

Хирономиды (Diptera, Chironomidae)  
в палеоклиматических исследованиях

Chironomids (Diptera, Chironomidae) in paleoclimatic investigations

Назарова Л.Б.\* , Брукс С.Д.\*\*  
Nazarova L.B.\* , Brooks S.J.\*\*

\* Казанский Государственный Университет, Кремлёвская 18, Казань 420008 Россия. E-mail: larisa.nazarova@ksu.ru.

\* Kazan State University, Kremlyovskaja str. 18, Kazan 420008 Russia.

\*\* Отдел энтомологии, Музей естественной истории, Cromwell Road, Лондон SW7 5BD Англия. E-mail: s.brooks@nhm.ac.uk.

\*\* Department of Entomology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London, SW7 5BD, UK.

**Ключевые слова:** хирономиды, температура, реконструкция климата, глобальное потепление, озёра, Северный Урал.

**Key words:** chironomids, temperature, climate reconstruction, global warming, lakes, Northern Ural.

**Резюме.** В статье 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. Дан пример реконструкции температурных изменений в регионе Северного Урала на основе анализа фауны хирономид из озера Митрофановское.

**Abstract.** Chironomids are useful indicators of climatic change. Several low-error chironomid-air temperature inference models have now been developed and successfully used for climatic reconstruction. When temperature is the major environmental variable driving the distribution and abundance of chironomids inferred temperatures are reliable. However, sometimes changes in other environmental variables such as pH, water level, may have a more significant impact on chironomid assemblages and the chironomid-inferred temperature estimates may be compromised. Results of analysis of a short sediment core from Lake Mitrofanovskoe (northern Ural, Russia) covering about the past 200 yrs of sediment accumulation are given as an example of temperature reconstruction based on chironomid head capsule remains. In total 61 chironomid taxa were found. The main trends to the present day are: biodiversity of chironomid fauna is increasing; a shift to chironomid taxa with higher water temperature optima; chironomid-inferred mean July temperature rise by 1.1°C (from about 10.5° at the bottom of the core to about 11.6° at the top).

**Введение.** Палеоэкологические исследования с использованием остатков живых организмов в качестве показателей климатических изменений последних 10–11 тыс. лет крайне важны методом, для понимания естественных вариаций климата и ме-

ханизмов, управляющих этими вариациями, позволяя связывать прошлое и будущее климатическими изменениями в единую концепцию. Использование хорошо сохраняющихся в донных отложениях остатков головных капсул хирономид в палеоэкологии становится всё более популярным. В течение довольно длительного периода времени в этих исследованиях хирономиды рассматривались главным образом в качестве показателей трофического статуса водоёмов в Голоцене [Warwick, 1980; Brodin, 1986; Itkonen et al., 1999, и др.]. Уокер и Мэтьюс [Walker, Mathewes, 1987] были первыми, кто предположил, что послеледниковые изменения в распространении и количественных характеристиках сообществ хирономид могли, в первую очередь, быть вызваны климатическими изменениями. Это вызвало многочисленную критику [Warner, Hann, 1987; Warwick, 1989; Hann et al., 1992 и др.] со стороны тех исследователей, кто утверждал, что биота озёр главным образом подвержена влиянию внутриводоёмных факторов, таких, как глубина, pH, содержание растворённого кислорода, трофность, типы субстрата, и, что, соответственно, хирономиды не могут быть достоверными показателями палеоклиматических изменений. Тем не менее, Уокер с соавторами [Walker et al., 1992] продолжили приведение доказательств того, что климат оказывает воздействие на фауну хирономид в более общем, широком масштабе. Это положило начало целой серии исследовательских работ и к настоящему времени имеется более чем достаточно доказательств роли, которую играют климатические изменения в фаунистических изменениях сообществ хирономид. Более того, в литературе упоминается, что вследствие ряда присущих им особенностей, хирономиды являются одними из лучших индикаторов климата и обладают значительным потенциалом для оценки и других экологических изменений [Battarbee, 2000].

## Достоинства хирономид, как показателей палеоэкологических изменений

1. Большое количество стенотопных, т.е. обладающих узкой экологической толерантностью, таксонов.
2. Широкая распространённость практически во всех водных биотопах.
3. Хорошая сохранность хитинизированных головных капсул в донных отложениях на протяжении длительных отрезков времени (123 тыс. лет [Brodersen, Bennike, 2003]).
4. Достаточное количество таксономической литературы [Wiederholm, 1983; Cranston, 1997; Riegadeval, Brooks, 2001; 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, что даёт возможность исследования колонок грунта с высоким временным разрешением (с интервалом до 2 мм).
7. Мобильность, вследствие малого времени, необходимого для развития 1 поколения.
8. Локальность отклика, поскольку личинки развиваются *in situ*, и обладают ограниченными возможностями по перемещению.
9. Комплементарность. Реконструкции, сделанные на основе хирономид могут дополнять информацию, полученную по другим показателям (диатомовые, пыльца и др.).

## Влияние температуры на распространение хирономид

Температура имеет наиважнейшее значение в функционировании водных экосистем и оказывает прямое и опосредованное воздействие на все жизненные стадии хирономид. Холодные и тёплые озёра имеют специфические сообщества хирономид: обычно крупные Chironomini и Tanypodinae адаптированы к тепловодным условиям, в то время как мелкие Orthocladinae, Tanytarsini, Diamesinae и Podonominae 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 озёрах. В литорали этих озёр начинают доминировать холодноводно-стенотермные виды, включая профундальные виды более тёплых озёр, а так же виды, типичные для речных условий (например, *Diamesa* Meigen,

1835, *Heterotrissocladius* Spdrcck, 1923, *Tanytarsus* gr. *lugens*). И наоборот, при повышении температуры, может наблюдаться перемещение холодноводных видов в профундальную зону [Hoffmann, 1971].

## Хирономидные температурные модели

Взаимосвязь между температурой и распространением хирономид была использована для построения хирономидных температурных моделей [обзор методов в Birks, 1998]. Первый современный калибровочный ряд хирономид был разработан на основе распространения и частоты встречаемости таксонов в поверхностных пробах донных отложений озёр, расположенных вдоль температурного градиента Восточной Канады [Walker et al., 1991, 1997]. Использование температуры воды в качестве переменной, объясняющей распространение хирономид, имеет глубокий биологический смысл, но модели, основанные на ней, зачастую страдают от качества базовых данных. Так, во всех моделях подобного рода, опубликованных к настоящему времени, температурные данные для каждого озера ограничены единичным измерением июльской температуры воды поверхностного слоя седиментов, приуроченной ко времени отбора проб. Это даёт значительную погрешность при реконструкции температуры (табл. 1).

Таблица 1. Статистические характеристики температурных моделей разработанных для Швейцарии [Lotter et al., 1997], Канады [Walker et al., 1997], Финляндии [Olander et al., 1999], Швеции [Larocque et al., 2001], Норвегии [Brooks, Birks, неопубл.].

Table 1. Comparison of performance statistics between different quantitative chironomid-based transfer functions developed for Switzerland [Lotter et al., 1997], Canada [Walker et al., 1997], Finland [Olander et al., 1999], Sweden [Larocque et al., 2001], Norway [Brooks, Birks, unpubl.].

Характеристики	Тип модели	Швейцария	Канада	Финляндия	Швеция	Норвегия
Количество озёр	Воздух*	50	39	53	100	153
	Вода**		39	53	100	111
Количество таксонов	Воздух	58	34	38	48	145
	Вода		34	38	48	119
T° разрешение	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, °C	Воздух	1,37	1,54	0,87	1,13	1,01
	Вода		2,26	1,53	2,03	2,13
Максимальное отклонение T° реконструкции, °C	Воздух	1,67	1,71	2,93	2,10	0,93
	Вода		2,40	3,88	6,66	2,84

\* — 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.

\* — quantitative chironomid-based air-temperature transfer functions. \*\* — quantitative chironomid-based water-temperature transfer functions.

Основными путями развития моделей по преодолению данной проблемы были:

— 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 [Brooks, Birks, 2001].

— Исследование большего количества озёр, более равномерно распределённых по температурному градиенту. Это увеличило вероятность того, что в модель включен полный спектр реакций отдельных видов на изменение температуры.

— Повышение точности определения, в особенности для Tanypodinae [Rieradeval, Brooks, 2001] и Tanytarsini [Brooks, неопубл.].

Температурные реконструкции, выполненные с использованием этого второго поколения моделей, являются значительно более точными, оставляя всё 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 [Levesque et al., 1993, 1997; Brooks, Birks, 2000a] и лишь немногие были посвящены более сложной проблеме оценки 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 позднеледникового периода и очень близко к обычной ошибке, имеющих в наличии температурных хирономидных моделей (табл. 1). В некоторых исследованиях [например, Walker, Petersen, 1983; Schakau, 1986] фауна хирономид остаётся более или менее постоянной на протяжении всего Голоцена, в других же, она более чувствительна к изменениям климата. Наиболее сложным для реконструкции периодом является время после окончания, так называемого, Малого ледникового периода, т.е. последние 150–200 лет. Исследования озёр Центральной Испании [Grandos, Toro, 2000] показали, что численность *Chironomus Meigen*, 1803 резко снижается после 1990 года. Это также 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 [Lotter et al., 1997], 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, проведённых на 7 арктических и альпийских озёрах

[Battarbee et al., 2002], показали, что лишь в 2 из 7 исследованных озёр хирономиды в незначительной степени показали потепление климата.

### Фауна хирономид и реконструкция температуры оз. Митрофановское

В качестве примера реконструкции недавних климатических изменений можно привести результаты собственных исследований, проведённых на оз. Митрофановское (Северный Урал).

Озеро Митрофановское ( $67^\circ 51' \text{N}$ ,  $58^\circ 59' \text{E}$ ) расположено на высоте 123 м над уровнем 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 тёплый месяц — июль, со среднемесячной температурой  $+12^\circ\text{C}$ ). Среднегодовое количество осадков 360 мм/год.

Короткая колонка грунта из озера, покрывающая, согласно радиометрической датировке Аплби П.Г. (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 [Brooks, Birks, 2000b].

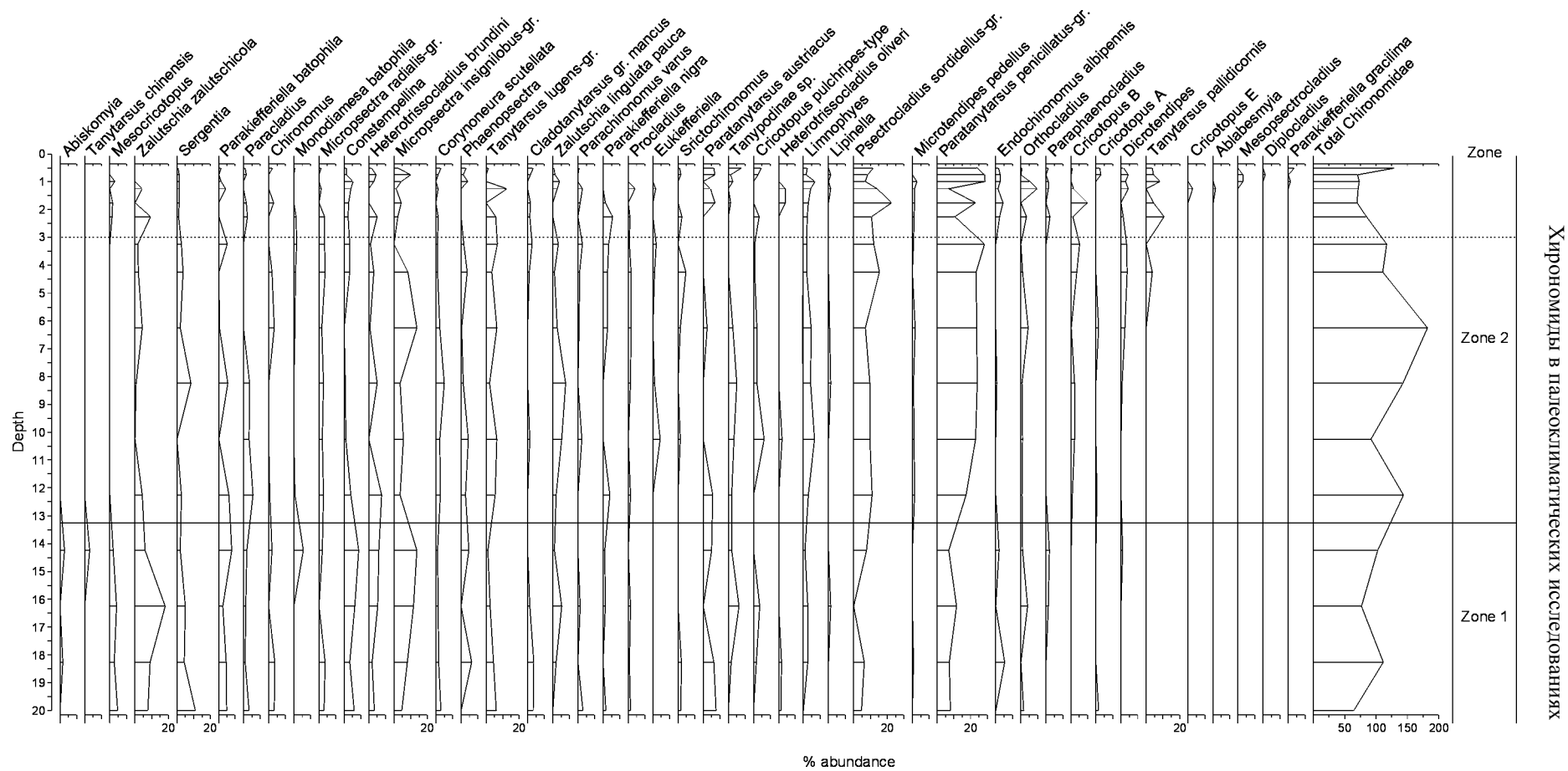
Всего был обнаружен 61 таксон хирономид (рис. 1). Послойный кластерный анализ видового состава позволил выделить 2 основные зоны с границей на уровне 13,25 см, что соответствует приблизительно 1895 году, близкому по времени к окончанию Малого ледникового периода [Climate..., 2001], сменившемуся в конце 19 века периодом глобального потепления. Значительные изменения фауны, происходят так же на уровне 3 см глубины осадков, что соответствует 1990 г. Как известно, десятилетие, начавшееся в 1990 году, считается самым тёплым с 1881 года с соответствующими последствиями для биоты.

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

— увеличение биоразнообразия хирономид в озере;

— сдвиг в доминировании в сторону видов с более высоким температурным оптимумом;

На основе качественного и количественного состава фауны хирономид была сделана реконструкция среднеиюльской температуры воздуха в районе озера (рис. 2). Для реконструкции были использованы калибровочный ряд и температурная модель, разработанные для Норвегии [Brooks, Birks, неопубл., 2000b, 2001]. Результаты реконструкции показали, что среднеиюльская температура воздуха



Хирономиды в палеоклиматических исследованиях

Рис. 1. Количественное распределение основных таксонов хирономид по горизонтам донных отложений оз. Митрофановское (%).  
 Fig. 1. Stratigraphic distributions of main chironomid taxa in sediment core from the lake Mitrofanovskoe (%).

Таблица 2. Некоторые характеристики исследованной колонки грунта и фауны хирономид из оз. Митрофановское.

Table 2. Some characteristics of sediment core and chironomid fauna from Mitrofanovskoe Lake.

Зона	Глубина, см	Даты*	число таксонов	Основные таксоны	Средняя частота встречаемости, %	T° оптимум, °C**
1	20 - 13,25	1790-1895	40	<i>Zalutschia zalutschicola</i> Lipina, 1939	10,2	11,4
				<i>Constempellina</i> Brundin, 1947	6,3	10,69
				<i>Microsectra insignilobus</i> Kieffer, 1924	9,5	9,06
				<i>Sergentia</i> Kieffer, 1922	5,6	13,01
2	13,25 - 3	1895-1990	45	<i>Paratanytarsus gr. pennicilatus</i>	23,2	11,7
				<i>Psectrocladius gr. sordidellus</i>	10,9	13,51
				<i>Microsectra insignilobus</i> Kieffer, 1924	5,7	9,06
				<i>Tanytarsus gr. lugens</i>	5,2	8,5
3 - 0	1990 - 2000	57	<i>Paratanytarsus gr. pennicilatus</i>	20,2	11,7	
			<i>Psectrocladius gr. sordidellus</i>	12,4	13,51	
			<i>Tanytarsus pallidicornis</i> (Walker, 1856)	5,2	12,73	

\* — Радиометрическая датировка по  $^{210}\text{Pb}$ ,  $^{226}\text{Ra}$ , и  $^{137}\text{Cs}$  (Проф. П.Г.Апплби Ливерпульский Университет). \*\* — Согласно Brooks, Birks, неопубл.

\* — Radiometrically dated by  $^{210}\text{Pb}$ ,  $^{226}\text{Ra}$ , and  $^{137}\text{Cs}$  (Proff. P.G.Applby Liverpool University). \*\* — Brooks, Birks, unpubl.

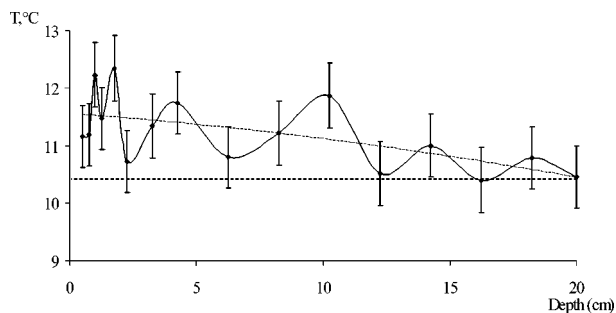


Рис. 2. Среднеиюльская температура воздуха (°C) реконструированная на основе качественных и количественных характеристик фауны хирономид, оз. Митрофановское, Северный Урал.

Fig. 2. Mean July air temperature (°C) as inferred from distribution of chironomids in Lake Mitrofanovskoe (Northern Ural) using a chironomid-temperature transfer function based on a Norwegian calibration dataset [Brooks, Birks, unpubl., 2000b; 2001].

за период исследований возросла приблизительно на  $1,1^\circ\text{C}$  — с  $10,5^\circ\text{C}$  в 1790 г. до  $11,6^\circ\text{C}$  в наши дни (усреднённая величина для последних 1 см осадконакопления, соответствующая 1996–2000 гг.). Тот факт, что расчётная величина современной температуры практически совпадает с реально наблюдаемой ( $+12^\circ\text{C}$ ), даёт право предположить, что в целом, реконструкция носит реальный характер.

## Факторы, влияющие на точность температурных хирономидных реконструкций

Для выяснения более точной картины климатических изменений, крайне важным является осознанный методологический подход к выбору мест проведения исследований. К примеру, в местах, 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 [Walker, MacDonald, 1995; Porinchu, Swynar, 2000]. Это дало право предположить, и в дальнейшем было показано на примере ряда щелочных озёр Швейцарии [Heiri et al., 2003], что фауна хирономид озёр с более высокой степенью буферности, наиболее чувствительна именно к температурным изменениям, поскольку изменения растительного покрова оказывают очень небольшое влияние на pH в этих озёрах.

Другим фактором, оказывающим своё отрицательное воздействие на фауну хирономид, что во многих случаях скрывает реальную картину современных климатических изменений, является постиндустриальная ацидификация [Brodin, Gransberg, 1993; Schnell, Willassen, 1996]. Кроме того, аноксия, зачастую являющаяся результатом антропогенного изменения трофности озёр [Warwick, 1980; Heiri, Lotter, in press] может повлечь за собой полное исчезновение профундальной фауны хирономид.

Нежелателен выбор для изучения озёр, обмелевших на протяжении исторического периода исследований, где доминирующее положение переходит к более тепловодной литоральной фауне, что безусловно сказывается на реконструкции температуры [Korhola et al., 2002]. Обратная картина может наблюдаться в случае глубоководных сильно стратифицированных озёр.

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

На основании исследования хирономид чаще всего выводится температура воздуха, а не воды, вследствие лучших статистических характеристик моделей этого 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 водоёмах талых вод снежного покрова и ледников.

Сток холодных талых вод может настолько понижать общую температуру воды в озёрах, что она будет достаточной для выживания только очень холодноводных видов, хотя само по себе интенсивное таяние и будет вызвано как раз повышением температуры воздуха [Brooks, Birks, 2001].

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, т.к. виды внутри рода могут иметь разный температурный оптимум в разных климатических регионах;

— поздними четвертичными отложениями, т.к. виды, мигрировавшие в более удалённом прошлом из других биогеографических регионов, могут быть неотличимы от местных видов.

Кроме того, температурные оптимумы родов, широко распространённых географически, в состав которых входит большое количество видов, как например *Chironomus* или *Cricotopus wan der Wulp*, 1874, 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 1 пробы может занимать 1–1,5 дня и более. Особым случаем являются тонкодисперсные глинистые осадки, практически не поддающиеся обработке традиционными методом. В случае же водоёмов с высокой скоростью осадконакопления и малочисленной фауной хирономид, вследствие повышенной солёности, каковым является, к примеру, Аральское море, на подготовку всего 1 пробы может уходить неделя и больше, что делает практически невозможным получение достаточно количества данных для палеоэкологического анализа даже невысокого разрешения. Одним из способов решения этой проблемы, может служить использование ультразвука [Lang et al., 2003]. В наших исследованиях обработка осадков Аральского моря ультразвуком сокращала время пробоподготовки на порядок, удаляя всю неорганическую тонкодисперсную составляющую седиментов, и оставляя головные капсулы в идеально чистом состоянии, что крайне облегчает их определение [Nazarova, неопубл.]. Данный метод ещё только получает своё развитие и требует проведения дальнейших экспериментов по исследованию воздействия ультразвука на головные капсулы разных групп хирономид в разных типах донных отложений.

## Заключение

Хирономиды могут считаться надёжными показателями изменения климата прошлого не только в силу присутствия им черт биологии, но так же благо-

даря разработанным к настоящему времени статистическим моделям, позволяющим с достаточно высокой степенью надёжности реконструировать флуктуации как температуры, так и некоторых других экологических факторов. Тем не менее, результаты как собственных, так и других исследований показывают, что в данной области науки остаётся ещё много нерешённого: повышение точности таксономического разрешения остатков головных капсул, совершенствование методов статистической обработки данных, создание локальных хирономидных калибровочных рядов, исследование взаимодействия основных факторов среды (температура, pH, трофность, антропогенное загрязнение и др.), воздействующих на биоту в озерах, увеличение количества включённых в хирономидные модели озёр за счёт тех, где влияние этих факторов минимально или постоянно, по сравнению с температурой, и т.д. Решение этих задач приведёт к совершенствованию температурных моделей и более достоверной реконструкции поведения климата в историческом прошлом.

## Благодарности

Авторы статьи выражают свою благодарность Dr. Nadia Solovieva и Dr. Vivienne J. Jones (Environmental Change Research Centre, Department of Geography, 26 Bedford Way, University College London, London WC1H 0AP, UK) за предоставленный материал и консультации по интерпретации данных. Финансирование проекта осуществлено Королевским обществом Великобритании (проект No.14614).

## Литература

- Battarbee R.W. 2000. Paleolimnological approaches to climate change with special regard to the biological record // *Quaternary Science Reviews*. Vol.19. P.197–224.
- Battarbee R.W., Grytnes J.A., Thompson R., Appleby P.G., Catalan J., Korhola A., Birks H.J.B., Heegaard E., Lami A. 2002. Comparing paleolimnological and instrumental evidence of climate change for remote mountain lakes over the last 200 years // *Journal of Paleolimnology*. Vol.28. P.161–179.
- Birks H.J.B. 1998. Numerical tools in palaeolimnology — Progress, potentialities, and problems // *Journal of Paleolimnology*. Vol.20. P.307–332.
- Brodersen K.P., Bennike O. 2003. Interglacial Chironomidae (Diptera) from Thule, Northwest Greenland: matching modern analogues to fossil assemblages. *Boreas*. Vol.32. P.560–565.
- Brodin Y.W. 1986. The post-glacial history of the Lake Flarken, southern Sweden, interpreted from subfossil insect remains // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. Vol.71. P.371–432.
- Brodin Y.W., Gransberg M. 1993. Responses of insects, especially Chironomidae Diptera, and mites to 130 years old acidification in Scottish lake // *Hydrobiologia*. Vol.250. P.201–212.
- Brooks S.J., Birks H.J.B. 2000a. Chironomid inferred late glacial air temperature at Whitting Bog, south-east Scotland // *Journal of Quaternary Science*. Vol.15. P.759–764.
- Brooks S.J., Birks H.J.B. 2000b. Chironomid-inferred late-glacial and early-Holocene mean July air temperature for Kråkenes Lake, western Norway // *Journal of Paleolimnology*. Vol.23. P.77–89.
- Brooks S.J., Birks H.J.B. 2001. Chironomid inferred air temperature from late glacial and Holocene sites in north-west Europe:

- progress and problems // *Quaternary Science Reviews*. Vol.20. P.1723–1741.
- Climate change. 2001. The scientific basis. Cambridge University Press. 881 p.
- Cranston P.S. 1997. Identification guide to the Chironomidae of New South Wales. AWT Identification Guide Number 1. Australian Water Technologies Pty Ltd, West Ryde. P.1–376.
- Grandos I., Toro M. 2000. Recent warming in high mountain lake Laguna Cimera, Central Spain, inferred by means of fossil chironomids // *Journal of Limnology*. Vol.59. Suppl.1. P.109–119.
- Hann B.J., Warner B.G., Warwick W.F. 1992. Aquatic invertebrates and climate change: a comment on Walker et. al., 1991 // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol.49. P.1274–1276.
- Heiri O., Lotter A.F., Hausman S., Kienast F. 2003. A chironomid-based Holocene summer air temperature reconstruction from the Swiss Alps // *The Holocene*. Vol.13. No.4. P.477–484.
- Heiri O., Lotter A.F. 9000 years of chironomid population dynamics in an Alpine lakes: long term trends, sensitivity to disturbance and resilience of the fauna // *Journal of Paleolimnology*. [In press].
- Hoffmann W. 1971. Die postglaciale Entwicklung der Chironomiden- und Chaoboriden-Fauna Dipt. des Schöhsees // *Archiv für Hydrobiologie Supplement*. Vol.40. P.1–47.
- Itkonen A., Marttila V., Merilainen J.J., Salonen V.P. 1999. 8000-year history of palaeoproductivity in a large boreal lake // *Journal of Paleolimnology*. Vol.21. P.271–294.
- Korhola A., Vasko K., Toivonen H.T.T., Olander H. 2002. Holocene temperature changes in northern Fennoscandia reconstructed from chironomids using Bayesian modeling // *Quaternary Science Review*. Vol.21. P.1841–1860.
- Lang B., Bedford A.P., Richardson N., Brooks S.J. 2003. The use of ultra-sound in the preparation of carbonate and clay sediments for chironomid analysis // *Journal of Paleolimnology*. Vol.30. P.451–460.
- Larocque I., Hall R.I., Grahn E. 2001. Chironomids as indicators of climatic and environmental change: a 100-lake training set from a subarctic region of northern Sweden (Lapland) // *Journal of Paleolimnology*. Vol.26. P.307–322.
- Levesque A.J., Mayle F.E., Walker I.R., Cwynar L.C. 1993. The Amphi-Atlantic Oscillation: a proposed late-glacial climate event // *Quaternary Science Reviews*. Vol.12. P.629–643.
- Levesque A.J., Cwynar L.C., Walker I.R. 1997. Exceptionally steep north-south gradients in lake temperatures during the last deglaciation // *Nature*. Vol.385. P.423–426.
- Lotter A.F., Birks H.J.B., Hofmann W., Marchetto A. 1997. Modern diatom, Cladocera, chironomid and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate // *Journal of Paleolimnology*. Vol.18. P.395–420.
- Olander H., Birks H.J.B., Korhola A., Blom T. 1999. An expanded calibration model for inferring lakewater and air temperatures from fossil chironomid assemblages in northern Fennoscandia // *The Holocene*. Vol.9. P.279–294.
- Porinchu D.F., Cwynar L.C. 2000. The distribution of freshwater chironomidae Insecta: Diptera, across treeline near the Lower Lena River, northeast Siberia, Russia // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. Vol.32. P.429–437.
- Rieradeval M., Brooks S.J. 2001. An identification guide to subfossil Tanytopodinae larvae Insecta: Diptera: Chironomidae, based on cephalic setation // *Journal of Paleolimnology*. Vol.25. P.81–99.
- Schakau B. 1986. Preliminary study of the development of the subfossil chironomid fauna Diptera, of Lake Taylor, South Island, New Zeland, during the younger Holocene // *Hydrobiologia*. Vol.143. P.287–291.
- Schnell Ø.A., Willassen E. 1996. The chironomid Diptera communities in two sediment cores from Store Hovvatn, an acidified lake // *Annales of Limnology*. Vol.32. P.45–61.
- Walker I.R., Petersen C.G. 1983. Post-glacial chironomid succession in two small, humic lakes in the New Brunswick-Nova Scotia, Canada border area // *Freshwater Invertebrate Biology*. Vol.2. P.61–73.
- Walker I.R., Mathewes R.W. 1987. Chironomidae Diptera and post-glacial climate change at Marion Lake, British Columbia, Canada // *Quaternary Research*. Vol.27. P.89–102.
- Walker I.R., Small J.P., Engstrom D.R., Birks H.J.B. 1992. Aquatic invertebrates, climate, scale, and statistical hypothesis testing: a response to Hann, Warner, and Warwick // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol.49. P.1276–1280.
- Walker I.R., MacDonald G.M. 1995. Distribution of Chironomidae Insecta: Diptera and other freshwater midges with respect to treeline, Northern territories, Canada // *Arctic and Alpine Research*. Vol.27. P.258–263.
- Walker I.R., Smol J.P., Engström, D.R., Birks H.J.B. 1991. An assessment of Chironomidae as quantitative indicators of past climatic change // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* Vol.48. P.975–987.
- Walker I.R., Levesque A.J., Cwynar L.C., Lotter A.F. 1997. An expanded surface-water palaeotemperature inference model for use with fossil midges from eastern Canada // *Journal of Paleolimnology* Vol.18. P.165–178.
- Warner B.G. and Hann B.J. 1987. Aquatic invertebrates as paleoclimatic indicators? // *Quaternary research*. Vol.28. P.427–430.
- Warwick W.F. 1980. Paleolimnology of the Bay of Quinte, Lake Ontario: 2800 years of cultural influence // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol.206. P.1–117.
- Warwick W.F. 1989. Chironomids, lake development and climate: a commentary // *Journal of Paleolimnology*. Vol.2. P.15–17.
- Wiederholm T. (ed.) 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part I. Larvae // *Entomologica Scandinavica*. Suppl.19. 457 p.