

УДК 595.771(477.75)

**ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД  
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)  
В ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМАХ КРЫМА**

**В. П. Беляков<sup>1</sup>, Е. В. Ануфриева<sup>2</sup>, А. И. Бажора<sup>1</sup>, Н. В. Шадрин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт озераведения РАН*

*Россия, 196105, Санкт-Петербург, Севастьянова, 9*

<sup>2</sup> *Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН*

*Россия, 299011, Севастополь, просп. Нахимова, 2*

*E-mail: lena\_anufrieva@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.02.17 г.

**Влияние солёности на личинок хирономид (Diptera, Chironomidae) в гиперсолёных водоёмах Крыма.** – Беляков В. П., Ануфриева Е. В., Бажора А. И., Шадрин Н. В. – В работе суммированы результаты многолетних исследований (2007 – 2015 гг.) хирономид в 38 солёных и гиперсолёных водоёмах Крыма. Личинки хирономид обнаружены при солёности до 340 г/л, их частота встречаемости уменьшается с ростом солёности выше 30 – 50 г/л. Найдены представители четырех видов: *Baeotendipes noctivagus*, *Cricotopus* gr. *cylindraceus*, *Tanytarsus* gr. *mendax* и *Paratanytarsus* gr. *quantuplex*. Численность личинок хирономид колебалась в широких пределах и достигала высоких величин: в планктоне – до 8 тыс./м<sup>3</sup>, в бентосе – до 9 тыс./м<sup>2</sup> и в плавучих матах нитчатых зелёных водорослей – до 3 тыс./м<sup>2</sup>, она нелинейно зависела от солёности. Увеличение солёности вело к уменьшению количества видов и среднего размера одноразмерных личинок. Численность, биомасса и продукция личинок нелинейно зависели от солёности, максимум наблюдался при солёности 150 – 170 г/л.

*Ключевые слова:* видовой состав, гиперсолёные воды, Крым, солёность, хирономиды.

**Salinity influence on chironomid larvae (Diptera, Chironomidae) in the Crimean hypersaline lakes.** – Belyakov V. P., Anufrieva E. V., Bazhora A. I., and Shadrin N. V. – The paper summarizes the results of our long-term research (2007 – 2015) of chironomids in 38 saline and hypersaline lakes in the Crimea. Chironomid larvae were found at salinities up to 340 g/l, and their occurrence frequency decreased as salinity rose above 30 – 50 g/l. Four species, namely, *Baeotendipes noctivagus*, *Cricotopus* gr. *cylindraceus*, *Tanytarsus* gr. *Mendax*, and *Paratanytarsus* gr. *quantuplex* were identified. The numbers of chironomid larvae varied within wide limits and reached rather high values: up to 8 thousand/m<sup>3</sup> in plankton, up to 9 thousand/m<sup>2</sup> in benthos, and up to 3 thousand/m<sup>2</sup> on the floating mats of filamentous green algae, it nonlinearly depended on salinity. A salinity increase led to a decreased number of species and reduced average sizes. Salinity nonlinearly influenced the abundance, biomass and production of larvae, the maximum values were observed within 150 – 170 g/l.

*Key words:* specific composition, hypersaline waters, Crimea, salinity, chironomids.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-3-240-250

**ВВЕДЕНИЕ**

Заселив самые разнообразные водные биотопы, включая и крайне экстремальные, личинки хирономид являются важным компонентом экосистем этих водоёмов и играют в них существенную функциональную роль (Балушкина, 1987;

## ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД

Armitage et al., 1995; Nicacio, Juen, 2015; Zawierucha et al., 2015). Гиперсолёные озёра, которые входят в число наиболее экстремальных местообитаний планеты, – не исключение (Алимов, 2008; Belmonte et al., 2012). Личинки хирономид могут достигать высокой численности и доминировать при солёности до 70 – 120 г/л (Szadziewski, Hirvenoja, 1981; Kokkinn, 1986; El-Shabrawy, El Sayed, 2005).

В Крыму насчитывается около 50 относительно крупных и множество мелких гиперсолёных водоёмов, к ним относятся залив Азовского моря Сиваш, крупнейшая лагуна Европы (площадь около 2560 км<sup>2</sup>), морские (талассогалинные) и континентальные (аталассогалинные – сульфатные) озёра, искусственные пруды (рис. 1) (Anufriieva et al., 2014). Все водоёмы мелководные, различаются по размерам, диапазонам колебаний абиотических факторов (солёность, температура, pH) и населяющей их биоте (Загородняя и др., 2008; Балущкина и др., 2009; Belmonte et al., 2012; Shadrin, Anufriieva, 2013 a; Anufriieva, 2015).

Ранее исследования гиперсолёных вод Крыма, где учитывались и хирономиды, были проведены всего на 8 гиперсолёных озёрах (Балущкина, Петрова, 1989; Балущкина и др., 2009; Литвиненко, Шляхов, 2011; Belmonte et al., 2012). Они показали, что личинки хирономид – обычные компоненты этих экосистем. Суммарная численность личинок достигала 15250 – 69000 экз./м<sup>2</sup> (Балущкина и др., 2009; Литвиненко, Шляхов, 2011). Видовой состав хирономид определялся только в двух исследованиях, где отмечен лишь *Baeotendipes tauricus* Tshernovskij – один из синонимов вида *Baeotendipes noctivagus* (Kieffer, 1911) (Балущкина, Петрова, 1989; Балущкина и др., 2009). В ряде крымских гиперсолёных озёр осуществляется промышленная заготовка этих животных. Несмотря на важную экологическую и экономическую роль хирономид, они все еще мало изучены, в большинстве гиперсолёных водоёмов Крыма их не исследовали. В мелководных крымских гиперсолёных озёрах солёность флуктуирует в очень широких пределах (Загородняя и др., 2008; Балущкина и др., 2009). Поэтому важность изучения закономерностей влияния солёности на таксоценоз хирономид в озёрах Крыма является очевидной.

Цель работы – проанализировать влияние солёности на частоту встречаемости личинок хирономид, их видовой состав, средний размер, соотношение «длина – масса», численность, биомассу и продукцию в гиперсолёных водоёмах Крыма.



Рис. 1. Распространение гиперсолёных озёр и лагун в Крыму

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Всего в 2007 – 2015 гг. было собрано 389 проб зоопланктона, 12 проб бентоса и 15 проб матов нитчатых водорослей в 38 водоёмах Крыма. В гиперсолёных условиях большая часть бентосных животных, включая личинок хирономид, находится в толще воды, а не на дне (Загородняя и др., 2008), поэтому в первую оче-

редь личинок учитывали в планктонных пробах. Количественные пробы зоопланктона отбирали путем фильтрации не менее 50 – 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеек 110 мкм, были собраны также и качественные пробы. Пробы бентоса отбирали на участках с глубиной 0.2 – 0.6 м бентосными трубками (площадью 0.018 м<sup>2</sup>, высотой 10 см). Пробы плавучих матов нитчатых водорослей брали с площади 0.25 м<sup>2</sup>, укосы высушивали до воздушно-сухой массы, которую пересчитывали в абсолютно сухой вес, используя коэффициент 0.93 (Шадрин и др., 2016). Массу водорослей укоса определяли на электронных весах ТВЕ-0.6-0.01 (Техноваги, Украина) (точность определения массы 0.01 г). Относительную численность животных в матах определяли делением числа подсчитанных особей на массу фрагмента мата. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Одновременно с отбором проб определяли солёность, температуру и pH воды с помощью рефрактометра (Kelilong WZ212) (Kelliong, Китай) и pH-метра (PHN-830) (Omega Engineering, США). Пробы обрабатывали с использованием бинокля Olympus SZ-ST (Olympus, Япония) и ЛОМО МБС-9 (ЛОМО, Россия, Санкт-Петербург). В 27 пробах из гиперсолёных водоёмов (табл. 1) проведена видовая идентификация личинок (Панкратова, 1970, 1983; Макаренко Е., Макаренко М., 1999; Hirvenoja, 1973; Wiederholm, 1983). Длину 873 личинок хирономид измерили под биноклем STEMI DV4 (Zeiss, Германия) с окуляр-микрометром. Массу определяли путем взвешивания на торсионных весах WT-250 (Techniprot, Польша) предварительно обсушенных на фильтровальной бумаге личинок. Крупных особей взвешивали индивидуально, а мелких (одного размера) – группами с определением средней массы.

Производство рассчитывали по формуле роста личинок хирономид (Балушкина, 1987) с температурной поправкой  $Q_{10} = 2.25$ . Для оценки частоты встречаемости личинок хирономид в разных интервалах солёности были использованы все 416 проб из солёных и гиперсолёных водоёмов:

$$Y = K_c / K \cdot 100\%, \quad (1)$$

где  $K_c$  – количество проб в определенном интервале солёности, где были хирономиды;  $K$  – общее количество проб в этом интервале.

Для анализа зависимостей численности хирономид от факторов среды были использованы только количественные пробы (табл. 1). Данные подвергали статистической обработке в программе MS Excel 2007. По критерию Фишера на уровне значимости 0.05 проверяли равенство дисперсий. Если они достоверно не различались, то значимость различий средних значений оценивали по *t*-критерию Стьюдента (Müller et al., 1979).

**Таблица 1**

Местоположение точек взятия проб в водоёмах Крыма, где была определена видовая принадлежность личинок Chironomidae

№	Дата	Водоём	Координаты	<i>S</i> , г/л	<i>T</i> , °С	pH
1	2	3	4	5	6	7
1	11.08.15	залив Сиваш (планктон)	45°24'N 35°19'E	65	30	–
2	11.08.15	залив Сиваш (маты)	45°24'N 35°19'E	65	30	–

ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
3	11.08.15	Залив Сиваш (бентос)	45°24'N 35°19'E	65	30	–
4	15.08.15	оз. Айгульское	45°56'N 34°03'E	82	31	–
5	16.08.15	оз. Бакальское	45°45'N 33°11'E	58	29	–
6	10.08.15	оз. Акташское. Точка 4	45°24'N 35°51'E	25	28	–
7	15.08.15	оз. Киятское	46°00'N 33°58'E	185	28	–
8	3.10.14	оз. Акташское. Точка 1	45°23'N 35°48'E	220	17	–
9	1.10.14	оз. Киятское	46°00'N 33°58'E	180	15	7.87
10	5.10.14	оз. Джарылгач	45°34'N 32°51'E	105	16	–
11	1.10.14	залив Сиваш	45°24'N 35°19'E	65	19	8.04
12	5.10.14	оз. Мойнакское	45°11'N 33°19'E	45	16	–
13	4.10.14	оз. Бакальское	45°45'N 33°11'E	37	15	8.44
14	4.10.14	оз. Кучук-Аджиголь	45°06'N 35°27'E	30	11	8.63
15	9.08.13	оз. Большой Кипчак	45°22'N 32°31'E	145	34	7.72
16	5.08.13	оз. Акташское. Точка 1	45°23'N 35°48'E	130	29	8.77
17	5.08.13	оз. Акташское. Точка 2	45°24'N 35°50'E	130	30	7.96
18	9.08.13	оз. Аджибайчикское	45°15'N 33°05'E	127	35	8.77
19	9.08.13	оз. Ойбурское	45°18'N 33°04'E	114	31	8.26
20	8.08.13	оз. Ачи	45°09'N 35°25'E	65	29	8.69
21	7.08.13	пруд у Пташкино	45°09'N 36°10'E	42	28	8.89
22	5.08.13	оз. Акташское. Точка 3	45°21'N 35°48'E	40	28	8.55
23	12.04.13	оз. Айгульское	45°56'N 34°03'E	150	17	–
24	9.08.12	оз. Большой Кипчак	45°22'N 32°31'E	280	27	6.85
25	9.08.12	оз. Аджибайчикское	45°15'N 33°05'E	250	31	5.75
26	8.08.12	оз. Аджиголь	45°06'N 35°28'E	210	30	6.68
27	9.08.12	оз. Джарылгач	45°34'N 32°51'E	145	26	6.67
28	4.08.12	оз. Тобечикское	45°11'N 36°18'E	140	33	–

Примечание. *S* – солёность, *T* – температура.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Высокая численность личинок хирономид отмечена в различных типах гиперсолёных водоёмов Крыма – от залива Сиваш до осолонившихся искусственных прудов. В пробах, собранных с ноября по март, хирономид не было, в апреле они присутствовали, но не каждый год. Максимальная солёность, при которой были найдены личинки, составила 320 – 340 г/л. Частота встречаемости личинок во всей совокупности проб в разных интервалах солёности была неодинаковой и уменьшалась с ростом солёности выше 30 – 50 г/л. В интервале от 25 до 320 г/л зависимость может быть достоверно аппроксимирована линейным уравнением ( $R = -0.935$ ;  $p = 0.001$ ;  $R^2 = 0.874$ ):

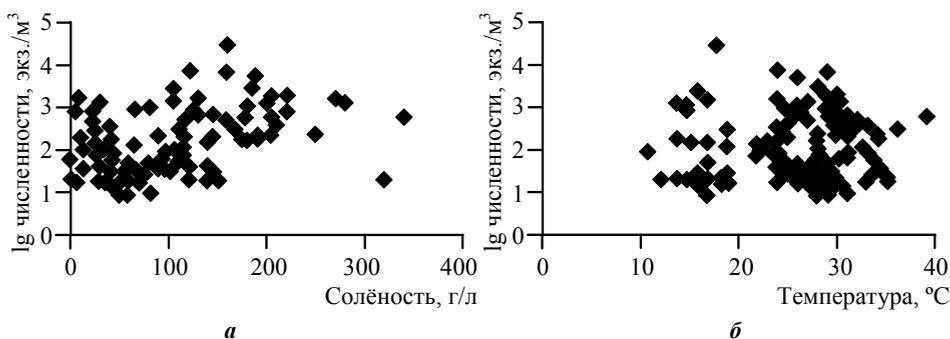
$$Y = [(0.634 \pm 0.0451) - (0.0017 \pm 0.0003)S] 100\%, \quad (2)$$

где *Y* – частота встречаемости, %; *S* – солёность, г/л (медиана интервалов с шагом 30 г/л).

Всего были обнаружены представители четырех видов: *Baeotendipes noctivagus* (Kieffer, 1911), *Cricotopus* gr. *cylindraceus* (Kieffer, 1908), *Tanytarsus* gr.

*mendax* Kieffer, 1925 и *Paratanytarsus* gr. *quantuplex* Kieffer, 1922. Дважды были найдены личинки Ceratorogonidae при солёности 150 и 270 г/л. *B. noctivagus* найден в 81% проб, где присутствовали хирономиды (солёность 30 – 280 г/л), *Cricotopus* sp. – в 22% проб (солёность от 30 до 65 г/л), *Tanytarsus* sp. – в 8% проб (солёность от 30 до 180 г/л) и *Paratanytarsus* sp. – в одной пробе (солёность 58 г/л). В большинстве случаев в пробе присутствовал один вид хирономид, и только дважды совместно с другим видом был найден *B. noctivagus*: один раз с *Cricotopus* sp. (солёность 65 г/л), второй вид составлял 66% общей численности хирономид, другой – с *Tanytarsus* sp. при солёности 180 г/л, второй вид составлял лишь около 1% общей численности. В одной пробе при солёности 30 г/л совместно найдены *Cricotopus* sp. и *Tanytarsus* sp.

Численность личинок хирономид колебалась в широких пределах (рис. 2, а, б, табл. 2), достигая высоких величин: в планктоне – до 8 тыс./м<sup>3</sup>, что с учетом глубины составит 3 тыс./м<sup>2</sup>, в плавучих матах – до 3 тыс./м<sup>2</sup> и в бентосе – до 9 тыс./м<sup>2</sup>. В августе 2015 г. в заливе Сиваш при солёности 65 г/л и температуре 30°C численность личинок в планктоне составляла 14 экз./м<sup>2</sup> (*B. noctivagus*, средняя масса личинки 0.40 мг), в матах – 2820 экз./м<sup>2</sup> (*Cricotopus* sp., средняя масса 0.25 мг) и на дне – 1667 экз./м<sup>2</sup> (*B. noctivagus*, средняя масса 0.75 мг). В данном случае низкая численность личинок хирономид в планктоне, вероятно, объясняется большой концентрацией молоди рыб – *Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916) и *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Шадрин и др., 2016).



**Рис. 2.** Влияние солёности (а) и температуры (б) на численность личинок хирономид в планктоне солёных озёр Крыма

В связи с небольшим количеством проб матов и донных отложений авторы статьи смогли проанализировать зависимость численности от солёности только для планктонных проб (рис. 2, а). Во всех диапазонах солёности наблюдался большой разброс величин, но если провести огибающую кривую по максимальным значениям численности, то она будет иметь куполообразный вид с максимумом при солёности 150 – 170 г/л. Это говорит о нелинейной зависимости максимально возможной численности от солёности. В отдельно взятом оз. Херсонесском прослеживался значимый тренд увеличения численности личинок в планктоне до солёности 120 г/л.

## ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД

Зависимость близка к линейной ( $R = 0.689$ ;  $p = 0.005$ ). Исходя из рассчитанного коэффициента детерминации, до 48% общей изменчивости численности личинок хирономид в озере может быть объяснено вариабельностью солёности. Зависимость максимальной численности от температуры также нелинейная (рис. 2, б). Наибольшая численность наблюдалась в интервале 16 – 29°C. Численность не коррелировала с рН.

**Таблица 2**

Количественные характеристики таксоцена Chironomidae  
в гиперсолёных водах Крыма

№	Виды	Численность, экз./м <sup>3</sup>	Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Продукция, дж/м <sup>3</sup> ·сут.
1	<i>B. noctivagus</i>	20	7.67	0.25
2	<i>C. gr. cylindraceus</i>	2820*	705.00**	24.93***
3	<i>B. noctivagus</i>	1667*	1250.00**	36.45***
4	<i>B. noctivagus</i>	10	7.50	0.22
5	<i>P. gr. quintuplex</i>	10	0.50	0.02
6	<i>B. noctivagus</i>	100	17.50	0.66
7	<i>B. noctivagus</i>	2967	880.00	30.35
8	<i>B. noctivagus</i>	1633	583.33	6.98
9	<i>B. noctivagus</i>	1029	897.00	7.82
	<i>T. gr. mendax</i>	11		
10	<i>B. noctivagus</i>	2560	1740.00	17.14
11	<i>C. gr. cylindraceus</i>	25	1.25	0.02
12	<i>C. gr. cylindraceus</i>	25	12.50	0.13
13	<i>C. gr. cylindraceus</i>	20	10.00	0.10
14	<i>C. gr. cylindraceus</i>	30	24.00	0.19
	<i>T. gr. mendax</i>	60		
15	<i>B. noctivagus</i>	200	179.09	6.94
16	<i>B. noctivagus</i>	1590	467.00	14.91
17	<i>B. noctivagus</i>	700	1566.00	37.54
18	<i>B. noctivagus</i>	****	****	****
19	<i>B. noctivagus</i>	80	31.00	1.10
20	<i>B. noctivagus</i>	299	685.00	18.35
	<i>C. gr. cylindraceus</i>	581		
21	<i>B. noctivagus</i>	60	103.00	2.21
22	<i>B. noctivagus</i>	170	96.00	2.52
23	<i>B. noctivagus</i>	20	5.00	0.06
24	<i>B. noctivagus</i>	1260	700.00	17.02
25	<i>B. noctivagus</i>	240	150.00	4.89
26	<i>B. noctivagus</i>	380	296.00	8.58
27	<i>B. noctivagus</i>	680	234.00	5.73
28	<i>B. noctivagus</i>	20	10.00	0.40

*Примечание.* № – номер водоёма из табл. 1; \* – численность, экз./м<sup>2</sup>; \*\* – биомасса, мг/м<sup>2</sup>; \*\*\* – продукция, дж/м<sup>2</sup>·сут.; \*\*\*\* – качественная проба.

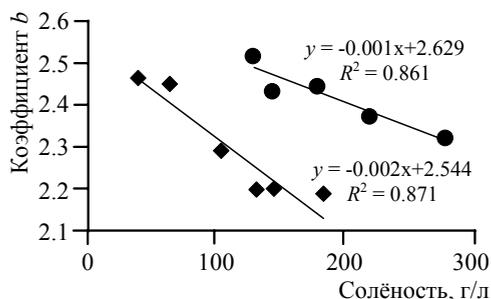
Длина тела личинок *B. noctivagus* в пробах колебалась от 1.5 до 12.0 мм, а масса тела – от 0.036 до 4.880 мг. В диапазоне длины 0.05 – 1.50 мм средняя масса

особей в пробах мало различалась, а у одноразмерных личинок большей длины средняя масса достоверно ( $p = 0.001$ ) различалась при попарном сравнении проб. Для всей совокупности проведенных данных рассчитали обобщенное уравнение зависимости массы тела от длины ( $n = 873$ ;  $R = 0.952$ ;  $p = 0.0005$ ):

$$W = (0.0116 \pm 0.0065) L^{(2.328 \pm 0.018)}, \quad (3)$$

где  $W$  – масса тела, мг;  $L$  – длина тела, мм.

При попарном сравнении уравнений, рассчитанных для каждой из проб из табл. 2, коэффициенты  $b$  в большинстве случаев достоверно ( $p = 0.01 - 0.0001$ ) различались, а коэффициенты  $a$  не имели достоверных различий, поэтому было рассчитано усредненное значение коэффициента  $a$ . При графическом анализе зависимости коэффициента  $b$  от солёности (рис. 3) все точки сгруппировались вдоль четко различающихся кривых. При анализе этой зависимости выявлено разделение

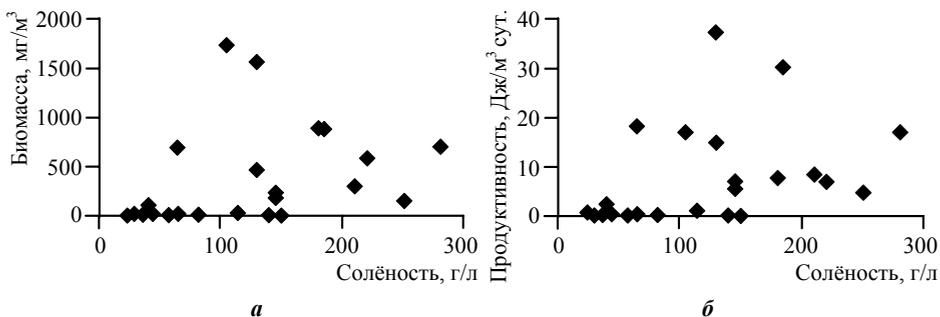


**Рис. 3.** Влияние солёности на показатель степени коэффициента  $b$  в уравнении зависимости «длина тела – масса тела» *B. postvagus* в солёных водоёмах Крыма

всех популяций на две группы, в каждой из групп наблюдается достоверная негативная связь между исследуемыми параметрами. В будущих исследованиях планируется более детальное и глубокое рассмотрение этой зависимости, в данной работе авторы ограничились лишь констатацией факта.

С учетом всех данных рассчитали биомассу и продукцию личинок хирономид (рис. 4, а). Максимальная биомасса в планктоне достигала  $2560 \text{ мг/м}^3$  и имела куполообразный вид зависимости максимальных значений от солёности. Максимальная продукция

достигала  $37.5 \text{ Дж/м}^3 \cdot \text{сут.}$  и также имела куполообразный вид зависимости от солёности (рис. 4, б).



**Рис. 4.** Влияние солёности на биомассу (а) и продукцию (б) личинок хирономид в планктоне солёных озёр Крыма

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Личинки хирономид являются обычным компонентом экосистем гиперсолёных водоёмов Крыма. Личинки широкого диапазона размеров от 2.5 до 9.5 мм одновременно в большом количестве находились в озерах при солёности до 280 г/л, что свидетельствует об активном состоянии их субпопуляций. Немногочисленные находки личинок при 320 – 340 г/л не позволяют сделать однозначный вывод о том, что они могут нормально функционировать при такой солёности. Ряд видов хирономид может длительно находиться в состоянии ангидробиоза (Cornette, Kikawada, 2011). Возможно, некоторые стадии *B. noctivagus* могут переходить к ангидробиозу при высыхании или в условиях очень высокой солёности.

Обитание личинок хирономид в гиперсолёных водоёмах Крыма не является исключением. Не менее 38 их видов разных подсемейств могут существовать при солёности более 35 г/л, 16 из них обитают и при солёности более 100 г/л (Shadrin et al., 2017). При этом при 150 г/л и выше отмечено присутствие лишь 3 видов. Е. К. Суворов (Suwogow, 1908) нашел активные стадии личинки хирономид (*Chironomus* sp.?) в оз. Булак (побережье Каспийского моря) при солёности 285 г/л. *B. noctivagus*, вероятно, может считаться наиболее галотолерантным видом хирономид в мире. Возможно, что именно его личинок и нашел Е. К. Суворов (Suwogow, 1908). Оз. Булак находится в пределах ареала вида.

Для жизни в гиперсолёной среде членистоногие могут использовать две стратегии осмоадаптации (Хлебович, Аладин, 2010). Животные-осморегуляторы используют механизмы активной гипоосмотической регуляции солей в жидкостях тела. Животные-осмоконформеры не имеют механизмов регуляции концентрации солей в жидкостях тела. Осмоадаптация у них осуществляется на клеточном уровне путем синтеза или/и получения извне и накопления в клетках совместимых осмолитов – низкомолекулярных органических соединений. Среди Diptera, включая хирономид, есть виды, использующие одну из этих стратегий или сразу оба механизма (Patrick, Bradley, 2000; Renault et al., 2016; Shadrin et al., 2017). Механизмы осморегуляции, как и синтез осмолитов, требуют больших затрат энергии, поэтому получение осмолитов из внешней среды может существенно снижать затраты энергии на процессы осмоадаптации. Механизмы осмоадаптации у найденных нами видов хирономид не изучались. Используя имеющиеся данные (Kokkinn, 1986), можно предположить, что найденные виды, и прежде всего *B. noctivagus*, имеют довольно эффективный механизм осморегуляции, который может обеспечивать существование личинок при солёности до 90 – 120 г/л. При более высокой концентрации солей одного этого механизма, вероятно, становится недостаточно. Личинки начинают накапливать в клетках и жидкостях тела осмолиты. Меньшие средние линейные размеры тела и массы особей в водоёмах с большей солёностью также объясняются повышенными энергетическими расходами на процессы осмоадаптации, что снижает эффективность использования усвоенной энергии на рост личинок. В Крыму авторы находили хирономид при наиболее высокой солёности только в водоёмах, где наблюдалось «цветение». Ранее этот феномен отмечен для хирономид *Tanytarsus barbatarsis* Freeman, 1961 в водоёмах Австралии при солёности до 177 г/л (Kokkinn, 1986) и копепод в гиперсолёных озёрах Крыма

(Ануфриева, 2016; Shadrin, Anufrieva, 2013 *b*; Anufrieva, 2015). Микроводоросли могут обеспечивать хириноmid не только необходимой энергией, но и осмолитами (Shadrin et al., 2017). Все это приводит к предположению, что верхний уровень солёности, при котором хириноmid обитают в природе, не определяется только их физиологическими особенностями, биотическое окружение (пищевые объекты, хищники) является не менее важным фактором.

Многие гиперсолёные водоёмы Крыма нередко частично или полностью пересыхают, и успешное существование отдельных видов животных обеспечивается способностью переносить условия, несовместимые с активной жизнедеятельностью в покоящемся состоянии (Moscattello, Belmonte, 2009; Shadrin et al., 2015). Личинки некоторых видов Chironomidae способны находиться в неактивном состоянии ангидроброза длительное время (Suemoto et al., 2004), вид *Polypedilum vanderplanki* Hinton, 1951 – до 17 лет (Cornette, Kikawada, 2011). Можно предположить, что это характерно и для личинок *B. noctivagus*.

В данной работе биомассу и продукцию рассчитывали с использованием средних индивидуальных масс. Биомасса и продукция, судя по собственным данным, зависит от солёности, другие факторы, вероятно, пищевые, играют не менее важную роль. Солёность определяет только максимально возможные показатели. Вопрос взаимодействия факторов при определении структурных и функциональных характеристик является интересным, но для его более глубокого обсуждения недостаточно данных. Сделанные авторами расчеты продукции хириноmid, скорее всего, дают завышенные величины, так как используются обобщенные уравнения роста хириноmid (Балушкина, 1987). Для ряда видов хириноmid показано, что длительность развития увеличивается с ростом солёности, а скорость роста уменьшается (Kokkinn, 1990; Cartier et al., 2011). Исходя из этого можно предположить, что рассчитанные нами значения продукции могут на 30 – 60% превышать реальные величины в гиперсолёных озёрах Крыма.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Личинки хириноmid являются важным компонентом экосистем гиперсолёных водоёмов Крыма. Солёность влияет на встречаемость хириноmid в озёрах, которая достоверно линейно уменьшается при росте солёности выше 30 – 50 г/л. Численность, биомасса и продукция нелинейно зависят от солёности, их максимальные значения отмечаются при солёности 150 – 170 г/л. Необходимы дальнейшие исследования разностороннего влияния солёности и других факторов на хириноmid. *B. noctivagus* является наиболее галотолерантным видом хириноmid в мире, обитая в активном состоянии при солёности до 280 г/л, возможно, и до 340 г/л. Несмотря на это, в настоящее время ничего не известно о его адаптациях, позволяющих виду существовать в столь суровых условиях. Необходимы направленные физиологические, молекулярно-генетические и экологические исследования данного вида.

Авторы выражают благодарность О. Ю. Еремину за помощь в организации и проведении полевых работ и Е. А. Галаговец за помощь в обработке проб.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф.* Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 3 – 8.
- Ануфриева Е. В.* Cyclopoidea в гиперсоленых водоемах Крыма и мира : разнообразие, влияние факторов среды, экологическая роль // Журн. Сиб. федер. ун-та. Сер. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 398 – 408.
- Балушкина Е. В.* Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 142. 185 с.
- Балушкина Е. В., Петрова Н. А.* Функционирование популяций хирономид в гипергаллиновых озерах Крыма // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 205. С. 129 – 138.
- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В.* Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70, № 6. С. 504 – 514.
- Загородняя Ю. А., Батогова Е. А., Шадрин Н. В.* Многолетние трансформации планктона в гипергаллиновом Бакальском озере (Крым) при колебаниях солености // Морской экол. журн. 2008. Т. 7, № 4. С. 41 – 50.
- Литвиненко Н. М., Шляхов В. А.* Состояние запасов личинок хирономид (комаров-звонцов) во внутренних соленых водоемах АР Крым // Тр. ЮГНИРО. 2011. Т. 49. С. 84 – 90.
- Макараченко Е. А., Макараченко М. А.* Chironomidae. Комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые. Двукрылые / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1999. Т. 4. С. 210 – 297.
- Панкратова В. Я.* Личинки и куколки комаров подсемейства *Orthocladiinae* фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 343 с.
- Панкратова В. Я.* Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 295 с.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В.* Фактор солёности в жизни животных // Вестн. РАН. 2010. Т. 80, № 5 – 6. С. 527 – 532.
- Шадрин Н. В., Сергеева Н. Г., Латушкин А. А., Колесникова Е. А., Кирдянова Л. М., Ануфриева Е. В., Чепыженко А. А.* Трансформация залива Сиваш (Азовское море) в условиях роста солености : изменения мейобентоса и других компонент экосистемы (2013 – 2015 гг.) // Журн. Сиб. федер. ун-та. Сер. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 452 – 466.
- Anufriieva E. V.* Do copepods inhabit hypersaline waters worldwide? A short review and discussion // Chinese J. of Oceanology and Limnology. 2015. Vol. 33, № 6. P. 1354 – 1361.
- Anufriieva E., Hołyńska M., Shadrin N.* Current invasions of Asian Cyclopoid species (Copepoda : Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna // Annales Zoologici. 2014. Vol. 64, № 1. P. 109 – 130.
- Armitage P. D., Pinder L. C., Cranston P.* The Chironomidae : biology and ecology of non-biting midges. London : Springer Science and Business Media, 1995. 572 p.
- Belmonte G., Moscatello S., Batogova E. A., Pavlovskaya T., Shadrin N. V., Litvinchuk L. F.* Fauna of hypersaline lakes of the Crimea (Ukraine) // Thalassia Salentina. 2012. Vol. 34. P. 11 – 24.
- Cartier V., Claret C., Garnier R., Franquet E.* How salinity affects life cycle of a brackish water species, *Chironomus salinarius* Kieffer (Diptera : Chironomidae) // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 2011. Vol. 405, iss 1. P. 93 – 98.
- Cornette R., Kikawada T.* The induction of anhydrobiosis in the sleeping chironomid : current status of our knowledge // IUBMB Life. 2011. Vol. 63, iss. 6. P. 419 – 429.
- El-Shabrawy G. M., El Sayed T. R.* Long-term changes and community structure of macrobenthic Arthropoda and Mollusca in Bardawill lagoon // Thalassia Salentina. 2005. Vol. 28. P. 17 – 30.
- Hirvenoja M.* Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Annales Zoologici Fennici. 1973. Vol. 10, № 1. P. 1 – 363.

*Kokkinn M. J.* Osmoregulation, salinity tolerance and the site of ion excretion in the Halobiont Chironomid, *Tanytarsus barbitarsis* Freeman // Australian J. of Marine and Freshwater Research. 1986. Vol. 37, № 2. P. 243 – 250.

*Kokkinn M. J.* Is the rate of embryonic development a predictor of overall development rate in *Tanytarsus barbitarsis* Freeman (Diptera : Chironomidae)? // Australian J. of Marine and Freshwater Research. 1990. Vol. 41, № 5. P. 575 – 579.

*Moscatello S., Belmonte G.* Egg banks in hypersaline lakes of the South-East Europe // Saline Systems. 2009. Vol. 5, № 1. P. 1 – 7.

*Müller P. H., Neuman P., Storm R.* Tafeln der mathematischen Statistik. VEB Leipzig : Fachbuchverlag, 1979. 272 p.

*Nicacio G., Juen L.* Chironomids as indicators in freshwater ecosystems : an assessment of the literature // Insect Conservation and Diversity. 2015. Vol. 8, № 5. P. 393 – 403.

*Patrick M. L., Bradley T. J.* Regulation of compatible solute accumulation in larvae of the mosquito *Culex tarsalis* : osmolarity versus salinity // J. of Experimental Biology. 2000. Vol. 203. P. 831 – 839.

*Renault D., Lombard M., Vingère J., Laparie M.* Comparative salinity tolerance in native flies from the subantarctic Kerguelen Islands : a metabolomic approach // Polar Biol. 2016. Vol. 39, № 1. P. 47 – 56.

*Shadrin N. V., Anufriieva E. V.* Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans : The case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) // Turkish J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013 a. Vol. 13, № 4. P. 603 – 611.

*Shadrin N., Anufriieva E.* Dependence of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) halotolerance on exoosmolytes: new data and a hypothesis // J. Mediterranean Ecology. 2013 b. Vol. 12. P. 21 – 26.

*Shadrin N. V., Anufriieva E. V., Amat F., Eremin O. Y.* Dormant stages of crustaceans as a mechanism of propagation in the extreme and unpredictable environment in the Crimean hypersaline lakes // Chinese J. of Oceanology and Limnology. 2015. Vol. 33, № 6. P. 1362 – 1367.

*Shadrin N. V., Anufriieva E. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I.* Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea : diversity, distribution, abundance and production // The European Zoological J. 2017. Vol. 84, № 1. P. 61 – 72.

*Suemoto T., Kawai K., Imabayashi H.* A comparison of desiccation tolerance among 12 species of chironomid larvae // Hydrobiologia. 2004. Vol. 515. P. 107 – 114.

*Suworow E. K.* Zur Beurteilung der lebenserscheinungen in gestatigten salzseen // Zoologischer Anzeiger. 1908. Bd. 32. S. 647 – 674.

*Szadziewski R., Hirvenoja M.* *Cricotopus zavreli* sp. n. (Diptera, Chironomidae), a halobiontic non-biting midge from Poland // Annales Entomologici Fennici. 1981. Vol. 47, № 4. P. 111 – 118.

*Wiederholm T.* Chironomidae of the Holarctic Region : Keys and diagnoses, Part 1: Larvae // Entomologica Scandinavica Supplement. 1983. Vol. 19. P. 457.

*Zawierucha K., Kolicka M., Takeuchi N., Kaczmarek L.* What animals can live in cryoconite holes? A faunal review // J. of Zoology. 2015. Vol. 295, № 3. P. 159 – 169.