



ЭКОЛОГИЯ

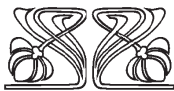
УДК 574.587(470.44)

ФЕНОЛОГИЯ ВЫЛЕТА И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ГЕТЕРОТОПНЫХ НАСЕКОМЫХ ПОЙМЕННЫХ ОЗЁР ДОЛИНЫ РЕКИ ВОЛГИ

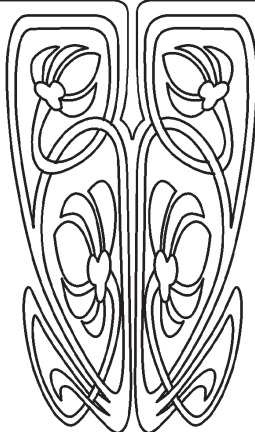
И. В. Демина¹, М. В. Ермохин¹, Н. В. Полуконова²

¹Саратовский государственный университет
E-mail: marka26@yandex.ru

²Саратовский государственный медицинский университет
E-mail: ecoton@rambler.ru



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ



Вылет гетеротопных насекомых из пойменных озёр долины реки Волги начинается во второй – третьей декаде апреля, заканчивается – во второй декаде сентября. Установлена вольтинность вылета 15 видов насекомых. Для *Endochironomus albipennis* Meigen, 1830 (Chironomidae, Diptera) и *Chaoborus flavicans* Meigen, 1830 (Chaoboridae, Diptera) определены соотношения полов в популяциях в период метаморфоза.

Ключевые слова: фенология, гетеротопные насекомые, вылет, пойменные озёра, вольтинность вылета, Chironomidae.

The Phenology of Emergence and the Sex Ratio of Heterotopic Insect Populations from Flood Lakes of the Volga River Valley

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

The emergence of heterotopic insects from floodplain lakes of the valley of the Volga River started in the second – the third decade of April and ends – the second decade of September. The voltinism of 15 species of heterotopic insects was established. For *Endochironomus albipennis* Meigen, 1830 (Chironomidae, Diptera) and *Chaoborus flavicans* Meigen, 1830 (Chaoboridae, Diptera) determined the sex ratio in the population during the period of metamorphosis.

Key words: phenology, heterotopic insects, emergence, floodplain lakes, voltinism, Chironomidae.

Вылет имаго гетеротопных насекомых из пресноводных водоемов европейской части России исследован в основном на крупных водохранилищах [1–3], а также в болотных экосистемах [4, 5] и олиготрофных северных озерах [6]. Количественный и качественный анализ вылета имаго гетеротопных насекомых из пойменных озёр долины реки Волги ранее не проводился, поэтому отсутствуют данные как о вольтинности вылета (количестве генераций), так и сезонных явлениях в жизненном цикле гетеротопных насекомых в этих водоемах. Однако такие сведения необходимы для характеристики потоков вещества и энергии между водной и наземной экосистемами, так как они позволят проанализировать сезонную динамику потоков, установить периоды времени наибольшего переноса вещества и энергии, а также определить виды, которые вносят наиболее существенный вклад во взаимодействие водной и наземной экосистем. Немаловажным фактором, определяющим величину потоков между экосистемами, служит соотношение полов в популяциях гетеротопных насекомых в период метаморфоза. Многим видам этой группы насекомых свойственен половой диморфизм в линейных размерах и индивидуальном весе [7, 8], в связи с



чем сроки вылета имаго каждого пола влияют на величину выноса вещества и энергии из водной экосистемы в наземную.

Цель данной работы – изучить особенности фенологии вылета гетеротопных насекомых пойменных озёр долины реки Волги и соотношение полов в популяциях массовых видов.

Материал и методы

Исследования проводили на пойменных озёрах Холодное, Ленивое и Садок, расположенных в левобережной части долины Волги (Саратовская обл.). Озеро Холодное (51°28'42" с.ш., 46°03'54" в.д.) – небольшая старица овальной формы (площадь – 1.6 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 освобождался от ледового покрова в середине апреля, ледовый покров устанавливался во второй декаде ноября. Озеро имело родниковое питание, температура в придонном слое не выше 23 °С, на поверхности достигала 28 °С (июль 2008 г., глубина 1.5 м).

Озеро Садок (51°28'33" с.ш., 46°04'11" в.д.) – небольшая старица округлой формы (площадь поверхности – 0.28 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 водоема ото льда – первая декада апреля, время установления ледяного покрова – вторая декада ноября. Зимой водоём промерзал до дна. Максимальная температура в придонном слое в летний период – 27 °С (глубина 1 м, июль 2008 г.).

Озеро Ленивое (51°28'41" с.ш., 46°04'01" в.д.) – небольшая старица овальной формы (площадь – 1.1 га, глубина – до 1.2 м; грунты – черные илы с растительными остатками и грубодетритные илы). Время освобождения водоема ото льда – первая декада апреля, время установления ледяного покрова – вторая декада ноября. В зимний период водоем 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 зарастала макрофитами, что делало 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. (1980) [9]. Для сборов был использован модифицированный имагоуловитель погруженного типа оригинальной конструкции [10]. В 2008 г. имагоуловители были установлены на озере Холодное после полного освобождения водоема от льда и сняты после полного прекращения вылета (через 3 недели после отлова последней особи имаго). В 2009 г. имагоуловители были установлены на озёрах Холодное, Садок и Ленивое в те же сроки, сняты в конце мая.

На озере Холодное было установлено 6 имагоуловителей на 2 трансектах (384 пробы имаго), на озере Ленивое – 6 имагоуловителей на 2 трансектах (54 пробы), на озере Садок – 3 имагоуловителя (24 пробы). Периодичность сбора насекомых из имагоуловителей в 2008 г. зависела от интенсивности их вылета: при слабом вылете – 1 раз в неделю, при интенсивном вылете массовых видов – ежедневно. В 2009 г. имагоуловители проверялись 1 раз в неделю. Имаго фиксировали в 70% спирте. Продолжительность вылета вида определялась как сумма интервалов сбора, в которые данный вид был обнаружен в имагоуловителе [11].

Видовую идентификацию имаго гетеротопных насекомых проводили по следующим руководствам: хирономидам [12–16], хаоборидам [17], подёнкам [18], ручейникам [19], сетчатокрылым [20]. Соотношение самцов и самок оценивали в популяциях двух наиболее массовых видов двукрылых: *Endochironomus albipennis* Meigen, 1830 (сем. Chironomidae) и *Chaoborus flavicans* Meigen, 1830 (сем. Chaoboridae). Для оценки корреляции количества самок и самцов на протяжении периода вылета использовали коэффициент Спирмена. Гипотезу об отличии соотношения полов от 1 : 1 проверяли с помощью критерия χ^2 . Статистическая обработка материала выполнялась в пакете программ Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Вылет гетеротопных насекомых из озера Холодное в 2008 г. начинался в третьей декаде апреля при среднесуточной температуре воздуха +13 °С, температуре воды – 16 °С. Закончился вылет во второй декаде сентября при температуре воздуха + 13 °С, воды – 14 °С. Вылет из озера Холодное в 2009 г. начался в более ранние сроки, чем в 2008 г., – в начале второй декады апреля. Ранний рост среднесуточных температур в 2009 г. обусловил смещение сроков начала вылета гетеротопных насекомых из озера. Такое



явление отмечается довольно часто [2, 21] и во многом определяется вариабельностью жизненного цикла насекомых, их способностью адаптироваться к изменениям среды обитания [22]. Общая продолжительность вылета гетеротопных насекомых из оз. Холодное в 2008 г. составляла 154 дня.

Фенология вылета сем. Chironomidae. Сроки вылета гетеротопных насекомых из озера Холодное определялись сроками вылета хирономид. Вылет начинался при температуре 16 °С, данная температура типична для начала вылета видов р. *Chironomus* в средней полосе европейской части России [23]. Первыми в вылете были отмечены виды родов *Chironomus* и *Camptochironomus*, а также *E. albipennis* и *Ablabesmyia phatta* Egger, 1863.

Ранний вылет из водоёмов имаго родов *Chironomus* и *Camptochironomus* отмечался многими исследователями на Волгоградском водохранилище [24] и других водоёмах [1, 2, 23]. Личинки этих родов обычно зимуют на IV стадии [13], поэтому проходят метаморфоз сразу после схода ледового покрова. Иногда отмечался вылет имаго из-под льда [2]. На исследованных нами озёрах вылет комаров-звонцов этих видов через закраины и полыньи ледового покрова не был зарегистрирован: с момента таяния льда на озере до начала вылета имаго проходило около недели.

Личинки *E. albipennis*, напротив, зимуют на различных стадиях развития: обычно во II – IV возрасте [25]. Эта особенность также может служить возможным объяснением ранневесеннего, но более продолжительного вылета имаго данного вида из озера Холодное. В начале зимы в бентосе данного озера массовыми были личинки IV возраста в плотных коконах, которые типичны для зимующих особей *E. albipennis* [26].

Вылет хирономид из озера Холодное характеризовался двумя пиками: в первой декаде мая и во второй декаде июля. Каждый пик продолжался в течение 1 – 2 недель, когда происходил массовый вылет имаго из водоёма. Между периодами наибольшей плотности вылета в течение 56 дней имаго хирономид вылетали из водоёма единично. Следует отметить, что два пика вылета хирономид имеют существенные отличия по видовому составу.

Весной наблюдался массовый вылет перезимовавшего поколения *Camptochironomus tentans* Fabricius, 1805; *Camptochironomus pallidivittatus* Edwards, 1929; *Chironomus curabilis* Beljanina,

Sigareva et Loginova, 1990; *E. albipennis*. Для июльского пика плотности вылета характерно присутствие летней генерации бивольтинных (*C. tentans*; *Ch. curabilis*; *E. albipennis* и др.) и моновольтинных видов (*Schineriella schineri* Strobl, 1880), а также видов с растянутым периодом вылета (*A. phatta*).

Вылет таниподин в 2008 г. начинался на неделю позже, чем хирономин. В вылете представителей этого подсемейства отмечался только один пик плотности, совпадавший по времени со вторым пиком вылета подсемейства Chironominae. Таким образом, первый пик вылета хирономид был образован в основном подсемейства Chironominae, а в формирование второго пика вносили свой вклад виды обоих подсемейств. Имаго подсемейства Orthocladiinae в 2008 г. встречались единично, поэтому надёжно установить закономерности динамики вылета не представлялось возможным.

Наибольшая продолжительность вылета в 2009 г. отмечалась у *E. albipennis*, *A. phatta*, *Sch. schineri*, *C. tentans*, *Ch. curabilis*, *Dicrotendipes lobiger* Kieffer, 1921, *Glyptotendipes (s. str.) pallens* Meigen, 1804. У прочих видов хирономид вылет продолжался не более трех недель (табл. 1).

Весной 2010 г. отмечался массовый ранневесенний вылет ортокладиин (*Cricotopus (Isocladus) sylvestris* Fabricius, 1794, *Psectrocladius sordidellus* Zetterstedt, 1838), в отличие от 2009 г., когда представители данного подсемейства практически отсутствовали.

Массовость вылета хирономид, а также количество генераций и сроки вылета определялись не только условиями текущего года, но и, в большей степени, условиями предыдущего года [1, 3]. Так, в 2007 г. средняя температура в августе – октябре составляла 18.2 °С, тогда как в 2008 г. этот показатель был несколько меньше – 16.6 °С (по данным базы данных сайта: <http://www.gismeteo.ru>). Однако в 2008 г. устойчивые отрицательные температуры установились в начале декабря, в то время как в 2007 г. температура опустилась ниже нуля уже в начале ноября. Средняя суточная температура за ноябрь в 2008 г. составила 4.3 °С. Возможно, большая продолжительность периода положительной температуры, а следовательно, и более позднее время установления ледового покрова на водоёмах привело к смещению сроков вылета имаго некоторых видов хирономид на более ранние. *C. sylvestris* и ранее отмечался в весеннем вылете из левобережных затонов и проток Волги [24].



Таблица 1

Продолжительность вылета представителей сем. Chironomidae из озера Холодное в 2008 г.

Виды	Вылет, сут.	Виды	Вылет, сут.
Tanypodinae		<i>Glyptotendipes glaucus</i>	42
<i>Ablabesmyia phatta</i>	105	<i>Camptochironomus pallidivittatus</i>	21
<i>Schineriella schineri</i>	77	<i>Einfeldia longipes</i>	21
<i>Ablabesmyia monilis</i>	21	<i>Einfeldia pagana</i>	21
<i>Tanypus punctipennis</i>	21	<i>Polypedilum sordens</i>	14
<i>Guttipeloplia guttipennis</i>	14	<i>Dicrotendipes cf. lobiger</i>	14
<i>Krenopeloplia nigropunctata</i>	14	<i>Parachironomus monochromus</i>	14
<i>Labrundinia longipalpis</i>	7	<i>Chironomus commutatus</i>	7
<i>Procladius freemani</i>	7	<i>Chironomus luridus</i>	7
<i>Procladius choreus</i>	7	<i>Chironomus plumosus</i>	7
<i>Psectrotanypus varius</i>	7	<i>Dicrotendipes cf. tritonus</i>	7
<i>Tanypus stellatus</i>	7	<i>Einfeldia cf. pagana</i>	7
Orthoclaadiinae		<i>Einfeldia cf. longipes</i>	7
<i>Cricotopus sylvestris</i>	28	<i>Glyptotendipes barbipes</i>	7
<i>Psectrocladius sordidellus</i>	21	<i>Parachironomus parilis</i>	7
<i>Cricotopus tibialis</i>	14	<i>Glyptotendipes paripes</i>	7
<i>Cricotopus cumulatus</i>	7	<i>Parachironomus cf. parilis</i>	7
<i>Heterotrissocladius biwiquartus</i>	7	<i>Dicrotendipes tritonus</i>	7
<i>Psectrocladius barbimanus</i>	7	<i>Synendotendipes dispar</i>	7
Chironominae		<i>Polypedilum cf. sordens</i>	7
Chironomini		Tanytarsini	
<i>Endochironomus albipennis</i>	112	<i>Paratanytarsus confusus</i>	14
<i>Camptochironomus tentans</i>	70	<i>Paratanytarsus inopertus</i>	7
<i>Chironomus curabilis</i>	56	<i>Tanytarsus nemorosus</i>	7
<i>Dicrotendipes lobiger</i>	49	<i>Tanytarsus volgensis</i>	7

Вылет таниподин весной 2009 г. начинался в те же сроки, что и в 2008 г. и также был представлен только родом *Ablabesmyia*. Однако следует отметить некоторые различия в соотношении видов. В 2008 г. в вылете в наибольшей степени участвовала *A. phatta*, а имаго *Ablabesmyia monilis* L., 1758 были единичны, а весной 2009 г. наблюдалось противоположное соотношение.

Фенология вылета некоторых массовых видов хирономид. Вылет *C. tentans* в 2008 г. отмечался с третьей декады апреля, пик плотности вылета приходился на первую декаду мая. Вторая генерация данного вида проходила метаморфоз и вылетала из водоёма с начала июля до конца сентября.

По данным других исследователей, вылет этого вида для различных водоёмов также харак-

теризовался двумя генерациями в год. При этом сроки вылета первой генерации отличались в зависимости от типа водоёма: в водохранилищах – с первой половины июня, в мелководных стоячих водоёмах – с начала мая [13]. Вероятно, такие различия были вызваны локальными особенностями динамики температуры воды в водоёмах разной глубины. Сроки вылета *C. tentans* из озера Холодное сопоставимы с данными по весеннему вылету этого вида из других озёр в ареале вида.

Вылет второй генерации *C. tentans* более растянут, чем весенний вылет перезимовавшего поколения, что вполне согласуется с данными других исследователей о том, что вылет данного вида сильно растянут во времени в связи с неравномерным развитием личинок [13]. Однако отмеченный постепенный переход от вылета



одной генерации к вылету следующей в озере Холодное не был отмечен. Весенняя генерация имаго вылетала массово и в относительно короткие сроки, а затем наблюдался достаточно длительный период (около трёх недель), в течение которого вылет *C. tentans* был слабым (метаморфоз проходили единичные особи) или полностью отсутствовал.

Вылет *E. albipennis* в 2008 г. начинался в третьей декаде апреля, а заканчивался во второй декаде сентября. Обнаружено два пика вылета – в первой декаде мая и во второй декаде июля. Во временном интервале между периодами наибольшей численности вылет *E. albipennis* отсутствовал или был единичен. По данным других исследователей, в Рыбинском и Учинском водохранилищах *E. albipennis* также был дицикличен, т.е. имел два пика вылета [13; 26]. В то же время указания на растянутость метаморфоза данного вида [3, 13, 26, 27] подтвердились для пойменных озёр Волгоградского водохранилища лишь частично. Вылет первой генерации *E. albipennis* происходил в течение относительно короткого периода времени, тогда как вторая генерация имела несколько более растянутый по времени период вылета из водоёма. Поэтому именно вторая генерация определяла наибольшую продолжительность вылета среди всех изученных нами гетеротопных насекомых на исследованных озёрах. Весенний вылет данного вида в 2009 г. начинался в те же сроки, однако в 2009 г. вылет достигал пика на неделю раньше (начало мая). Наибольшей плотности вылет *E. albipennis* достигал во время второго пика – в июле, что совпадало по времени с развитием водной растительности, в основном роголистника, который личинки данного вида массово заселяли в летний период.

Вылет *A. phatta* в 2008 г. также был растянут во времени, начинался со второй декады апреля и заканчивался во второй декаде сентября. Четких пиков вылета не было выявлено, но представители вида стабильно встречались на протяжении всего периода исследований. На Рыбинском водохранилище также был зарегистрирован растянутый во времени вылет данного вида, который был обусловлен неравномерным ростом личинок, а также обитанием их на разной глубине [13]. Однако в постоянных стоячих водоёмах в окрестностях Рыбинского водохранилища начало вылета *A. phatta* приходилось на июнь, а в озере Холодное данный вид отмечался в вылете в более ранние сроки. Весенний вылет имаго

A. phatta был также обнаружен во временных водоёмах, однако в них метаморфоз этого вида заканчивался уже к середине июня [13].

Вольтинность вылета хирономид из озера Холодное. По результатам исследования вылета хирономид подсемейства Chironominae 5 видов – *E. albipennis*, *C. tentans*, *C. pallidivittatus*, *Ch. curabilis*, *Einfeldia longipes* Staeger, 1839 – относятся к бивольтинным видам. В вылете этих видов четко прослеживаются две генерации имаго – весенняя (конец апреля – середина мая) и летняя (с конца июня), что согласуется с данными по другим водоёмам [3, 13, 24].

Вторая генерация может быть относительно короткой (*C. pallidivittatus*, *E. longipes*) или более растянутой во времени (*E. albipennis*, *C. tentans*, *Ch. curabilis*). На Рыбинском водохранилище была обнаружена растянутость вылета второй генерации *C. pallidivittatus* [13], которая в целом не характерна для популяций этого вида в исследованных нами водоёмах. Промежуток времени между генерациями перечисленных выше видов составлял от 35 до 70 сут.

D. lobiger в 2008 г. отмечался в вылете во второй половине лета, при этом вылет был относительно растянут во времени (с середины июля по середину сентября). На протяжении этого времени стабильно отмечался слабый вылет имаго, возможно, связанный с неравномерностью развития личинок. В 2009 г. был зарегистрирован массовый весенний вылет этого вида, что позволило предположить у него наличие, как минимум, двух генераций в течение года. По данным некоторых исследователей, в мелких стоячих водоёмах Европы этот вид дицикличен, причем первая генерация приурочена к концу мая – началу июня, а вторая – к концу июля – началу августа [28].

Среди представителей подсемейства Tanypodinae к моновольтинным видам относились *Sch. schineri* и *Guttipelopia guttipennis* Wulp, 1874. Вылет этих видов начинался в начале июля, у *G. guttipennis* заканчивался в конце июля, а у *Sch. schineri* слабый вылет продолжался до середины сентября.

В вылете *A. phatta* чётких генераций проследить не удалось. Со второй декады апреля до начала сентября включительно особи этого вида стабильно встречались в имагоуловителях, не достигая высокой плотности вылета. Таким образом, вылет *A. phatta* можно охарактеризовать как растянутый, без явно выраженных пиков. Вместе с тем в популяции Рыбинского водо-



хранилища существует дицикличность развития данного вида, однако генерации также растянуты по времени [13].

Имаго подсемейства Orthoclaadiinae в 2008 г. отмечались в вылете единично и плотность их летнего вылета невелика, поэтому надежно установить вольтинность не представлялось возможным. Однако массовый вылет *C. sylvestris* и *P. sordidellus* весной 2009 г., а также летний вылет 2008 г. позволил предположить для этих видов наличие как минимум двух поколений в течение года, что хорошо согласуется с данными других авторов [13].

Для остальных видов хирономид затруднительно четко определить вольтинность вылета, так как имаго этих видов встречались в вылете единично весной (*Glyptotendipes* (s. str.) *barbipes* Staeger, 1839, *Procladius freemani* Sublette, 1964 и др.) или летом (*Krenopelopia nigropunctata* Staeger, 1839, *Parachironomus parilis* Walker, 1856 и др.). Имаго *Einfeldia pagana* Meigen, 1838 и *Polypedilum* (*P.*) *sordens* Wulp, 1874 отмечались в вылете в середине июля и в конце августа, но остается неясным, относились эти особи к одной генерации или к разным.

Фенология вылета сем. Chaoboridae из озера Холодное. В 2008 г. начало массового вылета имаго хаоборид (*Ch. flavicans*) приходилось на первую декаду июля, окончание вылета – на вторую декаду сентября (период вылета продолжался 84 дня). В 2009 г. сроки вылета имаго хаоборид отличались от предыдущего года: их массовый метаморфоз происходил с третьей декады апреля.

В вылете *Ch. flavicans* хорошо прослеживалась летняя генерация имаго (с конца июня до середины сентября). Летом было зарегистрировано два пика вылета имаго, разделенных промежутком времени (21 сут.), в течение которого интенсивность этого процесса была несколько ниже. Вероятно, это указывало на наличие одного летнего поколения хаоборид в популяции озера Холодное, вылет которого, тем не менее, был сильно растянут во времени. Единичные имаго хаоборид ещё вылетали из данного водоёма в начале мая 2008 г., что указывало на наличие весенней генерации. Это предположение, кроме того, подтверждалось массовым весенним вылетом хаоборид в мае 2009 г. Таким образом, для популяции *Ch. flavicans* озера Холодное характерны 2 генерации, сильно растянутые по времени вылета.

Фенология вылета имаго отпр. Ephemeroptera, Trichoptera и Neuroptera из озера Холодное. Вылет подёнок в 2008 г. был отмечен с третьей декады

июня до конца августа, общая продолжительность этого процесса составила около 70 суток. В 2009 г. был зарегистрирован единичный весенний вылет только одного вида поденок *Cloeon dipterum* L., 1761.

Имаго ручейников *Leptocerus tineiformis* Curtis, 1834 в 2008 г. стабильно вылетали из водоёма с третьей декады июня до конца августа, в весеннем вылете 2009 г. эта группа гетеротопных насекомых не была обнаружена. Общая продолжительность вылета ручейников в 2008 г. составляла 56 суток.

Единичные особи сетчатокрылых *Sisyra fuscata* Fabricius, 1793 в 2008 г. отмечались в вылете со второй декады июля по вторую декаду августа, продолжительность вылета составляла около 28 суток. При метаморфозе личинки этого вида обычно покидали водную среду и окукливались на берегу, на прибрежной растительности [20], таким образом, встречи имаго этих насекомых в погружённых имагоуловителях, очевидно, случайны.

Популяции поденок *Cl. dipterum*, *Caenis robusta* Eaton, 1884 и ручейников *L. tineiformis* в озере Холодном моновольтинны, т. е. в течение года была представлена только одна генерация (с конца июня до конца августа).

Фенология вылета гетеротопных насекомых из озер Садок и Ленивое. В 2009 г. вылет гетеротопных насекомых из озера Садок начался на неделю раньше, чем из озера Холодное (конец первой декады апреля), при температуре воздуха +12 °С, воды – 10 °С. Такое различие в сроках можно объяснить тем, что озеро Садок мелководное, очевидно, не имело родникового питания, поэтому быстрее прогревалось в весенний период. Сходное влияние температурного режима водоёма на смещение времени начала вылета на более ранние сроки отмечалось ранее многими исследователями [2, 21]. В этот период озеро покидали исключительно имаго хирономид (*E. albipennis*, *P. sordidellus*, *C. sylvestris* и др.). В конце мая вылет имаго с поверхности воды озера Садок ослабевал.

Вылет из озера Ленивое в 2009 г. начинался в начале второй декады апреля, т. е. примерно в те же сроки, что и из озера Садок. Такое совпадение сроков вылета можно объяснить сходством биотопических и температурных характеристик этих озёр. Среди гетеротопных насекомых, вылетающих через поверхность воды озера в весенний период, преобладали хирономиды (*E. albipennis*). К началу июня вылет гетеротопных насекомых ослабевал и был представлен лишь единичными хирономами (преимущественно *E. albipennis*).



Соотношение полов в вылете массовых видов гетеротопных насекомых.

Соотношение полов в вылете *E. albipennis*. В 2008 г. в вылете *E. albipennis* прослеживалось

согласованная динамика вылета самцов и самок ($r = 0.90$, $P < 0.001$). Однако в первой генерации преобладали самцы, самки в этот период были представлены в вылете единично (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение полов в популяциях *E. albipennis* (сем. Chironomidae, Diptera) и *Ch. flavicans* (сем. Chaoboridae, Diptera) в период вылета на озере Холодное

Вид	Год	Генерация		N, экз.		Соотношение полов	$\frac{\chi^2}{P}$
		№	Период вылета	Самцы	Самки		
<i>E. albipennis</i>	2008	1	24.04 – 14.05	43	4	10.75 : 1	$\frac{21.45}{<0.001}$
		2	19.06 – 21.09	259	217	1.19 : 1	$\frac{1.86}{0.17}$
	2009	1	21.04 – 20.05	61	52	1.17 : 1	$\frac{0.36}{0.55}$
<i>Ch. flavicans</i>	2008	1	01.05 – 07.05	12	0	–	–
		2	19.06 – 14.09	130	115	1.13 : 1	$\frac{0.46}{0.50}$
	2009	1	29.04 – 20.05	45	4	11.25 : 1	$\frac{20.91}{<0.001}$

Самцы проходили метаморфоз и вылетали из водоема на неделю раньше, чем самки, т.е. была обнаружена протерандрия. Это явление согласуется с данными большинства исследователей хирономид [29, 30], в качестве возможных причин приводится меньшая скорость развития более массивных самок [21].

Во второй генерации *E. albipennis* протерандрия не наблюдалась – вылет самцов и самок начинался одновременно – с конца июня. Плотность вылета обоих полов достигала наибольших значений одновременно, соотношение полов в этом поколении хирономид примерно соответствовало 1 : 1 (см. табл. 2). Вылет самцов заканчивался на неделю позже, чем вылет самок. Общая продолжительность вылета самцов *E. albipennis* в 2008 г. составляла 105 суток, самок – 84 дня. Соотношение самцов и самок в вылете за 2008 г. составляло 1.37 : 1 ($\chi^2 = 6.47$, $P = 0.01$).

В 2009 г. соотношение самцов и самок в весеннем вылете *E. albipennis* было близко к 1 : 1 (см. табл. 2), вылет имаго обоих полов начинался одновременно (во второй декаде апреля).

Соотношение полов в вылете *Ch. flavicans*. В весенний период 2008 г. был отмечен вылет единичных самцов хаоборид, затем наблюдался длительный промежуток времени, в течение которого метаморфоза и вылета из водоёма имаго данного вида не происходило. С конца июня вновь начинался вылет второй генерации имаго *Ch. flavicans* обоих полов, причем дисбаланса

в соотношении полов не было отмечено (см. табл. 2).

Количественные показатели вылета хаоборид обоих полов изменялись синхронно и пики плотности вылета имаго соответствовали друг другу ($r = 0.96$, $P < 0.001$). Вылет самцов и самок *Ch. flavicans* заканчивался также одновременно в середине сентября. Продолжительность вылета имаго обоих полов для данного вида составляла 77 дней. Таким образом, соотношение самцов и самок в вылете хаоборид в течение всего сезона 2008 г. составляло 1.23 : 1 ($\chi^2 = 1.53$, $P = 0.23$), т.е. примерно соответствовало 1 : 1.

Вылет хаоборид обоих полов начинался в 2009 г. одновременно. Весной 2009 г. среди особей, проходивших метаморфоз, преобладали самцы, тогда как самки встречались единично (см. табл. 2).

Таким образом, соотношение самцов и самок массовых видов гетеротопных насекомых – *E. albipennis* и *Ch. flavicans* – варьировало на протяжении сезона вылета. В целом соотношение самцов и самок за весь сезон соответствовало соотношению 1 : 1. Небольшие отклонения от этого соотношения определялись в основном дисбалансом в количестве самцов и самок первой генерации.

Список литературы

1. Соколова Н. Ю., Коренева Т. А. Биологические циклы некоторых массовых тендипедид Учинского водохранилища и сезонная динамика численности



- их личинок // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64, вып. 2. С. 67–78.
2. *Боруцкий Е. В.* Вылеты Chironomidae (Diptera) континентальных водоемов разных климатических поясов как фактор обеспеченности рыб пищей // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 2. С. 233–247.
 3. *Соколова Н. Ю., Извекова Э. И., Львова А. А., Сахарова М. И.* Экология массовых видов донных беспозвоночных // Бентос Учинского водохранилища. М. : Наука, 1980. Т. 26. С. 39–121.
 4. *Силина А. Е., Чалая О. Н.* Предварительные данные о выходе короткоусых двукрылых болота Клюквенное-1 // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж, 1994. Вып. 4. С. 120–129.
 5. *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 амфибиот. и водн. насекомым. Воронеж : Изд.-полиграф. центр ВГУ, 2007. С.
 6. *Przhiboro A. A.* Fauna and abundance of non-chironomid dipterans (Insecta: Diptera) in the littoral zone of small lakes in Northwestern Russia // 6th Intern. Congress of Dipterology, 23–28 September 2006, Fukuoka, Japan, 2006. Abstracts volume. P. 200–201.
 7. *Burt E. T., Perry R. J. O., McLachlan A. J.* Feeding and Sexual Dimorphism in Adult Midges (Diptera: Chironomidae) // Holarctic Ecology. 1986. Vol. 9, № 1. P. 27–32.
 8. *Benbow M. E.* Role of larval sexual dimorphism, biased sex ratios, and habitat on the energetics of a tropical chironomid // Environ Entomol. 2008. Vol. 37, № 5. P. 1162–1173.
 9. *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.
 10. *Демина И. В., Ермохин М. В., Демин А. Г.* Имагоуловитель для количественного учета вылета гетеротопных насекомых на границе «вода – воздух» в стоячих водоемах // Поволж. эколог. журн. 2009. № 1. С. 65–68.
 11. *Bouchard R. W. Jr., Ferrington L. C. Jr.* Duration of emergence among Chironomidae in an insular tropical rainforest stream // Bul. of the N. Amer. Benthol. Soc. 2003. Vol. 20(1). P. 315–316.
 12. *Родова Р. А.* Определитель самок комаров-звонцов трибы Chironomini (Diptera, Chironomini). Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1978. 144 с.
 13. *Шилова А. И.* Хиროномиды Рыбинского водохранилища. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. 151 с.
 14. *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.
 15. *Strenzke K.* Revision der Gattung Chironomus Meig. 1. Die imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten // Arch. Hydrobiol. 1959. № 56. P. 1–42.
 16. *Макарченко Е. А.* Сем. Chironomidae // Определитель насекомых Дальнего Востока России : в 6 т. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 4 / под общ. ред. П. А. Лера. Владивосток : Дальнаука, 2001. 641 с.
 17. *Штакельберг А. А.* Сем. Chaoboridae // Определитель насекомых европейской части СССР : в 5 т. Т. 5. Двукрылые, блохи. Ч. I / под общ. ред. Г. Я. Бей-Биенко. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 809 с.
 18. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С. Я. Цалолыхина : в 5 т. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. СПб. : Наука, 1997. 448 с.
 19. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С. Я. Цалолыхина : в 5 т. Т. 5. Высшие насекомые. СПб. : Наука, 2001. 836 с.
 20. *Дорохова Г. И.* Надотряд Neuropteroidea – Сетчатокрылые. // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Большекрылые, верблюдки, сетчатокрылые, скорпионовые мухи и ручейники. Ч. 6. М. ; Л. : Наука, 1987. С. 7–97.
 21. *Boerger H.* Species composition, abundance and emergence phenology of midges (Diptera: Chironomidae) in a brown-water stream of West-Central Alberta, Canada // Hydrobiologia. 1981. Vol. 80. P. 7–30.
 22. *Бей-Биенко Г. Я.* Общая энтомология : учебник для университетов и сельхозвузов. М. : Высш. школа, 1980. 416 с.
 23. Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция / под ред. Н. Ю. Соколовой. М. : Наука, 1983. 312 с.
 24. *Мисейко Г. Н.* Число генераций у некоторых видов хиროномид Волги близ Саратова // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1969. С. 45–48.
 25. *Калугина Н. С.* Места обитания личинок и смена поколений у семи видов Glyptotendipes Kieff. и Endochironomus Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1963. С. 173–212.
 26. *Калугина Н. С.* К биологии некоторых хиროномид Учинского водохранилища (род Endochironomus Kieff., род Glyptotendipes Kieff. и др.) // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. С. 283–287.
 27. *Mundie J. H.* The ecology of Chironomidae in storage reservoirs // Transactions of the Royal Entomol. Soc. of London. 1957. Vol. 109. P. 149–232.
 28. *Macan T. T.* Survey of a moorland fishpond // J. Anim. Ecol. 1949. Vol. 18. P. 160–188.
 29. *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.
 30. *Ring F.* Chironomiden Emergenz 1970 in Breitenbach and Rohrwiesenbach // Arch. Hydrobiol. 1974. Suppl. 45. S. 212–304.