. Двукрылые, блохи. Ч. 1 / под общ. ред. Г. Я. Бей-Биенко. Л. : Наука, 1969. С. 148–149.
  26. Чернова О. А., Клюге Н. Ю., Синиченкова Н. Д., Белова В. В. Отряд Ephemeroptera – Подёнки // Определитель насекомых Дальнего Востока России : в 6 т. Т. I. Первичнобескрылые, древнекрылые, с неполным превращением / под общ. ред. П. А. Лера. Л. : Наука, 1986. С. 99–141.
  27. Качалова О. Д. Отряд Trichoptera – Ручейники // Определитель насекомых европейской части СССР : в 5 т. Т. 4. Большекрылые, верблюдки, сетчатокрылые, скорпионовые мухи и ручейники. Ч. 6. М. ; Л. : Наука, 1987. С. 107–193.
  28. Дорохова Г. И. Надотряд Neuropteroidea – Сетчатокрылые // Определитель насекомых европейской части СССР : в 5 т. Т. 4. Большекрылые, верблюдки, сетчатокрылые, скорпионовые мухи и ручейники. Ч. 6. М. ; Л. : Наука, 1987. С. 7–97.
  29. Гайдышев И. П. Исследование стохастических и детерминированных систем: Руководство пользователя программного обеспечения анализа данных AtteStat. Курган, 2012. 504 с.
  30. Hammer O., Harper D. A. T. Paleontological data analysis. Oxford : Blackwell Publishing, 2006. 368 p.
  31. Запольская Т. И., Шалапенко Е. С. Энергетические эквиваленты биомассы насекомых в биогеоценозе многолетних трав // Материалы VII съезда ВЭО. Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1974. Ч. 1. С. 41–42.
  32. Lien L. The energy budget of the brown trout population of Ovre Heimdalsvatn // Holarct. Ecol. 1978. Vol. 1. P. 279–300.
  33. Тунова Т. М. Изменение сырой и сухой массы тела, калорийности и зольности тела поденок (Ephemeroptera) в межличиночный период // Гидробиол. журн. 1989. Т. 24, № 4. С. 45–49.
  34. Ricker W. E. Methods for the assessment of fish production in fresh waters // IBP handbook 3. Oxford : Blackwell Scientific Publications, 1968. 313 p.
  35. Cummins K. W., Wuycheck J. C. Caloric equivalents for investigation in ecological energetics // Mittlung Internationale Für Theoretische und Amgewandte Limnologie. 1971. № 18. 158 p.
  36. Калугина Н. С. Систематика и развитие комаров *Endochironomus albipennis* Mg., *E. tendens* F. и *E. impar* Walk. (Diptera, Tendipedidae) // Энтомол. обзор. 1961. Т. XL, вып. 4. С. 900–919.
  37. Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Сообщества макрозообентоса пойменных озёр долины р. Волги (окр. г. Энгельса) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 1. С. 84–96.
  38. Oliver D. R. Life history of the Chironomidae // Annu. Rev. Entomol. 1971. Vol. 16. P. 211–230.
  39. Pinder L. C. V. A key to the adult males of the british Chironomidae (Diptera), the non-biting midges // Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1978. № 37. 114 p.
  40. Iwakuma T., Yasuno M. Fate of the univoltine chironomid, *Tokunagayusurika akamusi* (Diptera:Chironomidae), at emergence in Lake Kasumigaura, Japan // Arch. Hydrobiol. 1983. Vol. 99. P. 37–59.
  41. Lott M. A. Habitat-specific feeding ecology of ocean-type juvenile Chinook salmon in the lower Columbia River estuary. M. Sc. Thesis. University of Washington, Seattle, 2004. 120 p.
  42. MacKenzie R. A., Kaster J. L. Temporal and spatial patterns of insect emergence from a Lake Michigan coastal wetland // Wetlands. 2004. Vol. 24, № 3. P. 688–700.
  43. Шобанов Н. А. Карнофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч // Цитология. 1994. Т. 36, № 1. С. 123–128.
  44. Катаева И. В., Полуконова Н. В. Аномалии метаморфоза и формирования морфологических структур комаров-звонцов *Chironomus plumosus*, *C. riparius* (Chironomidae, Diptera) при окукливании и выведении в лабораторных условиях // Астрахан. мед. журн. 2007. Т. 2, № 2. С. 90.
  45. Judd W. W. A study of the population of insects emerging as adults from Saunders Pond at London, Ontario // Amer. Midl. Nat. 1964. Vol. 7. P. 402–414.
  46. Rosenberg D. M., Wiens A. P., Bilyj B. Chironomidae (Diptera) of peatlands in northwestern Ontario, Canada // Holarctic Ecology. 1988. Vol. 11. P. 19–31.



47. *Welch H. E.* Emergence of Chironomidae (Diptera) from Char Lake, Resolute, Northwest Territories // *Can. J. Zool.* 1973. Vol. 51. P. 1113–1123.
48. *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.
49. *Leeper D. A., Taylor B. E.* Insect emergence from a South Carolina (USA) temporary wetland pond, with emphasis on the Chironomidae (Diptera) // *J. of North Amer. Benthol. Soc.* 1998. Vol. 17, № 1. P. 54–72.
50. *Sherk T., Rau G.* Emergence of Chironomidae from Findley Lake in the coniferous forest of the Cascade Mountains after early and late thaws // *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 318. P. 85–101.
51. *Walter R. A.* Species composition, distribution, population, biomass and behavior: Benthic macroinvertebrates // *An Ecosystem Approach to Aquatic Ecology: Mirror Lake and Its Environment* / ed. G. E. Likens. N. Y.: Springer-Verlag, 1985. P. 204–228.
52. *Iwakuma T.* Emergence of Chironomidae from the shallow eutrophic Lake Kasumigaura, Japan // *Hydrobiologia.* 1992. Vol. 245. P. 21–40.
53. *Poepperl R.* Benthic secondary production and biomass emerging from a northern German temperate stream // *Freshwater Biology.* 2000. Vol. 44. P. 199–211.
54. *Sherk T., Rau G.* Emergence of Chironomidae from Findley Lake and two ponds in the Cascade Mountains, U.S.A. // *Neth. J. Aquat. Ecol.* 1992. Vol. 26. P. 321–330.

УДК 504.064.2.001.18

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗАРУБЕЖНОГО И РОССИЙСКОГО ОПЫТА В СФЕРЕ ОБРАЩЕНИЯ С ТВЕРДЫМИ БЫТОВЫМИ ОТХОДАМИ

А. А. Ежова, Н. К. Андросова

Московский государственный открытый университет  
E-mail: ezhovamgou@gmail.com

Рассмотрены основные методы переработки отходов, применяемые в странах Европы, США, Китае, Японии и России. Освещен опыт постепенного перехода от захоронения ТБО на свалках к использованию большей части отходов в качестве вторичного сырья и топливно-энергетических ресурсов.

**Ключевые слова:** твердые бытовые отходы (ТБО), полигон твердых бытовых отходов, вторичное сырье, вторичные энергетические ресурсы, биоотходы, биогаз.

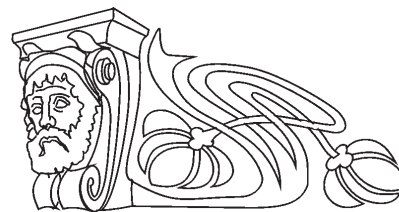
### Comparative Analysis of Domestic and Foreign Experience in the Field of Solid Waste Management

A. A. Ezhova, N. K. Androsova

The basic methods of waste treatment used in Europe, the U.S., China, Japan and Russia.

**Keywords:** municipal solid waste, solid waste landfill, secondary raw materials, secondary energy resources, biowaste, biogas, methane.

В последнее время экологическая проблема, связанная с обращением отходов, вызывает все большее беспокойство граждан развитых стран. Любая национальная политика должна быть направлена на рациональное управление отходами. Предотвращение образования отходов является лучшим вариантом обеспечения экологической безопасности, а затем повторное использование, утилизация и рекуперация энергии. Последнему методу отвечает политическая система государств в развитии возобновляемых источников энергии.



Национальные законодательства в странах Европейского союза гармонизируют с европейским экологическим правом и рекомендациями Базельской конвенции. В таких странах, как Германия, Швеция, Австрия, Дания, Бельгия, Нидерланды и др. выделяют три основополагающих принципа решения проблемы:

- повторно использовать и перерабатывать ценные компоненты отходов в качестве вторсырья;
- при невозможности или неэффективности повторной переработки отходы необходимо использовать как вторичные энергетические ресурсы;
- когда вышеназванные способы неприемлемы, отходы могут быть определены для полигонного захоронения.

В Европе, по данным Eurostat, в 2009 г. на вторичное сырье и компост бытовых отходов было переработано 24 и 18% соответственно [1].

В настоящее время вториндустрия в Европе набирает значительные обороты. В ведущих странах ЕС в качестве вторичных материальных ресурсов, по данным Eurostat, используют 23% ТБО, перерабатывают в компост 17, сжигают с утилизацией энергии 20, захоранивают 40% ТБО. В России порог захоронения отходов превышает 90%. В сфере обращения с отходами, надо признать, Россия значительно отстает (рис. 1).