

УДК 574.587

## ЛИЧИНКИ ХИРОНОМИД (DIPTERA: CHIRONOMIDAE) КАК ИНДИКАТОРЫ ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2007 г. Л. Б. Назарова<sup>1,2</sup>, С. Д. Брукс<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Альфред Вегенер Институт полярных и морских исследований, Потсдам, Германия

<sup>2</sup>Казанский государственный университет, Казань, Россия

<sup>3</sup>The Natural History Museum, London, UK

Дан краткий обзор современных подходов к использованию хирономид в качестве показателей палеоклиматических изменений, обсуждены проблемные стороны проведения температурных реконструкций Голоцена и времени после окончания Малого ледникового периода. На основе анализа фауны хирономид из озера Митрофановское проведена реконструкция температурных изменений в регионе Северного Урала с применением норвежского калибровочного ряда и норвежской модели, дополненной собственными данными по 24 озерам Северного Урала.

Тема изменение климата на планете является одной из наиболее широко обсуждаемых в науке и обществе сегодня. Происходит ли глобальное потепление на самом деле? Каковы факты, говорящие за и против? Как изменялся климат в прошлом? Каковы механизмы, управляющие климатом в глобальном масштабе? Какие методы исследования наиболее доказательны для понимания естественных вариаций климата и механизмов, управляющих этими вариациями? Палеоэкологические исследования, с использованием сохраняющиеся в донных отложениях озер остатков живых организмов в качестве показателей климатических изменений последних 10–11 тысяч лет являются одним из таких методов [3, 11, 23, 24, 37, 40, 41, 42].

В качестве индикаторных групп уже на протяжении длительного времени используются диатомовые водоросли, известковые створки которых практически не подвержены изменениям во времени и прекрасно сохраняются в донных отложениях, пыльца растений, остатки растений и животных. Все они имеют свои преимущества и недостатки. Диатомовые прекрасно реагируют на изменение рН среды, но практически не позволяют выявить температурные тренды, поскольку сообщества этих водорослей слишком чувствительны к другим факторам среды. Пыльца растений является уже классическим объектом палеоэкологических исследований, позволяя качественно, а иногда количественно оценивать изменения состояния среды. Одним из важнейших показателей здесь является температурная толерантность некоторых растительных форм. К примеру, берега не может существовать и развиваться при среднеиюльской температуре ниже 11°C и находки ее пыльцы являются индикатором того, была ли температура в той или иной местности выше или

ниже этой отметки. Но с другой стороны, общеизвестен факт, что пыльца растений может разноситься ветром на огромные расстояния, что, безусловно, вносит свои негативные коррективы в точность палеотемпературных построений на основе пыльцевого анализа.

Остатки крупных растительных и животных форм (древесина, ракообразные, паукообразные, жуки и др.) легки в определении, но численность таких остатков в пробах грунта невелика и, как правило, недостаточна для статистически достоверных количественных палеоэкологических реконструкций [16]. Использование хорошо сохраняющихся в донных отложениях остатков головных капсул хирономид (Diptera: Chironomidae) для целей палеоэкологии становится все более популярным [10, 31, 32, 42]. В течение довольно длительного периода времени в этих исследованиях хирономиды рассматривались главным образом в качестве показателей трофического статуса водоемов в Голоцене [7, 22, 50, и др.]. Уокер и Мэтьюс [43] были первыми, кто предположил, что послеледниковые изменения в распространении и количественных характеристиках сообществ хирономид зависят, в первую очередь, от температуры. Это вызвало многочисленную критику [18, 49, 51, и др.] со стороны исследователей, утверждавших, что биота озер подвержена главным образом влиянию внутриводоемных факторов, таких, как глубина, рН, содержание растворенного кислорода, трофность, типы субстрата, и, соответственно, хирономиды не могут быть достоверными показателями палеоклиматических изменений. Тем не менее, Уокер с соавторами [46] продолжили поиск доказательств того, что климат оказывает воздействие на фауну хирономид в более общем, широком масштабе, чем другие факторы среды. Это положило начало целой серии исследова-

довательских работ и к настоящему времени имеется более чем достаточно доказательств роли, которую играет климат в фаунистических изменениях сообществ хирономид. Более того, вследствие ряда, присущих им особенностей, хирономиды являются одними из лучших индикаторов климата и обладают значительным потенциалом для оценки и других экологических изменений [3].

#### ДОСТОИНСТВА ХИРОНОМИД, КАК ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

1. Большое количество стенотопных, т.е. обладающих узкой экологической толерантностью, таксонов.

2. Широкая распространенность практически во всех водных биотопах.

3. Хорошая сохранность хитинизированных головных капсул в донных отложениях на протяжении длительных отрезков времени [123 тыс. лет, 6] (рис. 1).

4. Достаточное количество таксономической литературы [14, 36, 52, и др.] позволяющее определение головных капсул хирономид, по крайней мере, до уровня рода или группы видов, что, как правило, достаточно для проведения экологических реконструкций

5. Богатство видового состава – в голоценовых пробах зачастую встречается 50 и более таксонов хирономид.

6. Многочисленность головных капсул в донных отложениях. Это дает возможность исследования колонок грунта с высоким временным разрешением (с интервалом до 2 мм).

7. Мобильность реакции хирономид на изменение состояния среды, вследствие малого времени, необходимого для развития одной генерации.

8. Локальность отклика, поскольку личинки развиваются *in situ*, и обладают ограниченными возможностями по перемещению.

Комплиментарность. Реконструкции, сделанные на основе хирономид могут дополнять информацию, полученную по другим показателям (диатомовые, пыльца и др.) [9].

#### ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХИРОНОМИД

Температура имеет наиважнейшее значение в функционировании водных экосистем и оказывает как прямое, так и опосредованное воздействие на все жизненные стадии хирономид. Холодные и теплые озера имеют специфические сообщества хирономид: обычно крупные *Chironomini* и *Tanyrodinae* адаптированы к тепловодным условиям, в то время как мелкие *Orthoclaadiinae*, *Tanytarsini*, *Diamesinae* и *Podopominae* более холодоустойчивы.

*Chironomini* начинают доминировать в фауне при росте температуры и трофности и, соответственно, снижении уровня растворенного кислорода. При низких температурах личинки крупных теплолюбивых таксонов не способны завершать цикл развития вследствие снижения уровня метаболизма. Другим лимитирующим фактором может служить недостаток пищи в холодных олиготрофных озерах. В литорали этих озер начинают доминировать холодноводно стенотермные виды, включая профундальные виды более теплых озер, а так же виды, типичные для речных условий (например *Diamesa*, *Heterotrissocladius*, *Tanytarsus gr. lugens*). И, наоборот, при повышении температуры, может наблюдаться перемещение холодноводных видов в профундальную зону [21].

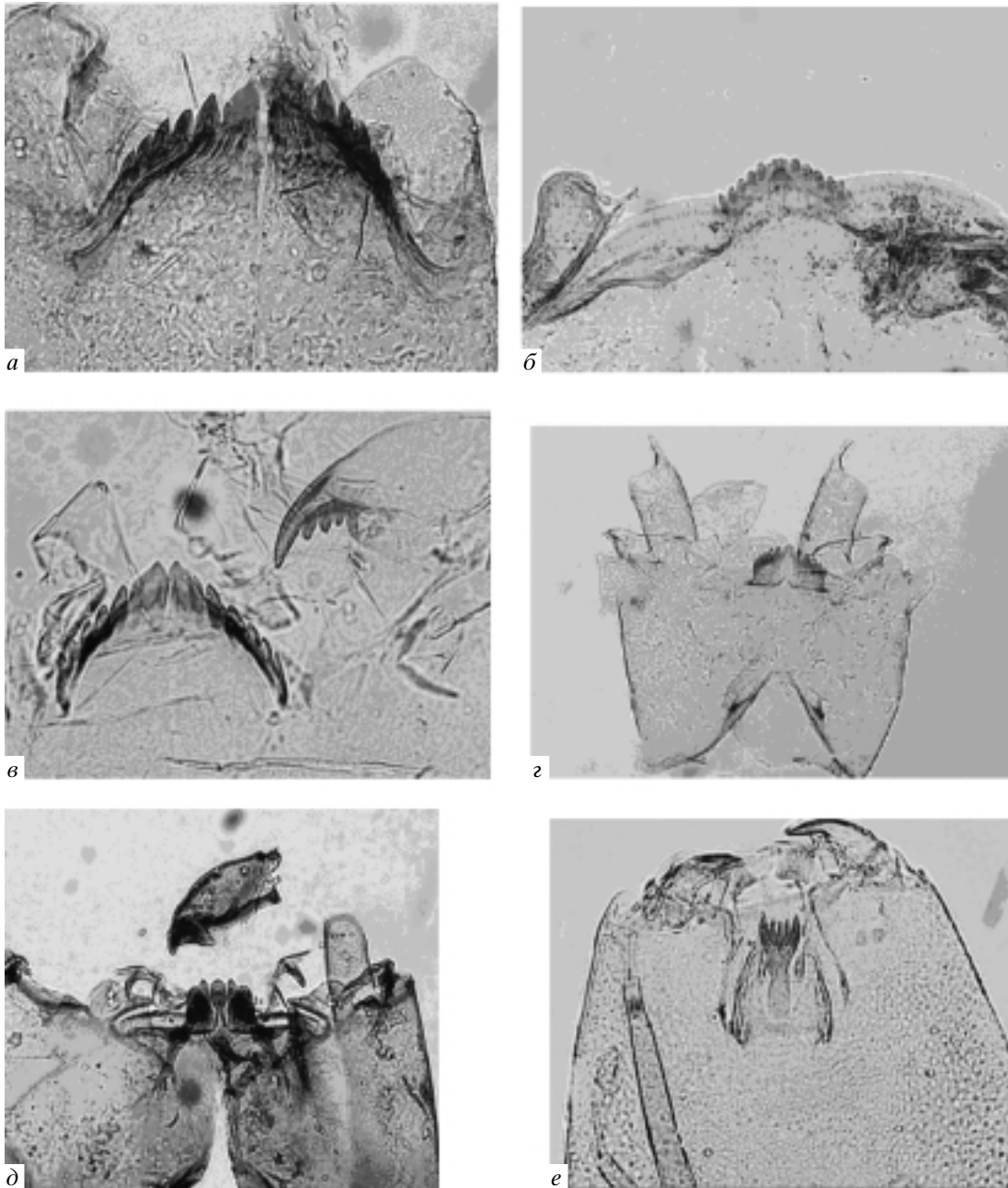
#### ХИРОНОМИДНЫЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ МОДЕЛИ

Взаимосвязь между температурой и распространением хирономид была использована для построения хирономидных температурных моделей (обзор методов в [5, 25]). Эти модели основываются на калибровочных рядах, содержащих данные о современном распространении и частоте встречаемости различных таксонов хирономид в зависимости от температуры, и используются для реконструкции палеотемператур по составу сообществ хирономид в колонках донных отложений озер. Первый современный калибровочный ряд хирономид был разработан на основе распространения и частоты встречаемости таксонов в поверхностных пробах донных отложений озер восточной Канады [45, 48]. Использование температуры воды в качестве переменной объясняющей распространение хирономид имеет биологический смысл, но модели, основанные на ней, зачастую страдают от качества базовых данных. Во всех моделях подобного рода опубликованных к настоящему времени температурные данные для каждого озера ограничены единичным измерением июльской температуры придонного слоя воды, приуроченным ко времени отбора проб. Это дает значительную погрешность при реконструкции температуры (табл. 1).

Основными путями развития моделей по преодолению данной проблемы были:

а) Использование вместо температуры воды, температурных данных местных метеорологических станций по июльской температуре воздуха, усредненных за более чем 30-летний период, с корректировкой по широте и расстоянию от побережья для каждого озера [12];

б) исследование большего количества озер, более равномерно распределенных по температурному градиенту. Это увеличило вероятность



**Рис. 1.** Фотографии головных капсул личинок хирономид из донных отложений озер Северного Урала: а – *Zalutschia linuata pauca* Saether, б – *Lipiniella* sp., в – *Psectrocladius sordidellus* gr. sp., г – *Tanytarsus chinyensis* gr. sp., д – *Corynocera ambigua* Zetterstedt, е – *Guttipelopia* sp.

того, что в модель включен полный спектр реакций отдельных видов на изменение температуры;

в) повышение точности определения, в особенности для Tanyrodinae [36] и Tanytarsini [Brooks, неопубл.].

Температурные реконструкции, выполненные с использованием этого второго поколения моделей являются значительно более точными, оставляя все же значительный простор для проведения

дальнейших исследований в этой области для их уточнения и совершенствования (табл. 1).

#### ВРЕМЕННЫЕ РАМКИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ХИРОНОМИД В РЕКОНСТРУКЦИИ ТЕМПЕРАТУРЫ

До последнего времени, большинство палеоклиматических исследований были сфокусированы на позднеледниковом периоде [12, 29, 30] и

**Таблица 1.** Статистические характеристики температурных моделей разработанных для Швейцарии [31], Канады [48], Финляндии [34], Швеции [28], Норвегии [12]

Параметр	Тип модели	Швейцария	Канада	Финляндия	Швеция	Норвегия
Количество озер	Воздух*	50	39	53	100	153
	Вода**		39	53	100	111
Количество таксонов	Воздух	58	34	38	48	145
	Вода		34	38	48	119
<i>T</i> -разрешение, °С	Воздух	6.6–17.3	5.0–19.0	8.5–14.9	7.0–14.7	3.5–16.0
	Вода		6.0–27.0	6.1–15.4	7.0–14.7	0.3–23.0
Средняя ошибка прогноза, °С	Воздух	1.37	1.54	0.87	1.13	1.01
	Вода		2.26	1.53	2.03	2.13
Максимальное отклонение <i>T</i> реконструкции, °С	Воздух	1.67	1.71	2.93	2.10	0.93
	Вода		2.40	3.88	6.66	2.84

Примечание. \* Модели, разработанные на основе среднеиюльской температуры воздуха и позволяющие реконструировать среднеиюльскую температуру воздуха.

\*\* Модели, разработанные на основе июльской температуры воды и позволяющие реконструировать среднеиюльскую температуру воды.

лишь немногие посвящены более сложной проблеме оценке изменений климата в Голоцене. Предполагается, что в позднем Голоцене температура отличалась от современной на  $\pm 1-2^\circ\text{C}$ , что намного меньше температурных флуктуаций позднеледниковой эпохи и очень близко к обычной ошибке имеющихся в наличии температурных хирономидных моделей (табл. 1). В некоторых исследованиях, (например [38, 43], фауна хирономид остается более или менее постоянной на протяжении всего Голоцена, в других же, она более чувствительна к изменениям климата.

Наиболее сложным для реконструкции периода является время после окончания, так называемого, Малого ледникового периода, т.е. последние 150–200 лет. Данные разных исследователей по этому периоду зачастую противоречивы. Исследования озер центральной Испании [17] показали, что численность *Chironomus* резко снижается после 1990 года, что совпало по времени со снижением численности холодноводно-стенотермных таксонов, таких, как *Heterotrissocladius* и *Diamesa*. Авторы считают, что это могло быть реакцией на сокращение периода ледостава и зимней аноксии. Использование хирономидного калибровочного ряда, выведенного для Швейцарских Альп, [31] позволило предположить, что среднеиюльская температура воздуха могла возрасти с 1820 года примерно на  $1.5^\circ\text{C}$ , с резким повышением после 1990 года. С другой стороны результаты исследований, проведенных на 7 арктических и альпийских озерах [4], показали, что лишь в 2 из 7 исследованных озер хирономиды в незначительной степени показали потепление климата.

### ФАУНА ХИРОНОМИД И РЕКОНСТРУКЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ оз. МИТРОФАНОВСКОЕ (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)

В качестве примера реконструкции недавних климатических изменений можно привести результаты собственных исследований, проведенных на озерах Северного Урала (рис. 2). Озеро Митрофановское ( $67^\circ 51' \text{N}$ ,  $58^\circ 59' \text{E}$ ) расположено 123 м выше уровня моря, на Большеземельской Тундре, возвышенной равнине, к западу от Северного Урала и принадлежит к бассейну реки Кола. Максимальная глубина озера 25 м. Оно имеет ледниковое происхождение, водосборный бассейн находится в зоне вечной мерзлоты. Климат субарктический с продолжительной зимой (до 8 месяцев, самый холодный месяц январь, со среднемесячной температурой  $-16...-20^\circ\text{C}$ ) и коротким летом (самый теплый месяц июль, со среднемесячной температурой  $+12^\circ\text{C}$ ). Среднегодовое количество осадков 360 мм/год.

Короткая колонка грунта из озера, покрывающая, согласно радиометрической датировке П.Г. Аплби (Экологический центр исследования радиоактивности, Ливерпульский Университет) по изотопам  $^{210}\text{Pb}$ ,  $^{226}\text{Ra}$ , и  $^{137}\text{Cs}$ , 210 последних лет осадконакопления, была исследована с разрешением 0.5–2 см по стандартной методике [10].

Всего обнаружен 61 таксон хирономид (рис. 3). Послойный кластерный анализ видового состава позволил выделить две основные зоны с границей на уровне 13,25 см, что соответствует приблизительно 1895 году, близкому по времени к окончанию Малого ледникового периода [13], сменившемуся в конце 19 века периодом глобального потепления. Значительные изменения фауны,

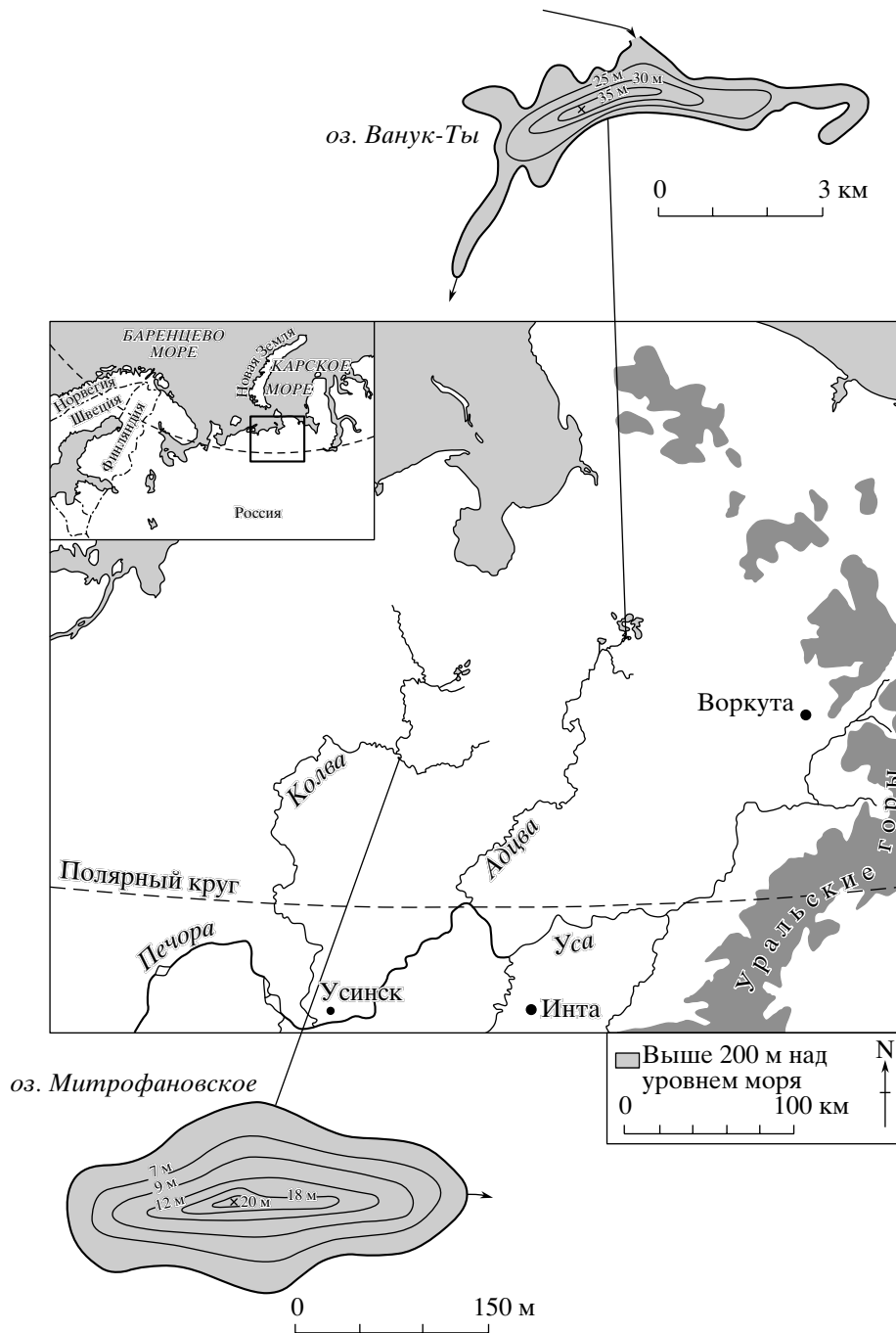


Рис. 2. Место расположения исследованных озер; х – точка отбора проб.

происходят так же на уровне 3 см глубины осадков, что соответствует 1990 г. Как известно, десятилетие, начавшееся в 1990 году считается самым теплым с 1881 года с соответствующими последствиями для биоты.

В целом, изменения видового состава фауны хирономид на протяжении всего исследованного отрезка времени представлены двумя основными трендами (табл. 2): увеличение биоразнообразия

хирономид в озере; сдвиг в доминировании в сторону видов с более высоким температурным оптимумом.

Как известно, любая из разработанных на сегодняшний день температурных моделей может быть применена только ограниченно для реконструкции температуры в регионе, для которого она была разработана. До настоящего времени, подобной модели для России не существует вооб-

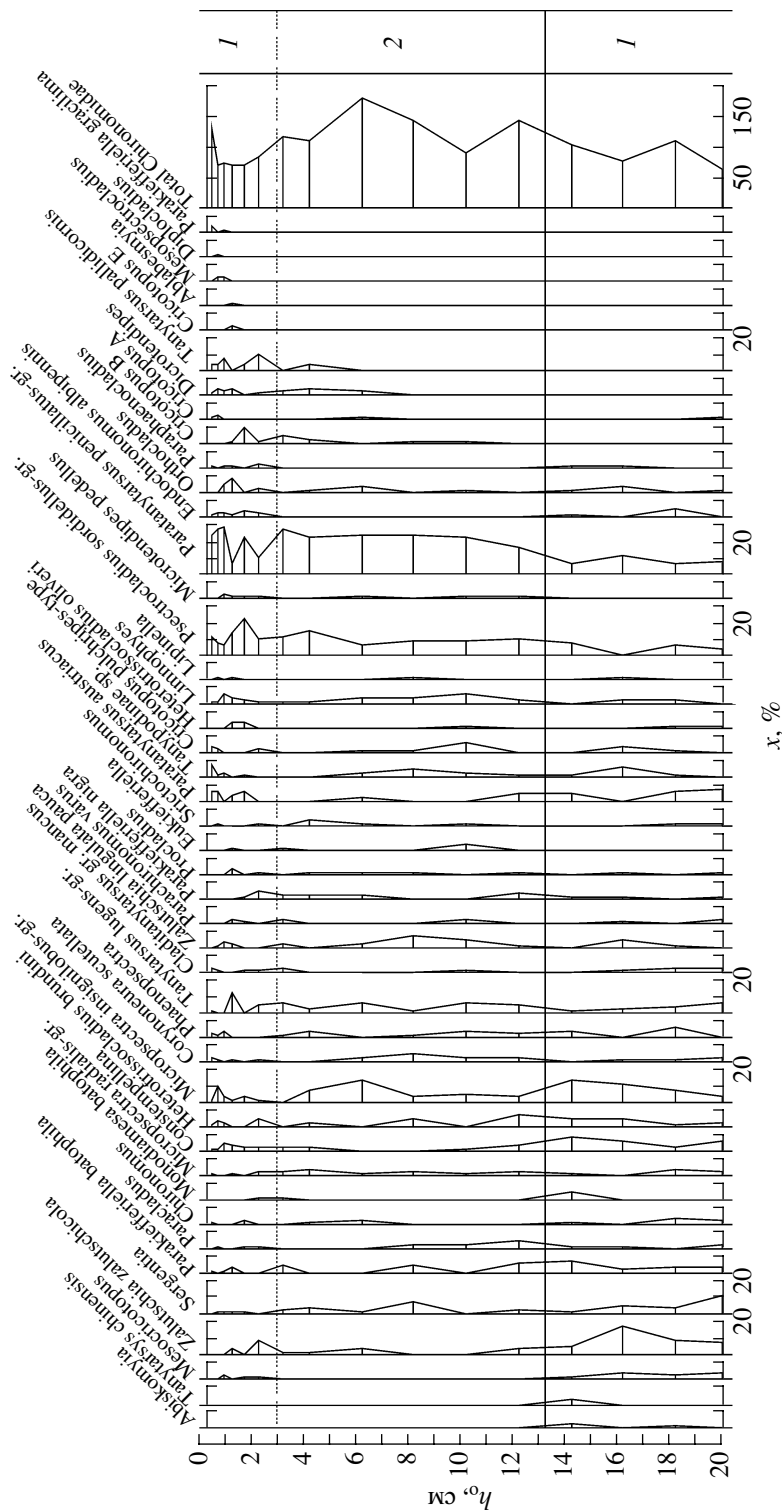


Рис. 3. Стратиграфическое распределение основных таксонов хирономид в колонке грунта озера Митрофановское;  $h_0$  – глубина осадков, 1 и 2 – зоны 1 и 2 соответственно,  $x$  – содержание.

ще, а единичные попытки подобных реконструкций по другим индикаторам (пыльца – 2, диатомовые – 26) либо с использованием моделей, разработанных для других мест [1] носят скорее

рекогносцировочный характер. Со всей остротой встает вопрос о разработке модели, основанной на калибровочном ряде созданном на российских водоемах. Первой попыткой создания такой мо-

**Таблица 2.** Некоторые характеристики исследованной колонки грунта и фауны хирономид из оз. Митрофановское (*h* – глубина, *v* – средняя частота встречаемости)

<i>h</i> , см	Даты*	<i>N</i> таксонов	Основные таксоны	<i>v</i> , %	<i>T</i> оптимум, °C**
Зона 1					
20	1790–1895	40	Zalutschia zalutschicola	10.2	11.4
–			Constempellina	6.3	10.69
–			Micropsectra insignilobus	9.5	9.06
13.25			Sergentia	5.6	13.01
Зона 2					
13.25	1895–1990	45	Paratanytarsus pennicilatus – gr.	23.2	11.7
–			Psectrocladius sordidellus – gr.	10.9	13.51
3			Micropsectra insignilobus	5.7	9.06
–			Tanytarsus lugens – gr.	5.2	8.5
–	1990–2000	57	Paratanytarsus pennicilatus – gr.	20.2	11.7
3–0			Psectrocladius sordidellus – gr.	12.4	13.51
–			Tanytarsus pallidicornis	5.2	12.73

Примечание. \* Радиометрическая датировка по <sup>210</sup>Pb, <sup>226</sup>Ra, и <sup>137</sup>Cs (Проф. П.Г. Апшлби Ливерпульский университет).  
\*\* Согласно Brooks & Birks, неопубл.

дели явилось наше исследование, проведенное на озерах Северного Урала. Было изучено 24 озера. Перечень озер, их координаты и основные физические характеристики представлены в табл. 3. При разработке калибровочного ряда проанализирован также целый ряд других физических и химических показателей озер: электропроводность, рН, растворенный кислород, биогены, некоторые металлы. Российские озера добавлены к ряду озер, включенных в Норвежскую хирономидную модель [12]. Исследование показало высокую степень фаунистического сходства российских и норвежских озер.

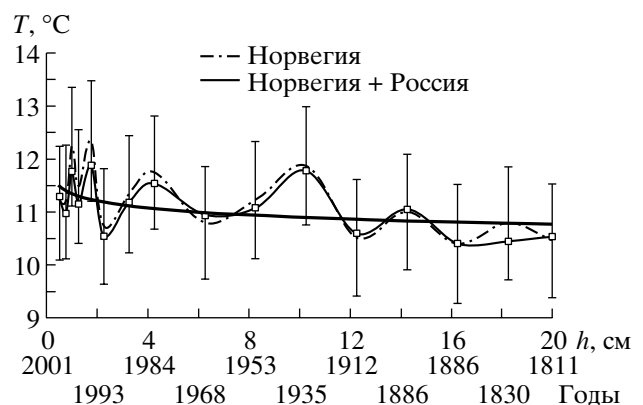
Для сопоставления качества работы обеих моделей, проведена сравнительная реконструкция среднеиюльской температуры Северного Урала по составу хирономидной фауны оз. Митрофановское с применением норвежской модели (N) и норвежско-русской (NR) модели (рис. 4). Сопоставление показало высокую степень сходства реконструированных температур. Но ход кривой NR носит более плавный характер, размах флуктуаций не так велик. Безусловно, исследованный ряд озер недостаточен для составления отдельного калибровочного ряда по Северному Уралу, но введение этих данных в существующую норвежскую модель делает применение этой составной модели приемлемой для проведения температурных реконструкций в указанном регионе.

Результаты реконструкции показали, что среднеиюльская температура воздуха за период исследований возросла приблизительно на 1.1°C – с 10.5°C в 1790 г. до 11.6°C в наши дни (усредненная величина для последнего 1 см осадконакопле-

ния, соответствующая 1996–2000 гг.). Расчетная величина близка к реально наблюдаемой (+12°C).

#### ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ТОЧНОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕКОНСТРУКЦИЙ ПО СООБЩЕСТВАМ ХИРОНОМИД

Для выяснения более точной картины климатических изменений, крайне важным является осознанный методологический подход к выбору мест проведения исследований. К примеру, в ме-



**Рис. 4.** Среднеиюльская температура воздуха реконструированная на основе качественных и количественных характеристик фауны хирономид оз. Митрофановское, Северный Урал, с использованием норвежской температурной модели [12] и норвежско-русской модели с использованием данных по 24 озерам Северного Урала; *h* – глубина.

**Таблица 3.** Координаты и некоторые характеристики исследованных озер Северного Урала ( $H$  – высота над уровнем моря,  $h_{\max}$  – глубина)

Озера	Долгота, С	Широта, З	$H$ , м	$h_{\max}$ , м	$T_{\text{июль}}$ , °С	$-T_{\text{январь}}$ , °С
F3-2	67°56′	54°02′	13	4.3	10.30	16.70
F3-3	67°56′	54°03′	20	1.5	10.30	16.70
F3-5	67°55′	54°02′	17	3.3	10.30	16.70
F3-6	67°56′	54°00′	18	1.3	10.30	16.70
F3-9	67°57′	53°56′	13	2	10.30	16.70
F4-2	68°00′	52°23′	4.8	6	10.90	16.70
F4-4	68°00′	52°24′	72	1.1	10.90	16.70
F4-5	68°00′	52°27′	72	1.1	10.90	16.70
F6-2	64°19′	59°05′	225	15	12.30	20.00
F7-3	67°07′	56°41′	75	0.7	12.00	17.70
F7-4	67°07′	56°43′	78	1	12.00	17.70
F7-5	67°08′	56°41′	82	2.5	12.00	17.70
F7-6	67°10′	56°31′	77	15	12.00	17.70
F8-2	67°52′	59°43′	23	3.5	10.80	18.70
F8-4	67°53′	59°40′	15	3.6	10.80	18.70
TDRV 11	67°27′	63°05′		8.7	10.60	20.50
TDRF 2.1	67°11′	59°31′	110	10	12.30	18.90
TDRD (TDRB 2.2)	67°07′	59°34′	110	5.2	12.30	18.90
TDRC 2.5	66°06′	60°15′	50	1.7	13.000	19.200
TDRE (Межгорное 3.2)	65°15′	59°40′	514	17	11.400	20.400
TDRA (Ванкавад 3.3)	65°59′	60°01′	59	6.6	13.600	19.400
TDRU 4.1	65°48′	57°03′	45	1.6	13.600	18.100
Митрофановское	67°51′	58°59′	123.9	20	12.300	18.700
Ванук-Ты	68°00′	62°45′	132	25	9.600	20.300

стах, расположенных близко к современной линии распространения лесов в составе хирономидной фауны в прошлом отмечаются значительные изменения. Но в таких местах на хирономид так же может оказывать влияние изменение pH, как результат сукцессионных изменений окружающей растительности [35, 47]. Это дало право предположить, а в дальнейшем и было показано на примере ряда щелочных озер Швейцарии [19], что наиболее температуро-зависима именно фауна хирономид озер с высокой степенью буферности, поскольку изменения растительного покрова оказывают очень небольшое влияние на pH в этих озерах.

Другим фактором, оказывающим свое отрицательное воздействие на фауну хирономид, что во многих случаях скрывает реальную картину современных климатических изменений, является постиндустриальная ацидификация [8, 39]. Аноксия, зачастую являющаяся результатом ан-

тропогенного изменения трофности озер [20, 50] вообще может повлечь за собой полное исчезновение профундальной фауны хирономид. Нежелателен выбор для изучения озер, обмелевших на протяжении исторического периода исследований, где доминирующее положение переходит к более тепловодной литоральной фауне, что, безусловно, сказывается на качестве реконструкции температуры [24]. Обратная картина может наблюдаться в случае глубоководных сильно стратифицированных озер.

Для того чтобы снизить, насколько возможно, воздействие искажающих факторов подобного рода, в качестве объектов исследования рекомендуется выбирать малостратифицированные озера, расположенные в приполярных широтах, или высоко над уровнем моря, т.е. в местах, удаленных, насколько возможно, от влияния цивилизации.



На основании исследования хирономид чаще всего выводится температура воздуха, а не воды вследствие лучших статистических характеристик моделей типа и соответственно большей достоверности получаемых температурных реконструкций, хотя влияние температуры воды на распространение хирономид, в ряде случаев, более весомо, чем температуры воздуха. Это может приводить к неточностям в реконструкциях, особенно если учесть, что соотношение температуры воздуха и воды, к примеру, в раннем Голоцене, могло быть отличным от сегодняшнего, вследствие более интенсивного воздействия на температуру воды в водоемах, талых вод снежного покрова и ледников. Сток холодных талых вод может настолько понижать общую температуру воды в озерах, что она будет достаточной для выживания только очень холодноводных видов, хотя само по себе интенсивное таяние и будет вызвано как раз повышением температуры воздуха [12].

Большинство личинок хирономид не может быть определено по головным капсулам дальше уровня рода или группы видов. Это лимитирует применение калибровочных рядов: районами, где они были разработаны, так как виды внутри рода могут иметь разный температурный оптимум в разных климатических регионах; поздними четвертичными отложениями, так как виды, мигрировавшие в более удаленном прошлом из других биогеографических регионов могут быть неотличимы от местных видов. Кроме того температурные оптимумы родов, широко распространенных географически в состав которых входит большое количество видов, как например *Chironomus* или *Stictotopus*, являются малоинформативными и возможно даже должны игнорироваться в температурных реконструкциях.

Одной из проблемных точек использования хирономид в палеоисследованиях является время пробоподготовки материала. По сравнению с другими индикаторами, хирономиды требуют довольно длительного времени, так что пробоподготовка и определение одной пробы может занимать 1–1.5 дня и более. Особым случаем являются глинистые тонкодисперсные осадки, практически не поддающиеся обработке традиционными методами. В случае же водоемов с высокой скоростью осадконакопления и малочисленной фауны хирономид, вследствие повышенной солености, каковым является, к примеру, Аральское море, на подготовку всего одной пробы может уходить неделя и больше, что делает практически невозможным получение достаточного количества данных для палеоэкологического анализа даже невысокого разрешения. Одним из способов решения этой проблемы может служить использование ультразвука [27]. В наших исследованиях [33] обработка осадков Аральского моря ультра-

звуком сокращала время пробоподготовки на порядок, удаляя всю неорганическую тонкодисперсную составляющую седиментов, и оставляя головные капсулы в идеально чистом состоянии, что крайне облегчает их определение [15]. Данный метод еще только получает свое развитие и требует проведения дальнейших экспериментов по исследованию воздействия ультразвука на головные капсулы разных групп хирономид в разных типах донных отложений.

Таким образом, хирономиды могут считаться надежными показателями изменения климата прошлого не только в силу присущих им черт биологии, но так же благодаря разработанным к настоящему времени статистическим моделям, позволяющим с достаточно высокой степенью надежности реконструировать как флуктуации температуры, так и некоторых других экологических факторов. Тем не менее, результаты исследований показывают, что в данной области науки остается еще много нерешенного: повышение точности таксономического разрешения остатков головных капсул, совершенствование методов статистической обработки данных, создание локальных хирономидных калибровочных рядов, исследование взаимодействия основных факторов среды (Т, рН, трофность, антропогенное загрязнение и др.), воздействующих на биоту в озерах, увеличение количества включенных в хирономидные модели озер за счет тех, где влияние этих факторов минимально или постоянно, по сравнению с температурой, и т.д. Решение этих задач приведет к совершенствованию температурных моделей и более достоверной реконструкции поведения климата в историческом прошлом.

Авторы статьи выражают свою благодарность Др. Соловьевой и Др. Вив Джонс (University College, Лондон) за предоставленный материал и консультации по интерпретации данных. Финансирование проекта осуществлено Королевским Обществом Великобритании (проект № 14614).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Назарова Л.Б., Брукс С.Д. // Евроаз. энт. журн. 2004. Т. 3. № 4. С. 300.
2. Andreev A.A., Klimanov V.A. // J. Paleolim. 2000. V. 24. P. 81.
3. Battarbee R.W. // Quat. Sc. Rev. 2000. V. 19. P. 197.
4. Battarbee R.W., Grytnes J.A., Thompson R., Appleby P.G., Catalan J., Korhola A., Birks H.J.B., Heegaard E., Lami A. // J. Paleolim. 2002. V. 28. P. 161.
5. Birks H.J.B. // J. Paleolim. 1998. V. 20. P. 307.
6. Brodersen K.P., Bennike O. // Boreas. 2003. V. 32. P. 560.

7. *Brodin Y.W.* // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1986. V. 71. P. 371.
8. *Brodin Y.W., Gransberg M.* // Hydrobiologia. 1993. V. 250. P. 201.
9. *Brooks S.J.* Chironomidae (Insecta: Diptera). / Ed by A. MacKay, R.W. Battarbee and H.J.B. Birks. Global change in the Holocene Arnold, London. 2003. P. 328.
10. *Brooks S.J., Birks H.J.B.* // J. Paleolim. 2000. V. 23. P. 77.
11. *Brooks S.J., Birks H.J.B.* // J. Quat. Sci. 2000. V. 15. P. 759.
12. *Brooks S.J., Birks H.J.B.* // Quat. Sci. Rev. 2001. V. 20. P. 1723.
13. Climate change 2001: The scientific basis. Cambridge University Press. 881 p.
14. *Cranston P.S.* Identification guide to the Chironomidae of New South Wales. Identification Guide Number 1. AWT Pty Ltd, West Ryde. 1997. 376 p.
15. *Fieker J., Riss W., Nazarova L., Meyer E.* Deutsche Gesellschaft fuer Limnologie (DGL) – Tagungsbericht. 2003. Koeln. P. 482.
16. Global change in the Holocene 2003. / Ed by A. MacKay, R.W. Battarbee and H.J.B. Birks. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 528 p.
17. *Grandos I., Toro M.* // J. Limnol. 2000. V. 59(1). P. 109.
18. *Hann B.J., Warner B.G., Warwick W.F.* // Can. J. Fish. Aquat. 1992. V. 49. P. 1274.
19. *Heiri O., Lotter A.F., Hausman S., Kienast F.* // The Holocene. 2003. V. 13(4). P. 477.
20. *Heiri O., Lotter A.F.* // J. Paleolimnology. 2003. V. 30(3). P. 273.
21. *Hoffmann W.* // Arch. Hydrobiol. 1971. Suppl. 40. P. 1.
22. *Itkonen A., Marttila V., Merilainen J.J., Salonen V.P.* // J. Paleolim. 1999. V. 21. P. 271.
23. *Korhola A., Vasko K., Toivonen H.T.T., Olander H.* // Quat. Sci. Rev. 2002. V. 21. P. 1841.
24. *Korhola A., Weckstrom J., Holmstrom L., Erasto P.A.* // Quat. Res. 2000. V. 54. P. 284.
25. *Kumke T., Kienel U., Weckstrom J., Korhola A., Hubberten H.-W.* // Arct. Antarct. Alp. Res. 2004. V. 36(4). P. 624.
26. *Kumke T., Scholzel C., Hense A.* / Ed by H. Fischer, T. Kumke, G. Lohmann, G. Floser, H. Miller, H. von Storch, J.F.W. Negendank. The KIHZ project: Towards a synthesis of paleoclimate variability using proxy data and climate models. Springer Verlag, Berlin, 2004. P. 231.
27. *Lang B., Bedford A.P., Richardson N., Brooks S.J.* // J. Paleolim. 2003. V. 30. P. 451.
28. *Larocque I., Hall R.I., Grahn E.* // J. Paleolim. 2001. V. 26. P. 307.
29. *Levesque A.J., Cwynar L.C., Walker I.R.* // Nature. 1997. V. 385. P. 423.
30. *Levesque A.J., Mayle F.E., Walker I.R., Cwynar L.C.* // Quat. Sc. Rev. 1993. V. 12. P. 629.
31. *Lotter A.F., Birks H.J.B., Hofmann W., Marchetto A.* // J. Paleolim. 1997. V. 18. P. 395.
32. *Massaferro J., Brooks S.J.* // J. Quat. Sci. 2002. V. 17. P. 101.
33. *Nazarova L.* // Chironomus. Newsletter of Chironomid research. 2006. V. 19. P. 10.
34. *Olander H., Korhola A., Birks H.J.B., Blom T.* // The Holocene. 1999. V. 9. P. 279.
35. *Porinchu D.F., Cwynar L.C.* // Arct. Antarct. Alp. Res. 2000. V. 32. P. 429.
36. *Rieradeval M., Brooks S.J.* // J. Paleolim. 2001. V. 25. P. 81.
37. *Seppa H., Birks, H.J.B.* // The Holocene. 2001. V. 11. P. 527.
38. *Schakau B.* // Hydrobiologia. 1986. V. 143. P. 287.
39. *Schnell O.A., Willassen E.* // Ann. Limn. 1996. V. 32. P. 45.
40. *Smol J.P., Cumming B.F.* // J. Phycology. 2000. V. 36. P. 986.
41. *Smol J.P., Wolfe A.P., Birks H.J.B., Douglas M.S.V., Jones V.J., Korhola A., Pienitz R., Ruhland K., Sorvari S., Antoniades D., Brooks S.J., Fallu M.-A., Hughes M., Keatley B., Laing T., Michelutti N., Nazarova L., Nyman M., Paterson A.M., Perren B., Quinlan R., Rautio M., Saulnier-Talbot E., Siitonen S., Solovieva N., Weckstrom J.* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 2005. V. 102. P. 4397.
42. *Solovieva N., Jones V.J., Nazarova L., Brooks S.J., Birks H.J.B., Grytnes J.-A., Appleby P.G., Kauppila T., Kondratenok B., Renberg I., Ponomarev V.* // J. Paleolim. 2005. V. 33. P. 463.
43. *Walker I.R., Mathewes R.W.* // Quat. Res. 1987. V. 27. P. 89.
44. *Walker I.R., Petersen C.G.* // Freshwater Invert. Biol. 1983. V. 2. P. 61.
45. *Walker I.R., Smol J.P., Engstrom D.R., Birks H.J.B.* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 975.
46. *Walker I.R., Small J.P., Engstrom D.R., Birks H.J.B.* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 1276.
47. *Walker I.R., MacDonald G.M.* // Arct. Antarct. Alp. Res. 1995. V. 27. P. 258.
48. *Walker I.R., Levesque A.J., Cwynar L.C., Lotter A.E.* // J. Paleolim. 1997. V. 18. P. 165.
49. *Warner B.G., Hann B.J.* // Quat. Res. 1987. V. 28. P. 427.
50. *Warwick W.F.* // Can. J. Fish. Aquat. 1980. V. 206. P. 1.
51. *Warwick W.F.* // J. Paleolim. 1989. V. 2. P. 15.
52. *Wiederholm T.* (ed.) Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part I. Larvae. Ent. Scand. 1983. Suppl. 19. 457 p.

## **Larvae of Chironomids (Diptera, Chironomidae) as an Indicator of Paleoclimatic Changes**

**L. B. Nazarova<sup>1,2</sup>, S. J. Brooks<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research, Potsdam, Germany*

<sup>2</sup> *Kazan State University, Kazan, Russia*

<sup>3</sup> *The Natural History Museum, London, UK*

A review of modern approaches using chironomids as indicators of paleoclimatic change is given. Problems of reconstructing the temperatures characteristic of the Holocene and the time after the Little Ice Age are discussed. Based on the analysis of the chironomid fauna from Lake Mitrofanovskoe (the Northern Ural, Russia), a reconstruction of temperature changes for the last 200 years was performed using the Norwegian chironomid training set and the Norwegian model supplemented by the authors' data on the modern chironomid fauna from 24 lakes, of the Northern Ural.