

УДК 591.524.11

Хенн ТИММ

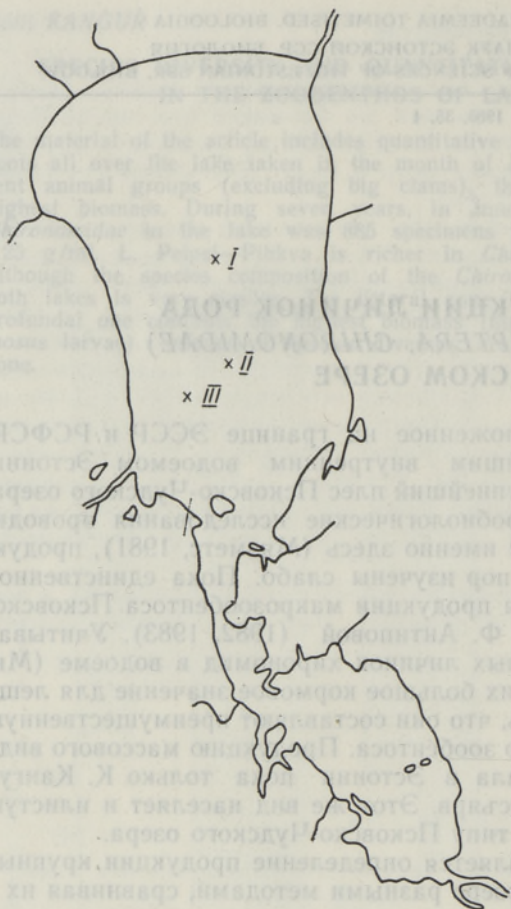
ОЦЕНКА ПРОДУКЦИИ ЛИЧИНОК РОДА *CHIRONOMUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) В ЧУДСКОМ ОЗЕРЕ

Псковско-Чудское озеро, расположенное на границе ЭССР и РСФСР, является экономически важнейшим внутренним водоемом Эстонии. Чудское озеро — северный и крупнейший плес Псковско-Чудского озера. Хотя считается, что первые гидробиологические исследования проводились в конце прошлого столетия именно здесь (Мязметс, 1981), продукционные процессы в нем до сих пор изучены слабо. Пока единственной осталась и попытка определения продукции макрозообентоса Псковско-Чудского озера, сделанная Л. Ф. Антиповой (1982, 1983). Учитывая широкое распространение крупных личинок хирономид в водоеме (Минина, 1982; Тимм и др., 1982) и их большое кормовое значение для леща (Антипова, 1982), можно думать, что они составляют преимущественную долю продукции всего кормового зообентоса. Продукцию массового вида *Chironomus plumosus* исследовала в Эстонии пока только К. Кангур (1977) в эвтрофном озере Выртсыярв. Этот же вид населяет и илестую центральную часть близкого по типу Псковско-Чудского озера.

Целью настоящей работы является определение продукции крупных личинок хирономид в Чудском озере разными методами, сравнивая их с точки зрения эффективности.

Материал и методика

Пробы зообентоса собирали на трех станциях (рисунок) в течение вегетационного периода 1984 г. (4/V—13/XI): весной и летом 4—5 раз в месяц, с начала сентября — реже. Всего было совершено 22 выезда. В профундали (станции I и II; глубина 9—10 м) субстратом служил коричнево-серый пелит (ил), а в сублиторали (станция III; глубина 6,5—7,5 м) — песок с ракушей из дрейсены. Пробы по 225 см² брали дночерпателем Боруцкого (на иле) и Заболоцкого (на песке) в четырех повторностях с каждой станции, всегда измеряли и температуру придонного слоя воды. Пробы промывали на относительно редком шелковом сите № 14, сортировали, макробентос фиксировали в 70% этаноле (не менее трех месяцев), сушили на фильтровальной бумаге не более 1 мин, взвешивали на торсионных весах по одной особи с точностью 0,1 мг (массой до 20 мг) или 1 мг (массой более 20 мг). После этого измеряли длину их тела и ширину головной капсулы. В пробах встречались главным образом личинки четвертого и третьего инстаров (возрастных стадий), реже второго инстара и куколки. Личинок первого инстара и имаго не находили, наблюдали только за сроками их вылетов. Следовательно, продукция хирономид в какой-то мере недооценена, хотя в литературе имеются данные (Kajak, 1967; Maitland, Hudspith, 1974), что молодые кратковременные инстары влияют на общее количество продукции незначительно. На самом же деле у крупных хирономид элиминация младших возрастов по



Расположение станций.
Location of sampling spots.

сравнению с элиминацией и соматическим ростом четвертого инстара достигает статистически более или менее значимой степени только начиная с третьего инстара.

Приводимая в СССР методика определения продукции хирономид Н. Ю. Соколовой (1982) и ее школой направлена на максимально точный учет всех стадий жизненного цикла этих насекомых. Такой подход необходим для точного определения потока энергии через популяцию, но слишком трудоемок для проведения рыбохозяйственных исследований.

В настоящей работе применяются четыре метода определения продукции.

1. Метод мгновенной скорости роста (Edmondson, Winberg, 1971):

$$P = GB,$$

где P — продукция, G — мгновенная скорость роста, B — средняя биомасса за период наблюдения.

2. Метод элиминации (Винберг, 1968):

$$P = (N_1 - N_2) (\omega_1 + \omega_2) / 2 + (N_2 \omega_2 - N_1 \omega_1),$$

где N_1 и N_2 — средняя численность популяции на единицу площади соответственно в начале и конце периода, ω_1 и ω_2 — средняя масса особи в начале и конце периода.

3. Формула Джонсона — Бринкхэрста (Johnson, Brinkhurst, 1971):

$$P = Bt^2/10,$$

где t — средняя температура года.

4. Формула Балускиной (1985):

$$P/B = 7,98 \omega_i'^{-0,19},$$

где ω_i' — средняя масса предкуколки.

В литературе часто применяют также методы суточного прироста (Грезе, 1965; Константинов, 1967), линейного роста длины тела (Hamilton, 1969; Zelinka, Marvan, 1977), физиологический метод (Винберг, 1968; McNeill, Lawton, 1970; Humphreys, 1979), кривую Аллена (Allen, 1951) или же вычисляют продукцию из среднего соотношения $P/B = 5$ унивольтинного зообентоса (Waters, 1977).

При расчетах продукции автор пользовался только полевым материалом. Предполагалось, что вся годовая продукция производится во время вегетационного периода ($t \geq +5^\circ\text{C}$).

Результаты и обсуждение

Средняя температура вегетационного периода равнялась $+12,5^\circ\text{C}$. Сумма эффективных градусо-дней составляла в профундали 1421, в сублиторали 1523. По данным К. Кангур (1977), для полного развития одной генерации *Ch. plumosus* в озере Выртсьярв требуется 980 градусо-дней. Следует отметить, что на станции III (на песке) обитают личинки *Ch. sp.*, которые, хотя морфологически и относятся к форме *plumosus* (Шилова, 1984), отличаются от типичных представителей вида (обитающих на станциях I и II) размерами, шириной головной капсулы, сроком вылета и распределением по дну озера. Как *Ch. plumosus*, так и *Ch. sp.* дали в 1984 г. в Чудском озере одно новое поколение, несмотря на то что перед массовыми вылетами попадались в пробах также отдельные особи второго и третьего инстаров. Массовый вылет *Ch. sp.* состоялся (с некоторыми пиками) с начала июня до середины июля, а вылет *Ch. plumosus* — в первой декаде августа (это подтверждается возрастной структурой личинок). Сырая масса предкуколки *Ch. plumosus* была 61 ± 13 мг (станция II, $n=43$) или 63 ± 14 мг (станция I, $n=38$); у *Ch. sp.* — 27 ± 4 мг (станции III, $n=96$; $p < 0,25$).

Самую высокую продукцию личинок дала формула Джонсона—Бринкхэрста, за нею следуют остальные методы, дающие в общем до-

Таблица 1

Продукция личинок рода *Chironomus* в открытой части Чудского озера в 1984 г.
(г/м² сырого веса)
Production of the larval *Chironomus* in the open part of Lake Peipsi in 1984
(g/m², wet weight)

Станция Sampling spot	Метод Method	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>P/B</i>	<i>B</i> _{max}	<i>P/B</i> _{max}
I	1	7,3	26,8	3,7	21,5	1,2
	2	"	21,5	2,9	"	1,0
	3	"	47,9	6,6	"	2,2
	4	"	26,5	3,6	"	1,2
II	1	8,5	21,5	2,5	20,8	1,0
	2	"	21,0	2,5	"	1,0
	3	"	55,8	6,6	"	2,7
	4	"	31,1	3,7	"	1,5
III	1	10,6	51,6	4,9	35,9	1,4
	2	"	57,3	5,4	"	1,6
	3	"	73,0	6,9	"	2,0
	4	"	45,2	4,3	"	1,3

B — средняя биомасса за вегетационный период, *P* — продукция за вегетационный период, *B*_{max} — максимальная биомасса за год. 1 — метод мгновенной скорости роста, 2 — метод элиминации, 3 — формула Джонсона—Бринкхэрста, 4 — формула Балушкиной.

B — mean standing stock, *P* — production (both for the vegetation period), *B*_{max} — the highest annual standing stock. 1 — instantaneous growth rate method, 2 — elimination method, 3 — formula of Johnson and Brinkhurst, 4 — formula of Balushkina.

Некоторые литературные данные о продукции личинок рода *Chironomus* в озерах и водохранилищахSome literature data about larval *Chironomus* production in lakes and reservoirs

Вид и водоем Species and water body	Метод Method	n'	P/B_r	P	Автор Author
<i>Ch. plumosus</i> Tjeukemeer (Голландия)	Waters, 1977	2	5	1,01*	Beattie, 1982
Federsee (ФРГ)	элиминации	2	1,29—3,23	6,81*—11,01*	Frank, 1982
Jeziorko (Польша)	Грезе, 1965	2	10,8	18,7	Giziński, Wiśniewski, 1971
Alderfen Broad (Англия)	McNeill, Lawton, 1970	2	1,6—1,9	—	Mason, 1977
Eglwys Nunydd (Англия)	$P = G B_r$	2	6,4(3,5)**	3,51*	Potter, Learner, 1974
Domaša (Чехословакия)	Zelinka, Marvan, 1976	1	7,3	13,1	Terek, Brazda, 1983
Goplo (Польша)	Грезе, 1965	2	7,5	31,5	Wiśniewski, 1976
<i>Ch. anthracinus</i> Loch Leven (Шотландия)	$P = G B_r$	1	3,9	25,5	Charles и др., 1974
Memphremagog (Канада)	$P = G B_r$	—	1	3,39*	Dermott и др., 1977
Esrom (Дания)	Allen, 1951	1/2	3,8	[13,9—40,73]*	Jónasson, 1975
<i>Ch. cingulatus</i> Piburger See (Австрия)	элиминации	1	3,2—3,5	11,2—12,2	Schlott, 1978
<i>Ch. commutatus</i> Port-Bielh (Франция)	элиминации	2	1,5	0,63*	Laville, 1975
<i>Ch. islandicus</i> Mývatn (Исландия)	Allen, 1951	1/2	3,4	—	Lindegaard, Jónasson, 1979
<i>Ch. sp.</i> Manitoba (Канада)	Hamilton, 1969	—	3,7	9,6	Tudorancea и др., 1979
<i>Tendipes (=Ch.) halophilus</i> Kojima (Япония)	$P = G B_r$	4	33—40	—	Mori, Yamamoto, 1975

P — продукция за год, B_r — средняя биомасса за год ($г/м^2$ сырого веса), * — сухой вес, ** — отношение к максимальной биомассе года, [] — продукция за одно поколение, n' — число поколений за год.

P — annual production, B_r — mean annual standing stock (both $г/м^2$, wet weight), * — dry weight, ** — ratio to the highest annual standing stock, [] — cohort production; n' — number of cohorts per year.

вольно одинаковые результаты. Однако статистическая достоверность их различий не проверена. Соотношения P/B , полученные различными методами, оказываются довольно близкими, особенно P/B_{\max} . По мнению автора, численное значение продукции существенно зависит от метода их определения. Оно зависит даже от школы и теоретической подготовки и давать одинаковые результаты, как считается (Соколова, 1971, 1982; Тодераш, 1979), не может.

Из методов, примененных в настоящей работе, наиболее подходящей для определения продукции личинок хирономид оказалась формула Балушкиной (1985). Полученные количественные показатели совпадают с остальными, преимуществом является ее меньшая трудоемкость. Величина P/B для личинок *Chironomus* Чудского озера близка скорости оборота короты у унивольтинных водных насекомых и составляет 4,5 (Walters, 1977), а величина P/B_{\max} отстает от обычной для личинок соотношения — 3 (Соколова, 1980), чаще всего эти показатели близки 1,5 (табл. 1). Основательный обзор продукции вида *Ch. plumosus* в СССР приведен в монографии «Мотыль...» (1983). В табл. 2 собраны некоторые, по существу очень различные литературные данные о продукции крупных личинок хирономид. Продукция их в Чудском озере типична для относительно высокопродуктивного озера умеренного пояса и значительно превышает соответственный показатель соседнего озера Выртсъярв (Кангур, 1977). Оказывается, что в сублиторали продукция *Ch. sp.* относительно выше, чем продукция *Ch. plumosus* в профундали (табл. 1). Если пользоваться соотношением спиртового и живого веса у *Ch. plumosus* — 0,81 (Кангур, 1977), содержанием энергии в личинках хирономид — около 660 кал/г сырого веса (Cummins, Wuycheck, 1971; Соколова, 1980), и долями площади илистого и песчаного дна в открытой части Чудского озера (всего 2670 км²) — соответственно 70 и 20% (Раукас, Ряхни, 1981), получаются следующие довольно грубые результаты (средние четырех методов определения). Годовая продукция в профундали Чудского озера в 1984 г. достигала 39 г/м² живого веса или 109 кДж/м², что дает 73 000 т живого веса на весь профундаль, в песчаной сублиторали — соответственно 57 г/м², 196 кДж/м² и 37 000 т. Следовательно, годовая продукция крупных хирономид в Чудском озере — 110 000 т. Известно, что величина продукции сильно зависит от существующих условий конкретного года, поэтому на основе данных только одного вегетационного периода окончательных выводов делать нельзя.

ЛИТЕРАТУРА

- Актипова Л. Ф. Кормовая база и эффективность ее использования основными видами бентосоядных рыб Псковско-Чудского водоема. — Автореф. канд. дис. Л., 1982.
- Актипова Л. Ф. Эколого-продукционная характеристика зообентоценозов Псковско-Чудского озера. — Сб. науч. тр. оз. и реч. рыб. х-ва, 1983, № 209, 28—43.
- Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. — Автореф. канд. дис. Л. 1985.
- Винберг Г. Г. Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
- Грезе В. Н. Определение продукции в популяции водных животных. — В кн.: Вопросы гидробиологии. М., 1965, 107—108.
- Кангур К. Э. Экология и продуктивность *Chironomus plumosus* L. озера Выртсъярв. — Автореф. канд. дис. Тарту, 1977.
- Константинов А. С. Суммирование относительных приростов как метод определения продукции популяций водных беспозвоночных. — Биол. н., 1967, № 9, 136—142.
- Минина Н. Сезонные и годовые изменения зообентоса Псковско-Чудского озера. — В кн.: Многолетние наблюдения за зообентосом крупных озер Эстонии. Тарту, 1982, 79—109.

- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция. М., 1983.
- Мязетс А. Х. История исследований Чудско-Псковского озера. — Тр. ВГБО, 1981, № 24, 106—111.
- Раукас А., Ряхни Э. Структурные типы донных отложений Псковско-Чудского озера и особенности их формирования. — В кн.: Донные отложения Псковско-Чудского озера. Таллин, 1981, 7—22.
- Соколова Н. Ю. Сравнительная оценка способов определения продукции личинок хирономид. — Зоол. ж., 1971, № 50, 422—432.
- Соколова Н. Ю. Продукция донных беспозвоночных и использование их рыбой. — В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., 1980, 132—160.
- Соколова Н. Ю. Определение продукции хирономид. — В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе, 1982, 52—63.
- Тимм Т., Тимм В., Тылп Ы. Состав и многолетние изменения количества зообентоса в Псковско-Чудском озере. — В кн.: Многолетние наблюдения за зообентосом крупных озер Эстонии. Тарту, 1982, 7—8.
- Тодераш Н. К. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) водоемов бассейна Днестра и их роль в биологических процессах. — Автореф. канд. дис. Л., 1979.
- Шилова А. И. Фенотип мотыля *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) в разных точках ареала. — В кн.: Тр. Всес. совещ. семинара по модельным видам водных беспозвоночных. Вильнюс, 1984, 75—85.
- Allen, K. R. The Horokiwi stream. — Bull. Mar. Dept. N. Z. Fish., 1951, 10, 1—23.
- Beattie, D. M. Distribution and production of the larval chironomid populations in Tjeukemeer. — Hydrobiol., 1982, 95, 287—306.
- Charles, W. N., East, K., Brown, D., Gray, M. C., Murray, T. D. The production of larval Chironomidae in the mud at Loch Leven, Kinross. — Proc. Roy. Soc. Edinb., 1974, B 74, N 1, 241—258.
- Cummins, K. W., Wuycheck, J. C. Calorific equivalents for investigations in ecological energetics. — Mitt. internat. Verein. Limnol., 1971, 18, 1—158.
- Dermott, R. M., Kalff, J., Leggett, W. C., Spence, J. Production of *Chironomus*, *Procladius* and *Chaoborus* at different levels of phytoplankton biomass in Lake Memphremagog, Quebec—Vermont. — J. Fish Res. Board Can., 1977, 34, 2001—2007.
- Edmondson, W. T., Winberg, G. G. (eds.) A Manual of Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. Oxford—Edinburgh, 1971.
- Frank, C. Ecology, production and anaerobic metabolism of *Chironomus plumosus* L. larvae in a shallow lake. 1. Ecology and production. — Arch. Hydrobiol., 1982, 94, 460—491.
- Giziński, A., Wiśniewski, R. An attempt to determine the dynamics of number, biomass and production of main components of the profundal benthos in the southern part of the Lake Jeziorak. — Zesz. Nauk. Univ. Mikołaja Kopernika, Toruń, Limnol. Pap., 1971, 6, 115—132.
- Hamilton, A. On estimating annual production. — Limnol. Oceanogr., 1969, 14, 771—782.
- Humphreys, W. F. Production and respiration in animal populations. — J. Animal Ecol., 1979, 48, 427—453.
- Johnson, M. C., Brinkhurst, R. O. Production of benthic macroinvertebrates of Bay of Quinte and Lake Ontario. — J. Fish. Res. Board Can., 1971, 28, 1699—1714.
- Jónasson, P. M. Population ecology and production of benthic detritivores. — Verh. internat. Verein. Limnol., 1975, 19, 1066—1072.
- Kajak, Z. Uwagi w sprawie metod badania produkcji bentosu. — Ekol. Pol. Ser. B, 1967, 13, 173—195.
- Laville, H. Production d'un chironomide semivoltin (*Chironomus commutatus* Str.) dans le lac de Port-Bielh (Pyrénées centrales). — Ann. Limnol., 1975, 11, 67—77.
- Lindegaard, D., Jónasson, P. M. Abundance, population dynamics and production of zoobenthos in Lake Mývatn, Iceland. — Oikos, 1979, 32, 202—227.
- Maitland, P. S., Hudspith, P. M. G. The zoobenthos of Loch Leven, Kinross, and estimates of its production in the sandy littoral area during 1970 and 1971. — Proc. Roy. Soc. Edinb., 1974, B 74, 219—239.
- Mason, C. F. Populations and production of benthic animals in two contrasting shallow lakes in Norfolk. — J. Animal Ecol., 1977, 46, 147—172.
- McNeill, S., Lawton, J. H. Production and respiration in animal populations. — Nature, 1970, 225, 472—474.
- Mori, S., Yamamoto, G. (eds). Productivity of communities in Japanese inland waters. — In: JIBP Synthesis, No. 10. Tokyo, 1975.
- Potter, D. W. B., Learner, M. A. A study of the benthic macroinvertebrates of a shallow eutrophic reservoir in South Wales with emphasis on the Chironomidae (Diptera); their life histories and production. — Arch. Hydrobiol., 1974, 74, 186—226.
- Schlott, G. The production of *Chironomus cingulatus* Meig. in the Piburger See (Tirol, Austria). — Acta Univ. Carol. Biol., 1978, N 1—2, 227—233.
- Terek, J., Brazda, J. K poznaniu lariev *Chironomus* f. l. *plumosus* a *Procladius* Skuze (*Chironomidae*) v nádrži Domaša. — Biol. (Bratislava), 1983, 38, 549—553.
- Tudorancea, C., Green, R. H., Huebner, J. Structure, dynamics and production of the benthic fauna in Lake Manitoba. — Hydrobiol., 1979, 64, 59—96.

- Waters, T. F. Secondary production of inland waters. — Adv. Ecol. Res., 1977, 10, 91—164.
- Wiśniewski, R. The production of *Chironomus* f. l. *plumosus* L. larvae in the bay part of Goplo Lake. — Acta Univ. Nicolai Copernici. Biol., 1976, 38, 99—111.
- Zelinka, M., Marvan, P. Notes to methods for estimating production of zoobenthos. — Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purkyn. Brun., 1976, 17, Biologia 58, 1—56.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
27/IX 1985

Henn TIMM

PEREKONNA CHIRONOMUS (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) VASTSETE PRODUKTSIOONI HINNANG PEIPSI JÄRVES

1984. aasta vegetatsiooniperioodi vältel ($t \geq +5^{\circ}\text{C}$) uuriti Peipsi Suurjärve suurte sursääsevastsete kui latika tähtsaima toidu produktsiooni 3 proovipunkti andmete põhjal. Võrreldi 4 hindamismeetodit: kasvu hetkkiiruse meetod, eliminatsioonmeetod, Johnsoni ja Brinkhursti ning Baluškina valemid.

Järve profundaali asustab liik *Chironomus plumosus*, liivast sublitoraali rändkarbi kodade vahel aga *Chironomus* sp. Viimane ületab profundaali liiki nii keskmise biomassi kui produktsiooni poolest pinnalihiku kohta. Kogu Suurjärves (2670 km²) 1984. aasta jooksul produtseeritud vastsete hulk oli 110 000 tonni (eluskaalus).

Henn TIMM

ESTIMATION OF PRODUCTION OF THE LARVAL CHIRONOMUS (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) IN LAKE PEIPSI

The production of the big chironomid larvae in L. Peipsi was studied during the vegetation period in 1984, using three sampling spots. Four estimation methods were compared: instantaneous growth rate method, elimination method, formulae of Johnson and Brinkhurst, and of Balushkina.

The profundal is settled by *Chironomus plumosus* and the sandy sublittoral with *Dreissena* shells by *Chironomus* sp. The latter species exceeds the profundal species both by standing stock and production per square unit. Both species had only one new generation in 1984. Production estimation methods gave equal results, except for the formula of Johnson and Brinkhurst. The Balushkina's formula proved itself a comfortable express estimation method.

The amount of larvae produced in L. Peipsi during 1984, was 110 thousand tons (live weight).