

К биологии хирономиды *Cricotopus (Nostococladius) lygropis*
Ashe et Murray (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae)
в реках Забайкалья

The biology of *Cricotopus (Nostococladius) lygropis* Ashe et Murray
(Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) in the rivers
of the Transbaikal region

Н.В. Салтанова*, А.П. Куклин*, Е.А. Макаrenchенко**
N.V. Saltanova*, A.P. Kuklin*, E.A. Makarchenko**

* Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, ул. Недорезова 16, Чита 672014 Россия. E-mail: saltnat@yandex.ru.

* Institute of the Natural Resources, Ecology and Cryology, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Chita 672014 Russia.

** Биолого-почвенный институт ДВО РАН, просп. 100 лет Владивостоку 159, Владивосток 690022 Россия. E-mail: makarchenko@biosoil.ru.

** Institute of Biology and Soil Science, Russian Academy of Sciences, Far East Branch, 100 let Vladivostoku ave. 159, Vladivostok 690022 Russia.

Ключевые слова: Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae, *Cricotopus (Nostococladius) lygropis*, *Nostoc verrucosum*, биология, Забайкалье.

Key words: Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae, *Cricotopus (Nostococladius) lygropis*, *Nostoc verrucosum*, biology, Transbaikal Region.

Резюме. Приведены результаты исследования ассоциации личинок хирономид *Cricotopus (Nostococladius) lygropis* Ashe et Murray с цианобактериями *Nostoc verrucosum* Vaucher ex Bornet et Flahault, которые широко распространены в донных сообществах предгорных рек Забайкалья. Жизненный цикл *C. (N.) lygropis* проходит внутри колоний *N. verrucosum*, в связи с чем распространение и сезонная динамика личинок хирономид определяются развитием колоний ностока. При достаточно высокой биомассе колоний цианобактерий личинки *C. (N.) lygropis* составляют основу зообентоса, достигая 45 % численности и 42 % биомассы. Биология палеарктического вида *C. (N.) lygropis* и неарктического *C. (N.) nostocicola* Wirth имеет некоторые отличия, выражающиеся в степени взаимосвязи личинок и цианобактерий, способе питания, периодов окукливания и вылета.

Abstract. Results of an investigation into the association of chironomid larvae *Cricotopus (Nostococladius) lygropis* Ashe et Murray with the cyanobacterium *Nostoc verrucosum* Vaucher ex Bornet et Flahault, which is widely distributed in bottom communities of the sub-mountain rivers of the Transbaikal Region, are provided. The larvae of *Cricotopus lygropis* develop within colonies of *Nostoc verrucosum* and therefore the distribution and seasonal dynamics of its larvae are defined by the development of the cyanobacterial colonies. At an optimum biomass of cyanobacterial colonies, larvae of *Cricotopus lygropis* dominate the zoobenthos, reaching 45% in number of individuals and 42 % of the biomass. The biology of the Palearctic species *C. (N.) lygropis* and Nearctic species *C. (N.) nostocicola* Wirth is compared.

Введение

Подрод хирономид *Nostococladius* Ashe et Murray был установлен в роде *Cricotopus* для палеарктического вида *C. lygropis* Edwards [Ashe, Murray, 1980], личинки которого обитают в колониях цианобактерий *Nostoc verrucosum* Vaucher ex Bornet et Flahault. В этот же подрод были помещены ещё 2 вида — *Cricotopus (Nostococladius) nostocicola* Wirth из Северной Америки [Wirth, 1957; Oliver et al., 1990] и *C. (N.) shofukuprimus* Sasa из Японии [Sasa, 1997, Sæther et al., 2000]. Преимагинальные стадии развития *C. (N.) nostocicola* также связаны с цианобактериями *Nostoc parmelooides* Kutzing ex Bornet et Flahault, для японского вида личинка и куколка неизвестны. Характерной чертой биологии хирономид и цианобактерий является взаимовыгодное «сожительство» на протяжении большей части жизни. Личинки получают всё необходимое для питания и развития, живя внутри колонии цианобактерий до окукливания и выхода имаго. В свою очередь, обитание личинки в колонии, выделение ею минеральных веществ, увеличивают фотосинтетическую деятельность ностока, а выход имаго комара-звонца из куколки влечёт за собой разрушение колонии и приурочен к формированию у ностока гормогоний (стадия рассеивания цианобактерий), что приводит к образованию новых колоний в водотоке.

Наиболее хорошо мутуализм изучен для североамериканских популяций *C. (N.) nostocicola* и *N. parmelloides* [Wirth, 1957; Brock, 1960; Dodds, Marra, 1989; Freshwater ecology..., 2002; и др.]. Данные о взаимоотношениях палеарктического вида *C. (N.) lygropis* с цианобактериями значительно меньше и относительно подробно они приведены лишь для водотоков Испании [Sabater, Muñoz, 2000]. Для территории России подобные ассоциации хирономид с цианобактериями обнаружены и изучаются только в Забайкалье, где уже сделано предварительное описание сообщества донных организмов, в которое входит ассоциация *N. verrucosum* и *C. (N.) lygropis* [Куклин и др., 2002; Матафонов и др., 2005].

В настоящем сообщении мы даём более подробную информацию о взаимоотношениях цианобактерий *N. verrucosum* и хирономиды *C. (N.) lygropis*, пространственном распределении этой ассоциации в водотоках Забайкалья, а также сезонной динамике численности и биомассы входящих в неё организмов.

Материал и методика

Материалом для работы послужили пробы, отобранные в 1998–2009 гг. в водотоках бассейнов рек Хилок, Витим, Ингода, Онон и Аргунь Забайкалья (рис. 1). В процессе обработки материала было выявлено распространение *N. verrucosum* на территории Забайкальского края, которое в значительной степени совпадает с границами островного и прерывистого расположения мерзлоты [Баженова,

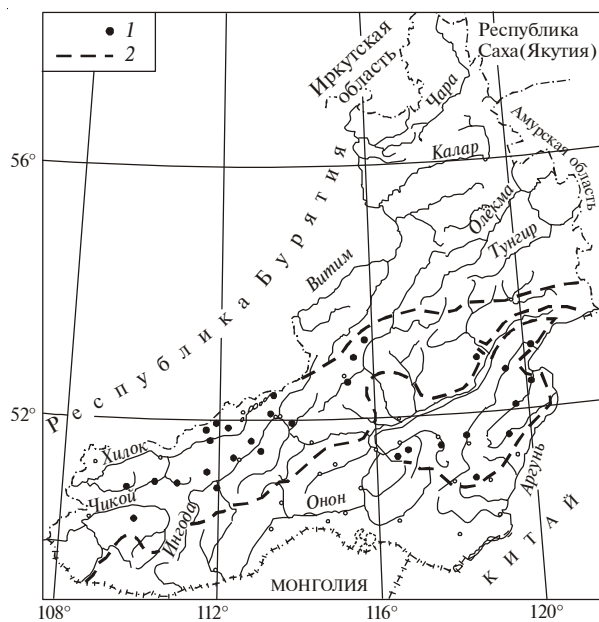


Рис. 1. Пространственное распространение ассоциации *Nostoc verrucosum* и *Cricotopus lygropis* в реках Забайкалья. 1 — места отбора проб; 2 — границы распространения ассоциаций.

Fig. 1. Distribution of association *Nostoc verrucosum* and *Cricotopus lygropis* in the rivers of Transbaikalian region. 1 — places of collect samples; 2 — border of associations distribution.

Мартьянова, 2003]. Соответственно границам ареала *N. verrucosum* было околонуено распространение *C. (N.) lygropis*. Сезонные изменения численности и биомассы видов в сообществе исследовали в нижнем течении р. Никишиха (бассейн р. Ингода) по стандартным методикам [Качаева, 1974; Методические рекомендации..., 1984]. Пробы отбирали методом проекции с камней каждые 14 дней с апреля по октябрь 2008 г. на двух станциях.

Результаты и обсуждение

Видом-эдификатором рассматриваемой ассоциации цианобактерий и хирономид является *Nostoc verrucosum* Vaucher ex Bornet et Flahault [= *Stratostrotoc verrucosum* (Vaucher) Elenkin] — цианобактерии, представляющие собой на начальных этапах развития шар, позже — двояковогнутую сферу, нижней поверхностью плотно прикрепляющуюся к субстрату. В Забайкалье *N. verrucosum* — обычный обитатель малых и средних предгорных рек (рис. 1), где предпочитает селиться на участках с каменистым субстратом на глубинах от 10 до 100 см при температуре воды от 8 до 15 °С и скоростью течения от 0,4 до 0,8 м/с. Носток способен перезимовать, вмерзая в лёд, а также хорошо переносить многократные перемерзания в весенний период. Максимального размера колонии цианобактерий достигает в июне, а биомассы — в начале мая.

Заселение ностока личинкой *C. (N.) lygropis* происходит при размере обеих около 1 мм. Колония сохраняет сферическую форму до размеров 3–4 мм, при которых она приобретает форму диска. Длина канала внутри такой колонии, в котором находится личинка хирономиды, может быть в 3,5 раза больше размера личинки, что позволяет ей свободно перемещаться внутри цианобактерий.

Личинка хирономиды способна покидать колонию и находиться некоторое время за её пределами. Это происходит обычно в ночное время и связано с питанием личинок. В пищеварительном тракте личинок не обнаружены филаменты *N. verrucosum* или их следы, а зарегистрированы диатомовые водоросли. Это является характерной чертой питания *C. (N.) lygropis*. Так, личинки североамериканского вида *C. (N.) nostocicola* никогда не покидают колонию цианобактерий, потребляя матрикс ностока [Brock, 1960]. Наши наблюдения за поведением личинок *C. (N.) lygropis* показали также, что за пределами колонии личинки стараются удержаться рядом с ней, легко перемещаясь с помощью передних и задних подталкивателей, активно поедая обрастания водорослей на поверхности *N. verrucosum* и камней.

C. (N.) lygropis покидает колонию в процессе выхода имаго, который начинается в начале июня и заканчивается в конце июля. При этом колония ностока, как правило, разрывается, а из оставшейся части цианобактерий развиваются новые колонии, которые в конце июня – начале июля заселя-

ются молодыми личинками хирономид. В более крупных и не разрушившихся после вылета имаго колониях *N. verrucosum* в этот период можно наблюдать до 10 личинок *C. (N.) lygropis* размером от 1 до 3 мм. Подобное явление отмечал и М. Брок [Brock, 1960], который находил в дополнение к одной взрослой личинке *C. (N.) nostocicola* в каждой взрослой колонии несколько личинок ранних возрастов.

Наблюдения за жизненным циклом хирономид в колониях ностока позволили нам выявить зави-

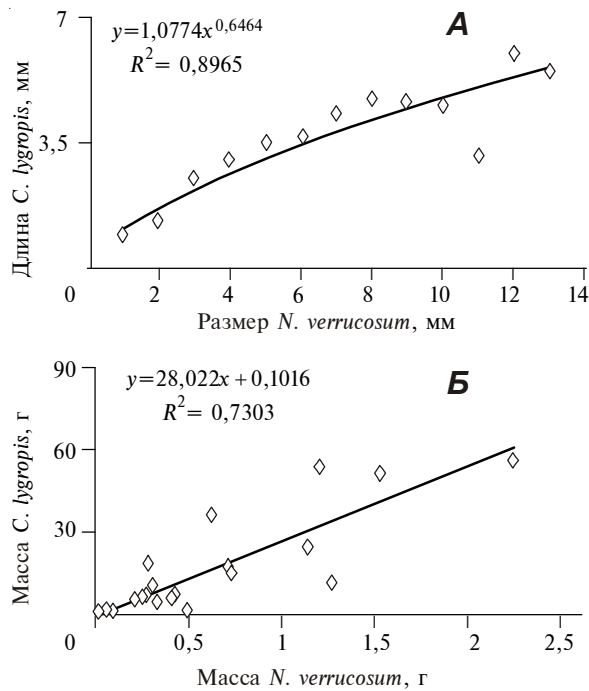


Рис. 2. Зависимость между размерами (А) и массой (Б) колоний *Nostoc verrucosum* и личинок *Cricotopus lygropis*.

Fig. 2. Dependence of sizes (A) and masses (B) of *Nostoc verrucosum* colony and larvae of *Cricotopus lygropis*.

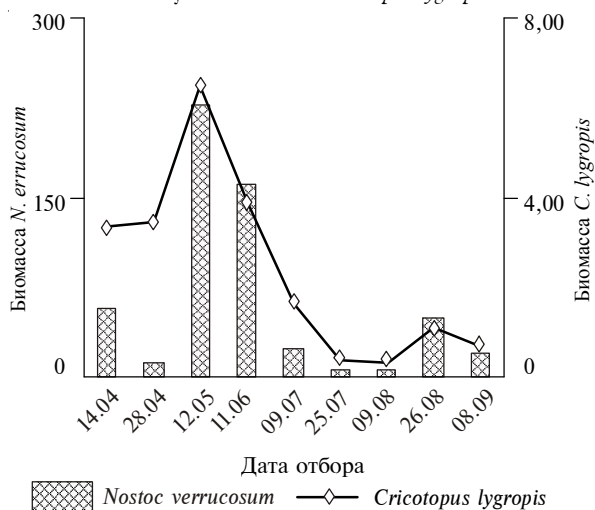


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы (г/м²) колоний *Nostoc verrucosum* и личинок *Cricotopus lygropis*.

Fig. 3. Seasonal dynamics of biomass (g/m²) of colonies *Nostoc verrucosum* and larvae of *Cricotopus lygropis*.

симости между размерными и количественными показателями личинок и цианобактерий (рис. 2) [Куклин, Салтанова, 2009]. Крупные колонии ностока в реках, по-видимому, стимулируют и численное развитие хирономид *C. (N.) lygropis* (рис. 3). Так, в сообществе донных беспозвоночных р. Никишиха в мае – июне отмечена высокая степень доминирования личинок хирономид, составляющих 80,6 % численности и 54,2 % биомассы бентоса (табл. 1). Большая доля этих показателей приходилась именно на *C. (N.) lygropis* (46,1 % численности и 42,6 % биомассы всего бентоса). В этот же период зарегистрированы и максимальные показатели биомассы ностока.

Полученные результаты позволили сравнить основные моменты биологии палеарктического вида *C. (N.) lygropis* и неарктического — *C. (N.) nostocicola* и выявить некоторые отличия, которые приведены в табл. 2.

Таблица 1. Структурные характеристики макрозообентоса р. Никишиха (май – июнь)

Table 1. Structure of macrobenthos community of Nikishikha River (from May to June)

Организмы макрозообентоса	N, экз./м ²	N, %	Биомасса, г/м ²	Биомасса, %
<i>Cricotopus lygropis</i>	3925	46,12	1,70	42,62
Другие виды хирономид	2937	34,52	0,46	11,56
Ручейники	1081	12,71	1,46	36,65
Подёнки	193	2,27	0,28	6,95
Веснянки	193	2,27	0,00	0,07
Олигохеты	82	0,97	0,01	0,21
Брюхоногие моллюски	36	0,43	0,03	0,66
Двустворчатые моллюски	39	0,46	0,04	1,12
Жуки	8	0,10	0,01	0,21
Клещи	8	0,09	0,001	0,001
Пауки	6	0,07	0,001	0,001

Таблица 2. Сравнение некоторых моментов биологии *Cricotopus lygropis* и *C. nostocicola*

Table 2. Comparison of some biological features of *Cricotopus lygropis* and *C. nostocicola*

Некоторые черты биологии	<i>C. lygropis</i> [наши данные]	<i>C. nostocicola</i> [Brock, 1960]
Степень взаимосвязи личинок хирономид и водоросли	Личинки способны некоторое время обитать за пределами колоний <i>Nostoc verrucosum</i>	Личинки живут только в колониях <i>Nostoc parmelioides</i> и не встречаются за их пределами
Особенности питания	Не питаются матриксом ностока, поедают водорослевые обрастания камней и колоний	Питаются матриксом ностока
Окукливание и вылет имаго	Начинается в начале июня, заканчивается в конце июля	Начинается в марте, заканчивается в апреле
Откладка яиц	На поверхность камня	В колонию ностока
Заселение личинками колоний	С размера колоний и личинок 1 мм	С размера колоний 3,5 мм

Таким образом, в результате наших исследований было установлено, что ассоциации *N. verrucosum* и *C. (N.) lygropis* широко распространены в средних и малых предгорных реках Забайкалья, в которых приурочены к валунным и каменистым грунтам. Жизненный цикл *C. (N.) lygropis* проходит внутри колоний *N. verrucosum*, что обуславливает обоюдывыгодное «сожительство» личинок хирономид и цианобактерий. Пространственное распространение и сезонная динамика *C. (N.) lygropis* определяются развитием колоний *N. verrucosum*. При достаточно высокой биомассе колоний цианобактерий личинки *C. (N.) lygropis* составляют основу зообентоса, достигая 45 % численности и 42 % биомассы. Биология палеарктического вида *C. (N.) lygropis* и неарктического *C. (N.) nostocicola* имеет некоторые отличия, выражающиеся в степени взаимосвязи личинок и цианобактерий, способе питания, периодов окукливания и вылета.

Благодарности

Авторы глубоко признательны д.б.н. Т.М. Тиуновой за ценные советы и замечания, сделанные во время подготовки рукописи статьи.

Литература

- Баженова О.И., Мартынова Г.Н. 2003. Оценка изменения гео-криологических условий субаридных районов Сибири при современном потеплении климата // География и природные ресурсы. No.4. С.51–58.
- Качаева М.И. 1974. Фитопланктон и фитобентос реки Ингоды (Забайкалье). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск. 21 с.
- Куклин А.П., Матафонов Д.В., Матафонов П.В., Матюгина Е.Б. 2002. Биоценозы дна // Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок: Опыт изучения и управления. Новосибирск. С.140–150.
- Куклин А.П., Салтанова Н.В. 2009. Взаимодействие *Stratonostoc verrucosum* (Vauch) *Cricotopus (Nostococladus) lygropis* Edw. в водных экосистемах Забайкалья // XX съезд Гидробиологического общества при РАН. Тезисы докладов. Владивосток: Дальнаука. С.220–221.
- Матафонов Д.В., Куклин А.П., Матафонов П.В. 2005. Консорции в водных экосистемах Забайкалья // Известия РАН. Серия биологическая. Т.32. С.490–495.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Фитопланктон и его продукция. 1984. Винберг Г.Г., Лаврентьева Г.М. (ред.). Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР. 32 с.
- Ashe P., Murray D.A. 1980. *Nostococladus*, a new subgenus of *Cricotopus* (Diptera, Chironomidae) // Murray D. A. (Ed.): Chironomidae — ecology, systematics, cytology and physiology. Oxford: Pergamon Press. P.105–111.
- Brock E.M. 1960. Mutualism between the midge *Cricotopus* and the alga *Nostoc* // Ecology. Vol.41. No.3. P.474–483.
- Dodds W.K., Marra J.I. 1989. Behaviors of the midge, *Cricotopus* (Diptera, Chironomidae) related to Mutualism with *Nostoc parmeliodes* (Cyanobacteria) // Aquatic Insects. Vol.11. No.4. P.201–208.
- Freshwater ecology: concepts and environmental applications. 2002. Dodds W.K. (Ed.). San Diego, London: Academic Press. 569 p.
- Oliver D.R., Dillon M.E., Cranston P.S. 1990. A catalog of Nearctic Chironomidae // Res. Branch Agric. Canada. P.1–89.
- Sæther O. A., Ashe P., Murray D. A. 2000. Family Chironomidae // Papp L., Darvas B. (Eds): Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with special reference to the flies of economic importance). Vol.4. A.6. Budapest: Science Herald. P.113–334.
- Sasa M. 1997. Studies on the chironomid species collected throughout the year in the Shofuku garden, near the mouth of Kurobe River, Toyama // Bull. Toyama Pref. Envir. Poll. Res. Centre. P.14–71.
- Sabater S., Muñoz I. 2000. *Nostoc verrucosum* (Cyanobacteria) colonized by a chironomid larva in mediterranean stream // J. Phycol. Vol.36. P.59–61.
- Wirth W.W. 1957. The species of *Cricotopus* midges living in the blue-green alga *Nostoc* in California (Diptera, Tendipedidae) // Pan-Pacific Entomol. Vol.33. P.212–126.

Поступила в редакцию 6.07.2010