

УДК 574.587(282.471.45)

ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА ПРИ ГРАДИЕНТЕ МИНЕРАЛИЗАЦИИ В РЕКАХ БАСЕЙНА ГИПЕРГАЛИННОГО ОЗ. ЭЛЬТОН (2006-2013 ГГ.)

© 2017 Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, Э.В. Абросимова, Т.В. Попченко, Т.Д. Никулина

Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, г. Тольятти

Статья поступила в редакцию 20.10.2017

Высокоминерализованные реки, впадающие в гипергалинное озеро Эльтон, представляют собой гидроэкосистему уникального природно-территориального комплекса Приэльтона, относящегося к Прикаспийскому бессточному бассейну. В условиях градиента солености от 4 до 41 г/л. донные сообщества мезогалинных и полигалинных рек характеризуются межгодовой, пространственной и сезонной динамичностью таксономических, структурных и количественных показателей. Установлен 91 вид и таксон макрозообентоса, которые относятся к 5 крупным систематическим группам (Oligochaeta, Malacostraca, Branchiopoda, Insecta, Arachnida). По видовому богатству преобладают насекомые – 68 видов и таксонов. Личинки двукрылых представлены 41 таксоном, из которых 25 составляют виды сем. Chironomidae. Формирование фауны донных сообществ осуществляется эврибионтными галотолерантными видами, имеющими разный диапазон соленостной устойчивости. В исследованных 5 эвтрофных высокоминерализованных соленых реках в разные годы преобладают по численности хирономиды *C. salinophilus*, *C. salinarius*, *C. aprilinus*, *T. kharaensis*, *Microchironomus deribae*, *Glyptotendipes salinus* (Diptera: Chironomidae), цератопогониды *Culicoides* (*M.*) *riethi*, *Palpomyia schmidtii* (Diptera: Ceratopogonidae), олигохеты *Paranais simplex* (Oligochaeta) и *Ephydra* sp. (Ephydriidae). Соленые реки представляют сложно организованную систему, в которой варибельность сообществ макрозообентоса ассоциирована с факторами среды обитания. Таксономический состав и биоразнообразие макрозообентоса тесно коррелируют с минерализацией воды и другими гидрохимическими характеристиками, а численность и распределение видов в разные годы зависят от комплекса гидролого-гидрофизических факторов (глубина, зарастаемость, температура воды, pH и др.).

Ключевые слова: соленые реки, оз. Эльтон, макрозообентос, видовое разнообразие, пространственно-временная динамика, численность, биомасса, абиотические факторы.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ, 13-04-00740, 15-34-51088, 17-04-00135 и программы Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

ВВЕДЕНИЕ

Соленые реки являются достаточно редкими типами водных экосистем, особенно в аридной зоне юга России. Характерной особенностью Приэльтона является его значение как крупнейшей миграционной трассы Евразии, где высокопродуктивные водоемы поддерживают огромные скопления пролетных водоплавающих и околоводных видов птиц и служат местом их откорма, а также являются источником образования органо-минеральной грязи, обладающей высокой бальнеологической ценностью. [1, 2]. В настоящее время в результате антропогенной деятель-

ности экосистема региона трансформируется и уничтожается, что ведет к исчезновению редких видов, в том числе имеющих коммерческое значение. Необходимость разработки научных основ сохранения устойчивого развития уникальных местообитаний биоты является составной частью общей стратегии сохранения биоразнообразия Природного парка Эльтонский. Донные организмы являются постоянным компонентом общего разнообразия экосистемы высокоминерализованных рек гипергалинного озера Эльтон. Особую важность приобретают фаунистические и биоценологические исследования соленых рек Приэльтона, где «вода является основным фактором, определяющим экологические характеристики территории» [1, с.3]. Отдельные результаты исследований соленых рек изложены ранее в публикациях [3, 4, 5, 6, 7, 8, 9].

Цель работы – изучение межгодовых изменений таксономического состава, распределения численности и биомассы бентоса в соленых реках Приэльтона, ассоциированных с воздействием абиотических факторов.

Зинченко Татьяна Дмитриевна, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии малых рек. E-mail: tdz@mail333.com

Головатюк Лариса Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии малых рек. E-mail: gollarisa@mail.ru

Абросимова Элина Владимировна, младший научный сотрудник лаборатории экологии малых рек.

E-mail: a-elina-v@yandex.ru

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В гидрографическом отношении уникальный природно-территориальный комплекс Приэльтонья ($49^{\circ}07'30''N$; $46^{\circ}30'40''E$) относится к Прикаспийскому бессточному бассейну, отличающемуся слабым развитием речной сети. Для района характерны высокая степень засушливости, дефицит осадков и активный ветровой режим. Температурный режим отличается большой амплитудой экстремальных температур: абсолютный минимум температуры воздуха в январе $-36,1^{\circ}C$, абсолютный максимум в августе $+41,1^{\circ}C$ [1]. Гидрографическая сеть Приэльтонья представлена в основном малыми равнинными реками бассейна оз. Эльтон. Основное русло рек Хара, Ланцуг, Большая Саморода, Чернавка, Солянка имеет постоянный поток в среднем и нижнем течении, прерываясь в засушливые годы в верхнем течении (рис. Гидролого-гидрографические и химические показатели рек (табл. 1, 2) в значительной мере определяются геологическим строением водосборного бассейна с преобладанием соленосных и карбонатных отложений, наряду с другими факторами (климат, рельеф и др.), при ярко выраженных сезонных колебаниях уровня воды в реках, обуславливающих изменение минерализации. Питание рек осуществляется за счет атмосферных осадков и подземных вод [1], создающих высокий градиент минерализации.

В нижнем течении рек минерализация может превышать 100 г/л за счет разгрузки горизонтов соленых подземных вод и в периоды нагонных ветровых течений из оз. Эльтон. По величине минерализации реки относятся к солончатым или мезогалинным (минерализация $< 25 \text{ г/л}$) и соленым или полигалинным (минерализация $> 25 \text{ г/л}$) водотокам аридной зоны [10]. Длина рек варьирует от $5,2 \text{ км}$ (р.Чернавка) до $46,4 \text{ км}$ (р. Хара). Скорость течения не превышает $1,1 \text{ м/сек}$ (в р.Хара). Температура воды (в период отбора проб) изменяется от 12 до $33,1^{\circ}C$. В верхнем и среднем течении реки зарастают высшей водной растительностью. Площади покрытия тростником *Phragmites australis* (Cav.) в среднем течении рек составляют $\sim 90\%$. Прибрежная полоса на отдельных участках характеризуется развитием *Enteromorpha intestinalis*. (L.) В устьевых участках, свободных от зарослей макрофитов, погруженные слои циано-бактериальных матов представляют первичные устойчивые нижние слои субстрата, площадь покрытия которых варьирует от 10 до 30% .

По соотношению главных анионов преобладают хлоридно-сульфатные воды; а по составу катионов основу минерализации составляет натриевая, натрий-магниевая и магниевая группы. Обращает на себя внимание сезонный разброс значений содержания главных ионов при высокой амплитуде колебания солености. При низкой антропогенной нагрузке высокое содер-



Рис. 1. Карта-схема района исследований

Таблица 1. Гидролого-географические характеристики рек бассейна оз. Эльтон (Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Большая Саморода) (апрель-сентябрь 2006-2013 гг.)

Показатель	Река				
	Хара	Ланцуг	Чернавка	Солянка	Б. Саморода
Координаты (устьевой участок)	49° 12' N 46° 39' E	49° 12' N 46° 38' E	49° 12' N 46° 40' E	49° 10' N 46° 35' E	49° 07' N 46° 47' E
Высота истока, м	21	21	8	18	21
Высота устья над уровнем моря, м	-21	-20	-20	-19	-22
Уклон, ‰*	0.91	2.06	5.38	5.52	1.77
Длина, км*	46.4	19.9	5.2	6.7	24.3
Ширина, м	2.0-59.0	1.5-45.0	1.0-8.0	1.0-5.0	3.5-35.0
Площадь водосбора, км ² *	177.0*	126.0	18.4	17.8	130.0
Скорость течения, м/с	0.01-1.1	0.04-0.23	0.05-0.4	0.02-0.4	0.03-0.25
Расход воды в мае (устье), м ³ /с *	0.22	0.36	0.06	0.02	0.20
Глубина, м	0.05-3.0	0.05-1.6	0.05-0.8	0.05-0.8	0.05-1.0
Зарастаемость, %	0-90	0-70	30-50	40-60	10-90
Тип грунта	С,П,Ч	Р,С,Ч	С,Ч,П	С,П	С,П,Ч,Р

Примечание. * - расчетные величины. Приведены пределы колебаний.

Грунт: С – серый ил, Ч – черный ил, Р – растительные остатки, П- песок

жание фосфора обусловлено его поступлением из донных отложений и с грунтовыми водами, которые обогащаются фосфатами в результате деятельности бактерий при разложении органического вещества и физико-химических процессов, протекающих в толще осадочных пород. Содержание общего фосфора и минерального азота характерны для вод эвтрофного и гиперэвтрофного типа. Продуктивность фитопланктона в реках по содержанию хлорофилла «а» в 2008, 2010, 2011 и 2012 гг. оценивалась в диапазоне 2,8-535 мг/м³, достигая максимальных величин в устьевых участках, где первичная продукция в воде превышает деструкцию. Основное разложение синтезированного органического вещества происходит в донных отложениях. [11].

Материал собирали на 19 постоянных станциях (рис. 1) в прибрежье и медиали среднего и нижнего течения мезогалинных (солончатых – Б. Саморода, Хара, Ланцуг) и полигалинных (солёных – Чернавка, Солянка) рек. В связи с периодическим отсутствием стока в верхнем течении рек, данные единовременных сборов бентоса на ст.1, 2, 10, 13, 16 не приводятся.

Взято 238 количественных образцов грунта в различные месяцы 2006–2013 гг. Методы сбора и обработки материала, перечень публикаций, использованных при определении видового состава макрозообентоса приведены ранее [8, 9]. Для оценки донных сообществ использовали: число видов, численность (экз./м²), биомассу (г/м²), встречаемость видов и таксонов (%), индекс видового разнообразия Шеннона. Сезонная динамика численности и биомассы макрозообентоса исследована в 2013 г. на примере р.Б. Саморода (ст. 14, 15).

Для анализа взаимосвязи между популяционной плотностью видов макрозообентоса и факторами среды использован метод прямого градиентного анализа (Canonical Correspondence Analysis – CCA) [12]. Показаны результаты оценки взаимного расположения 19 станций солёных рек, 30 массовых видов макрозообентоса и абиотических факторов (минерализация воды с учетом ионного состава, Р_{общ.}, Т°С воды, содержание О₂, рН, зарастаемость участков макрофитами, скорость течения, глубина и др.), взятых синхронно в августе 2006–2013 гг. Таксономический состав бентоса на станциях оценивали с учетом средних значений прологарифмированной численности особей каждого вида. Интерпретация CCA-диаграмм основана на учете закономерностей, использующих двухмерное проецирование [8]. Аналитическая обработка гидрохимических образцов воды произведена аккредитованной гидрохимической лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» г. Самара. Статистическая обработка данных проводилась с использованием электронных таблиц Microsoft Excel и пакета программ Canoco 4.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Бентос рек представлен таксономически разнообразным сообществом и структурно определяется эвригалинными видами нескольких экологических групп, выделенных нами по степени их многолетней встречаемости в участках рек с разной минерализацией (табл. 3). В составе донных сообществ установлен 91 таксон макрозообентоса, которые, как правило, опре-

Таблица 2. Физико-химические характеристики воды рек, впадающих в оз. Эльтон (Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Большая Саморода) (апрель–сентябрь 2006–2013 гг.)

Показатель	Река				
	Хара	Ланцуг	Чернавка	Солянка	Б. Саморода
рН	6.8–10.0	6.9–8.9	6.5–8.4	6.9–8.4	7.4–8.8
O ₂ , мг/л	3.4–31.3	1.8–46.0	2.9–33.8	2.9–35.0	6.2–31.0
Температура воды, °С	12.0–33.0	14.9–33.1	12.5–33.1	15.1–30.2	12.3–31.1
Общая минерализация, г/л	6.6–41.4	4.6–30.0	17.2–31.7	25.1–29.0	4.0–26.3
Na ⁺ +K ⁺ , г/л	1.71–12.31	1.19–9.07	3.43–10.53	7.59–9.41	1.12–5.50
Ca ²⁺ , г/л	0.16–1.20	0.20–0.80	0.30–1.60	0.72–1.22	0.18–0.60
Mg ²⁺ , г/л	0.15–1.59	0.13–1.17	0.04–1.22	0.51–0.96	0.04–2.60
Cl ⁻ , г/л	1.78–22.40	2.06–18.64	10.24–19.17	15.13–17.40	1.48–15.98
SO ₄ ²⁻ , г/л	1.72–12.11	0.55–4.27	0.40–0.96	0.09–0.84	0.41–4.02
HCO ₃ ⁻ , г/л	0.02–3.81	0.16–0.44	0.21–0.45	0.09–0.41	0.34–0.72
P-PO ₄ , г/л	0.003–1.678	0.002–1.520	0.001–0.168	0.007–0.241	0.318–1.494
P _{общ.} , мг/л	0.119–2.412	0.144–2.773	0.053–0.250	0.131–0.421	1.057–1.995
N-NH ₄ , мг/л	0.18–13.31	0.42–10.63	30.80–45.92	13.10–45.30	0.18–2.33
N-NO ₃ , мг/л	0.01–2.14	0.01–1.13	0.14–2.38	0.39–6.58	0.06–1.06
БО, мг/л	15.0–18.0	31.0–32.0	22.0–26.0	16.0–32.0	20.0–24.0

Примечание. БО – бихроматная окисляемость; показаны пределы колебаний факторов

делялись до вида относились к 5 крупным систематическим группам (Oligochaeta, Malacostraca, Branchiopoda, Insecta, Arachnida). По видовому богатству преобладали насекомые – 68 видов и таксонов. Личинки двукрылых представлены 41 таксоном, из которых 25 составляют виды семейства Chironomidae. Отмечено по 18 видов олигохет и личинок жуков, 6 – клопов, 3 – стрекоз, 2 – ракообразных. Впервые, в сравнении с литературными сведениями, [4] в соленых реках выявлено 65 видов гидробионтов (табл. 3). Число таксонов в мезогалинных реках (Хара, Ланцуг, Б.Саморода) изменялось от 48 до 58, в полигалинных реках (Солянка, Чернавка) установлено 22–25 видов. Наиболее распространенными являются 8 видов и таксонов: олигохеты *Paranais simplex*, клопы *Sigara* sp., жуки *Hygrotus enneagrammus*, двукрылые *Palpomyia schmidtii*, *Culicoides (M.) riethi*, *Chironomus salinarius*, *Cricotopus salinophilus*, *Odontomyia* sp., *Ephydra* sp. (табл. 3).

С частотой встречаемости более 30% в мезогалинных реках обитают представители семейств Ceratopogonidae и Chironomidae: *C. riethi*, *C. salinophilus*, *C. salinarius*, а в полигалинных реках высока частота встречаемости видов *C. salinophilus*, *P. schmidtii* и *Ephydra* sp. (сем. Ephydridae). Уровень минерализации, который обеспечивает видам устойчивое обитание в соленых реках находится в диапазоне от 4.0 до 41.4 г/л. Однако отдельные виды бентоса (*Artemia salina*, *C. salinophilus*, *Ephydra* sp.) встречаются в зоне река-озеро и при солености более 100 г/л.

Достоверное линейное снижение числа видов бентоса регистрируется при солености выше 14 г/л (рис. 2).

Анализ изменения величин индекса видового разнообразия Шеннона в реках за период исследований показал его вариабельность от 0.05 до 3.29 бит/экз. (рис. 3). Низкие значения индекса Шеннона 0.05–0.5 бит/экз. характерны для сообществ бентоса устьевого участка полигалинной р.Солянка (ст.12, 19, май 2011–2012 гг.), а максимальные (3.0–3.29) – для верхнего и среднего течения мезогалинных рек Ланцуг и Б.Саморода (ст. 8, 13, 14, май, август 2009, 2012 гг.). Отметим, что между значениями индекса Шеннона и минерализацией (рис. 3) существует достаточно тесная и статистически значимая линейная зависимость (коэффициент корреляции $r = -0.489$, дисперсионное отношение Фишера $F = 57.08$, $p @ 0$).

Своеобразие фауны макрозообентоса обусловлено формированием нескольких экологических групп, различающихся по отношению к солености, среди которых отмечены и редкие эфемерные популяции образующих их видов (табл. 3). Характерна специфичность распределения видов в реках в соответствие с адаптацией к условиям обитания [6]. Так, в период исследований исключительно в р.Чернавка обильно представлены олигохеты *H. stollii*, в р.Ланцуг – *N. pseudoobtusa*, *H. naidina*, в р.Хара – *E. albidus*, в р.Б.Саморода – *P. caspicus*, *L. lineatus*. Обитание жуков *E. fuscipennis*, *H. fuscipes* приурочено к зарастаемым участкам мезогалинной р. Б. Саморода, а вид *B. frontifoveatus* характерен только для соленых вод р.Чернавка (табл. 3). Неустойчивость среды обитания создает условия для развития видов с жизненной стратегией экстремалов, имеющих неограниченный пищевой

Таблица 3. Таксономический состав, частота встречаемости (для каждой реки в %) и экологические группы макрозообентоса (ER – эвригалинные, GF – галофильные, GB – галобионты, GL – галоксены, EF – эфемерные) в соленых реках Приэльтона (n=238)

Код	Таксон	Река**					Экологическая группа
		Х n=68	Л n=44	БС n=59	Ч n=39	С n=28	
	Oligochaeta	3	4	5	6	7	8
OIEnh.a	<i>Enchytraeus albidus</i> Henle, 1837*	1.5	-	-	-	-	ER, EF
OIEnh.i	<i>Enchytraeus issykkulensis</i> Hrabě, 1935*	3.0	-	-	7.5	-	GF, GL
OIHen.s	<i>Henlea stollii</i> Bretscher, 1900*	-	-	-	2.5	-	ER, EF
OIHom.n	<i>Homochaeta naidina</i> Bretscher, 1896*	-	4.7	-	-	-	ER, EF
OILim.c	<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel, 1868*	-	2.3	-	-	-	ER, EF
OILim.g	<i>Limnodrilus grandisetosus</i> Nomura, 1932*	-	4.7	-	-	-	ER, EF
OILim.h	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862*	9.1	4.7	7.7	-	-	ER, GL
OILim.p	<i>Limnodrilus profundicola</i> (Verrill, 1871)*	1.5	9.3	19.2	-	-	ER
OILim.s	<i>Limnodrilus</i> sp.	1.5	9.3	-	-	-	ER
OILim.u	<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparède, 1862		9.3	-	-	-	ER
OILid.d	<i>Limnodriloides dniprobugensis</i> Jaroschenko 1948= <i>Potamothrix caspicus</i> (Lastockin, 1937)*	-	-	3.8	-	-	ER, EF
OILum.l	<i>Lumbriculus lineatus</i> (Müller, 1771)	-	-	1.9	-	-	ER, EF
OINai.c	<i>Nais communis</i> Piguët, 1906*	9.1	7.0	1.9	-	-	ER
OINai.e	<i>Nais elinguis</i> Müller, 1773*	10.6	2.3	17.3	-	-	ER
OINai.p	<i>Nais pseudoobtusa</i> Piguët, 1906*	-	7.0	-	-	-	ER, EF
OIPar.s	<i>Paranais simplex</i> Hrabě, 1936*	12.1	21.0	32.7	7.5	7.7	GF, ER,
OIPot.b	<i>Potamothrix bedoti</i> (Piguët, 1913)*	1.5	-	-	-	-	ER, EF
OIUnc.u	<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted, 1842)*	6.1	9.3	-	-	-	ER, GL
	Malacostraca						
AmGam.l	<i>Gammarus (R.) lacustris</i> Sars, 1863	9.1	20.9	44.2	-	-	ER
	Branchiopoda	-	-	-	-	-	
BrArt.s	<i>Artemia salina</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	1.5	GB
	Insecta	-	-	-	-	-	
	Odonata	-	-	-	-	-	
OdAes.s	<i>Aeschna</i> sp.	1.5	-	-	-	-	ER
OdIsc.e	<i>Ischnura elegans</i> (Vander Linden, 1820)*	6.1	2.3	3.8	-	-	ER
OdSym.p	<i>Sympetrum</i> sp.	-	2.3	1.9	-	-	ER
	Heteroptera	-	-	-	-	-	
HeCal.g	<i>Callicorixa gebleri</i> (Fieber, 1848)*	-	2.3	-	-	-	ER, EF
HePar.c	<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)*	-	-	17.3	-	-	ER
HeSig.n	<i>Sigara nigrolineata</i> (Fieber, 1848)*	-	-	-	5	-	GB, EF
HeSig.a	<i>Sigara assimilis</i> (Fieber, 1848)*	-	-	-	22.5	3.8	GF GB
HeSig.l	<i>Sigara lateralis</i> (Leach, 1817)*	-	7.0	17.3	-	3.8	ER, GF
HeSig.p	<i>Sigara</i> sp.	10.6	21.0	1.9	10	15.4	ER, GF

Таблица 3. Таксономический состав, частота встречаемости (для каждой реки в %) и экологические группы макрозообентоса (ER – эвригалинные, GF – галофильные, GB – галобионты, GL – галоксены, EF – эфемерные) в соленых реках Приэльтонья (n=238) (продолжение)

	Coleoptera	-	-	-	-	-	
CoAnc.p	<i>Anacaena</i> sp.	–	2.3	–	–	–	ER EF
CoBer.b	<i>Berosus bispina</i> Reiche, Saulcy, 1856*	–	2.3	–	20	3.8	ER GF
CoBer.f	<i>Berosus fulvus</i> Kuwert, 1888*	–	7.0	9.6	5	19.2	ER GF
CoBer.r	<i>Berosus (Enoplurus) frontifoveatus</i> Kuwert 1888*	–	–	–	5	–	GF EF
CoBer.p	<i>Berosus</i> sp.	13.6	4.7	7.7	7.5	–	ER GF
CoCym.m	<i>Cymbiodyta marginella</i> (Fabricius, 1792)*	–	–	1.9	–	–	ER EF
CoDon.p	<i>Donacia</i> sp.	1.5	–	–	–	–	ER EF
CoEnh.q	<i>Enochrus quadripunctatus</i> (Herbst, 1797)*	1.5	4.7	11.5	15	–	ER GF
CoEnh.f	<i>Enochrus (Lumetus) fuscipennis</i> (Thomson, 1884)*	–	–	1.9	–	–	ER EF
CoEnh.p	<i>Enochrus</i> sp.	–	4.7	11.5	2.5	19.2	ER GF
CoHel.o	<i>Helochares (Helochares) obscurus</i> (Müller, 1776)*	1.5	–	–	2.5	–	ER GL
CoHyr.f	<i>Hydrobius fuscipes</i> Leach, 1815*	–	–	3.8	–	–	ER EF
CoHyg.e	<i>Hygrotus enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)*	1.5	9.3	26.9	10	11.5	ER GF
CoHyg.f	<i>Hygrotus (Coelambus) flaviventris</i> (Motschulsky 1860)*	–	–	1.9	–	–	ER EF
CoOch.m	<i>Ochthebius (Ochthebius) marinus</i> (Paykull, 1798)*	–	4.7	1.9	–	–	ER
CoOch.p	<i>Ochthebius</i> sp.	–	–	1.9	2.5	–	ER GF
CoPar.a	<i>Paracymus aeneus</i> (Germar, 1824)*	4.5	4.7	3.8	–	7.7	ER GF
CoPel.c	<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid 1805)*	–	–	3.8	–	–	ER, EF
	Diptera	–	–	–	–	–	–
	Psychodidae						
PsPsy.p	<i>Psychoda</i> sp.	1.5	7.0	9.6	–	3.8	ER GF
	Culicidae						
CuAed.p	<i>Aedes</i> sp.	–	–	1.9	2.5	3.8	ER GF
CuCux.p	<i>Culex</i> sp.	–	4.7	9.6	–	11.5	ER GF
	Ceratopogonidae						
CeCul.s	<i>Culicoides (Monoculicoides) riethi</i> Kieffer, 1914*	42.4	44.2	46.2	5	3.8	ER GF
CeDas.p	<i>Dasyhelea</i> sp.	–	4.7	5.8	–	–	ER
CeMal.p	<i>Mallochohelea</i> sp.	1.5	2.3	1.9	–	–	ER
CePal.p	<i>Palpomyia schmidti</i> Goetghebuer, 1934*	6.1	4.7	9.6	82.5	73.1	ER, GB***
CeSph.p	<i>Sphaeromyia miricornis</i> (Kieffer, 1919)*	–	7.0	21.2	–	–	ER
	Chironomidae	–	–	–	–	–	–
ChCor.p	<i>Corynoneura</i> sp.	–	4.7	–	–	–	ER
ChCri.c	<i>Cricotopus (C.) caducus</i> Hirvenoja, 1973*	3.0	–	–	–	–	ER EF
ChCri.o	<i>Cricotopus (C.) ornatus</i> (Meigen, 1818)*	–	–	51.9	–	–	GL ER
ChCri.f	<i>Cricotopus salinophilus</i> Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko, 2009*	53.0	67.4	34.6	97.5	96.2	ER GF

Таблица 3. Таксономический состав, частота встречаемости (для каждой реки в %) и экологические группы макрозообентоса (ER – эвригалинные, GF – галофильные, GB – галобионты, GL – галоксены, EF – эфемерные) в соленых реках Приэльтона (n=238) (окончание)

ChCri.s	<i>Cricotopus gr. sylvestris</i>	31.8	32.6	23.1	–	–	ER
ChCri.p	<i>Cricotopus sp.</i>	15.2	14.0	7.7	–	–	ER
ChGly.g	<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)*	–	4.7	–	–	–	ER EF
ChGly.p	<i>Glyptotendipes paripes</i> (Edwards, 1929)*	3.0	7.0	1.9	–	–	ER
ChGly.s	<i>Glyptotendipes salinus</i> Michailova, 1987*	34.8	32.6	40.4	–	3.8	ER GF
ChChi.a	<i>Chironomus aprilius</i> Meigen, 1838*	34.8	34.9	21.2	–	–	ER
ChChi.p	<i>Chironomus gr. plumosus</i>	12.1	16.3	7.7	–	–	ER
ChChi.s	<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer 1915*	48.5	55.8	30.8	40	30.8	ER, GF
ChCld.l	<i>Cladopelma gr. lateralis</i>	4.5	4.7	–	–	–	ER
ChCld.m	<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>	4.5	–	1.9	–	–	ER
ChDic.n	<i>Dicrotendipes notatus</i> (Meigen, 1818)*	3.0	–	–	–	–	ER EF
ChMch.d	<i>Microchironomus deribae</i> (Freeman, 1957)*	25.8	27.9	40.4	–	–	ER
ChPtt.i	<i>Paratanytarsus inopertus</i> (Walker, 1856)*	3.0	4.7	–	–	–	ER
ChPtt.p	<i>Paratanytarsus sp.</i>	–	9.3	–	–	–	ER
ChPas.p	<i>Parasmittia sp.</i>	–	2.3	–	–	–	ER EF
ChPol.n	<i>Polypedilum (P) nubeculosum</i> (Meigen 1804)	–	2.3	–	–	–	ER
ChPrc.p	<i>Procladius sp.</i>	–	4.7	–	–	–	ER
ChPse.p	<i>Psectrocladius sp.</i>	1.5	–	–	–	–	ER
ChTan.p	<i>Tanytus punctipennis</i> Meigen, 1818*	–	4.7	–	–	–	ER
ChTar.k	<i>Tanytarsus kharaensis</i> Zorina et Zinchenko, 2009*	33.3	7.0	46.2	–	–	ER, GL
ChTar.p	<i>Tanytarsus sp.</i>	1.5	4.7	–	–	–	ER
	Stratiomyidae						
StNem.p	<i>Nemotelus sp.</i>	3.0	7.0	1.9	7.5	–	ER GF
StOdn.s	<i>Odontomyia sp.</i>	1.5	11.6	1.9	12.5	15.4	ER GF
StStr.p	<i>Stratiomys sp.</i>	1.5	–	–	2.5	3.8	ER GF
	Tabanidae						
TaTab.p	<i>Tabanus sp.</i>	3.0	–	–	–	–	ER
	Dolichopodidae						
Dl	<i>Dolichopodidae gen. sp.</i>	3.0	–	5.8	–	–	ER
	Ephydriidae						
EbEdr.p	<i>Ephydra sp.</i>	12.1	25.6	23.1	30	50	ER GF
EbPar.p	<i>Parydra sp.</i>	–	2.3	–	–	–	ER EF
	Muscidae						
MuLis.p	<i>Lispe sp.</i>	3.0	–	1.9	2.5	–	ER GF
	Arachnida						
Ar	<i>Aranei gen. sp.</i>	–	–	3.8	–	–	ER
HcHyp.f	<i>Hydryphantes (P.) flexuosus</i> Koenike, 1885	–	–	1.9	–	–	ER
HcHyp.o	<i>Hydryphantes octoporus (P.)</i> Koenike, 1896	–	–	1.9	–	–	ER

Примечание. * впервые зарегистрированы для региона;

** X - Хара, Л - Ланцуг, БС - Большая Саморода, С - Солянка, Ч - Чернавка;

***Szadziewski et al., 2016. [13]

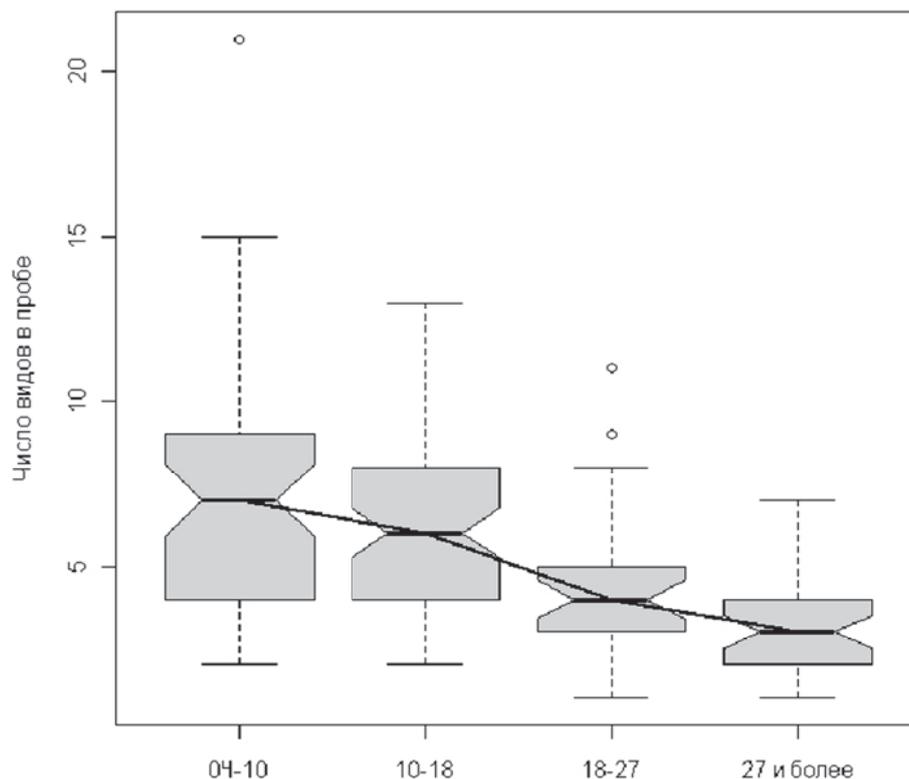


Рис. 2. Изменение числа видов бентоса в реках при градиенте минерализации

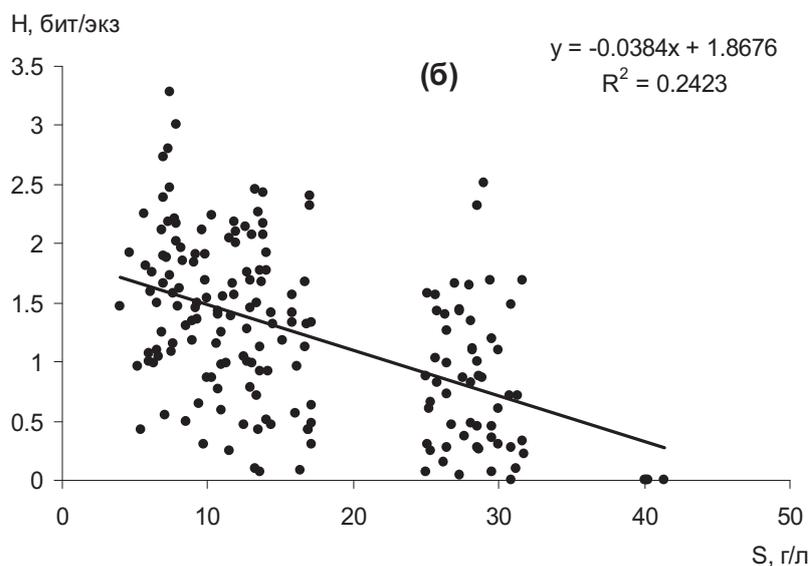


Рис. 3. Взаимосвязь между численностью макрозообентоса ($\ln(N)$) (а) и значениями индекса Шеннона (H) (б) с минерализацией воды (S) в реках

ресурс, но периодичность обитания которых зависит от изменения уровня минерализации. Ранее нами было установлено, что в высокопродуктивных соленых реках преимущественное развитие в бентосе имеют личинки хирономид и цератопогонид, питающиеся селективно диатомовыми водорослями и бактериями [7, 9]. Уместно отметить, что трофическая структура сообществ рек требует глубокого осмысления в связи с тем, что в соленых водоемах нет четкой границы в распределении организмов планкто-

на и бентоса [14], и это позволяет эвригалинным животным иметь значительный диапазон размещения в пространстве абиотических факторов [6, 15].

Обобщенная картина динамики численности макрозообентоса в 2006-2013 гг. показывает, что плотность донного населения в реках с разным уровнем минерализации варьировала в широких пределах без четко выраженной закономерности. Отмечается значительный размах среднегодовых и сезонных колебаний численно-

стидонных организмов в мае и августе (рис. 4), что характерно для бентоса мезогалинных и полигалинных рек. Так, в среднем течении р.Ланцуг (май 2011 г.) при минерализации 7.5 г/л численность бентоса достигала 598 тыс. экз./м² за счет развития эврибионтных хирономид *C. salinophilus*, *Paratanytarsus* sp., *C. gr. sylvestris* (рис. 4). В р.Б. Саморода (август 2010 г.) при солености 10.9 г/л пиковая численность бентоса – 461.2 тыс. экз./м² обусловлена развитием популяции эфемерных олигохет *P. caspicus* и галофильных хирономид *G. salinus*. В устьевых участках высокую плотность бентоса в мае 2011, 2012 гг. в рр. Хара (ст. 7) и Чер-

навка (ст. 19) при солености 14 и 32.7 г/л обеспечивают личинки хирономид *C. salinophilus* (123.6 тыс.экз./м²). Летние подъемы численности в разные годы обусловлены развитием в основном галофильных видов: в 2007 г. в р.Хара массовыми были хирономиды *T. kharaensis* (28.6 тыс. экз/м²); в 2009, 2010 гг. в р. Ланцуг – олигохеты *P. simplex* и хирономиды *C. salinophilus* (26.0 тыс. экз./м²); в 2013 г. численность бентоса в устье р. Чернавка достигла 35 тыс. экз/м² за счет доминирующих галофильных Chironomidae и Ceratipogonidae *C. salinophilus*, *C. aprilinus*, *C. salinarius* и *P. schmidtii*. При увеличении солености до 20 г/л (август 2012

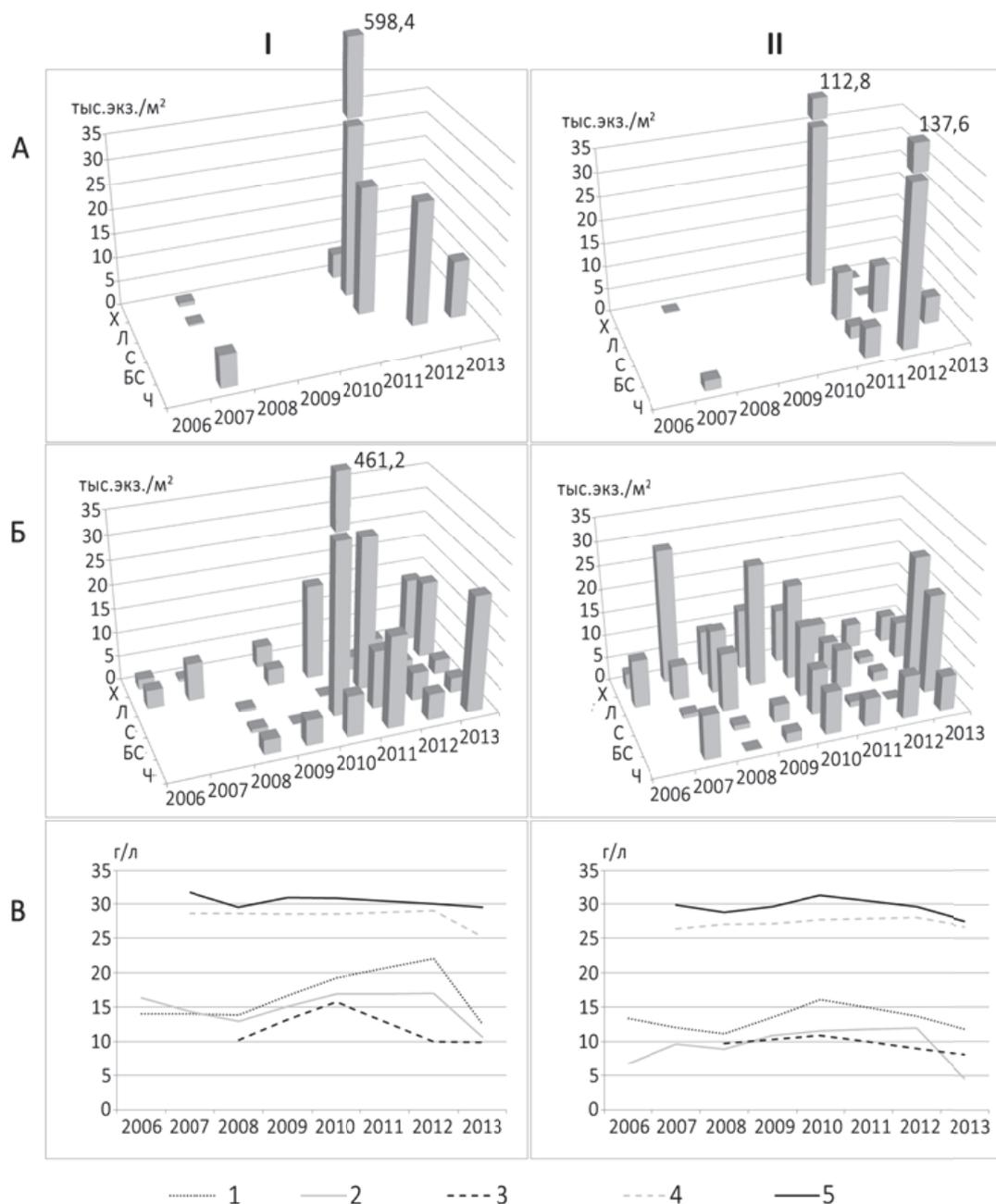


Рис. 4. Многолетняя динамика численности бентоса в реках бассейна оз.Эльтон в мае (А), августе (Б) и значения минерализации (В) в среднем (I) и нижнем (II) течении рек в 2006-2013 гг. По оси ординат А, Б – численность (тыс.экз./м²); В - минерализация (г/л); по оси абсцисс – годы. Станции среднего и нижнего течения рек: Х – Хара (ст. 3, 4, 5, 6, 7), БС - Б.Саморода (ст. 14, 15), Л – Ланцуг (ст. 8, 9), С - Солянка (ст.11, 12), Ч - Чернавка (ст. 16, 17, 18, 19)

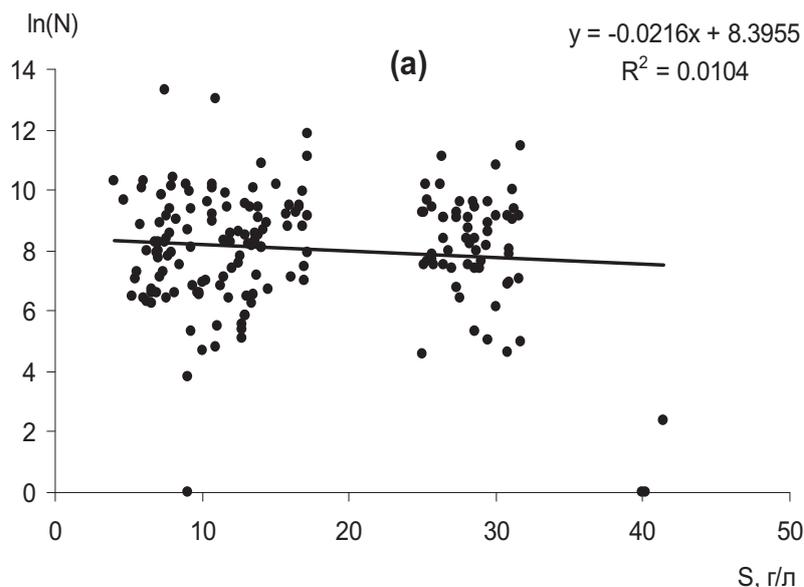


Рис. 5. Взаимосвязь между численностью макрозообентоса ($\ln(N)$) и минерализацией воды (S) в реках

Таблица 4. Средние геометрические значения численности (экз./м²) и биомассы (г/м²) бентоса в соленых реках Приэльтона в 2006-2013 гг.

Примечание. Данные за 2006 г. не приводятся (см. рис. 4); включены величины численности и биомассы бентоса всего массива данных, взятых на 19 станциях; – данные отсутствуют

Река	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Хара	$\frac{689 \pm 1.7}{0.48 \pm 0.5}$	$\frac{2024 \pm 2.}{3}$ 2.82±0.7	$\frac{1972 \pm 1.}{7}$ 2.29±0.5	$\frac{5879 \pm 1.}{9}$ 6.58±0.8	$\frac{3097 \pm 1.}{6}$ 3.04±0.5	$\frac{285 \pm 4.0}{0.67 \pm 0.9}$	$\frac{1962 \pm 1.}{6}$ 2.28±0.4	$\frac{2181 \pm 2.}{1}$ 1.78±0.9
Ланцуг	$\frac{1515 \pm 2.}{4}$ 1.15±0.7	$\frac{2832 \pm 3.}{0}$ 4.71±0.8	$\frac{4430 \pm 2.}{1}$ 15.8±1.2	$\frac{17030 \pm 1}{26.1 \pm 0.6}$	$\frac{8932 \pm 1.}{9}$ 7.76±0.5	$\frac{919 \pm 1.3}{1.41 \pm 0.7}$	$\frac{4827 \pm 1.}{7}$ 6.30±0.6	$\frac{1232 \pm 1.}{8}$ 2.41±0.2
Б. Саморода	–	$\frac{1782 \pm 2.}{2}$ 0.62±0.5	$\frac{1579 \pm 3.}{7}$ 12.7±2.4	$\frac{11802 \pm 8}{16.1 \pm 1.6}$	$\frac{5773 \pm 2.}{1}$ 5.80±0.7	$\frac{2720 \pm 3.}{2}$ 4.91±1.1	$\frac{5118 \pm 1.}{4}$ 10.9±0.2	$\frac{1943 \pm 1.}{4}$ 2.97±0.3
Солянка	$\frac{880}{0.79}$	$\frac{2825 \pm 1.}{9}$ 2.54±0.9	–	$\frac{1744 \pm 8.}{7}$ 2.17±1.3	$\frac{10711 \pm 2}{7.54 \pm 0.3}$	$\frac{4565 \pm 1.}{6}$ 6.71±0.3	$\frac{5866 \pm 2.}{1}$ 6.93±0.8	$\frac{2768 \pm 1.}{6}$ 4.59±0.6
Чернавка	$\frac{3813 \pm 1.}{4}$ 2.88±0.6	$\frac{941 \pm 2.5}{0.73 \pm 0.8}$	$\frac{1333 \pm 1.}{8}$ 2.16±0.4	$\frac{8939 \pm 1.}{1}$ 5.67±0.5	$\frac{6337 \pm 1.}{3}$ 6.04±0.2	$\frac{26174 \pm 2}{21.6 \pm 0.8}$	$\frac{11129 \pm 2}{5.93 \pm 0.6}$	$\frac{3466 \pm 2.}{0}$ 7.43±0.7

Примечание. Данные за 2006 г. не приводятся (см. рис. 4); включены величины численности и биомассы бентоса всего массива данных, взятых на 19 станциях; – данные отсутствуют

г.) в бентосе среднего течения р.Хара преобладают личинки галофильных жуков *B. bispina*, *B. fulvus*, хирономид *C. salinarius* и цератопогонид *P. schmidti*, численность которых не превышает 800 экз./м² (рис. 4). То есть, различные межгодовые состояния экосистем, преимущественно мезогалинных рек, характеризуются своеобразием развития бентоценозов.

Полученные данные многолетних исследований выявили достаточно слабую связь (рис. 5) численности донных организмов (\ln экз./м²) с уровнем минерализации ($r = -0.16$, $F = 4.7$, $p = 0.0315$).

В различные годы величины средней численности и биомассы в мезогалинных реках Хара, Ланцуг и Б.Саморода могут отличаться в 8-21; 14-26 раз, а в полигалинных рр.Чернавка,

Солянка - в 12-28; 10-30 раз соответственно (табл. 4)

Пространственная динамика таксономической структуры донных сообществ характеризуется различным соотношением численности и биомассы таксономических групп на станциях среднего и нижнего течения соленых рек (рис. 6). В среднем течении рек отмечено массовое развитие в отдельные годы цератопогонид, ракообразных, личинок жуков, олигохет, двукрылых и прочих таксонов (рр. Ланцуг, 2007г.; Б. Саморода, 2008, 2012 гг.; Солянка, 2008, 2011, 2013 гг.), которые находят убежища и дополнительный источник питания на разнообразных биотопах среди зарослей макрофитов.

Высокоэвтрофные устьевые зоны мезо- и полигалинных рек характеризуются развитием сообществ с доминированием в разные годы галофильных олигохет, личинок жуков, хирономид или цератопогонид. Их доля в донных сообществах рек составляет от 70 до 100% (рис. 6).

Состав преобладающих видов существенно различается. В частности, в мезогалинных реках в разные годы преобладают по численности представители инфауны: в р.Ланцуг - *N. pseudobtusa* (2009 г.), *U. uncinata*, *H. naidina* (2007, 2009 гг.), *L. grandisetosus* (2009, 2010 гг.), в р.Хара - *E. albidus* (2007 г.), *E. issykkulensis* (2007, 2008 гг.),

N. communis (2006-2009 гг.), в р. Б.Саморода - *N. communis* (2009г.), *N. elinguis* (2011 г.), *L. lineatus* (2012 г.). В 2013 г. на заросших тростником биотопах среднего участка (ст. 14) в р. Б. Саморода регистрируется увеличение численности и биомассы гаммарид *G. lacustris* (рис. 6), а в устьевом участке массовыми являются личинки хирономид: *Microchironomus deribae*, *Tanytarsus kharaensis*, *Glyptotendipes salinus*, *Cricotopus ornatus*, цератопогонид *Culicoides* sp. и олигохеты р. *Paranais*, *Limnodriloides dneprobogensis*. В фауне рек только в отдельные годы встречались представители специализированных видов. Так, в р.Чернавка найдены немногочисленные (175 экз./м²) эфемерные виды олигохет *H. stollii* (2009 г.) и галоксены *E. issykkulensis*, численность которых в 2007 г., была 1760 экз./м². (рис. 6). Отличительной особенностью сообществ бентоса устьевой зоны полигалинных рек является развитие в отдельные годы монодоминантных сообществ с развитием в летний период хирономид *S. salinophilus* или цератопогонид *P. schmidtii*, доля которых в общей численности может достигать 98% (2011 г.).

Не вызывает сомнения, что при изменении гидрологических и гидрохимических характеристик водотоков происходит перестройка всех процессов функционирования лотических

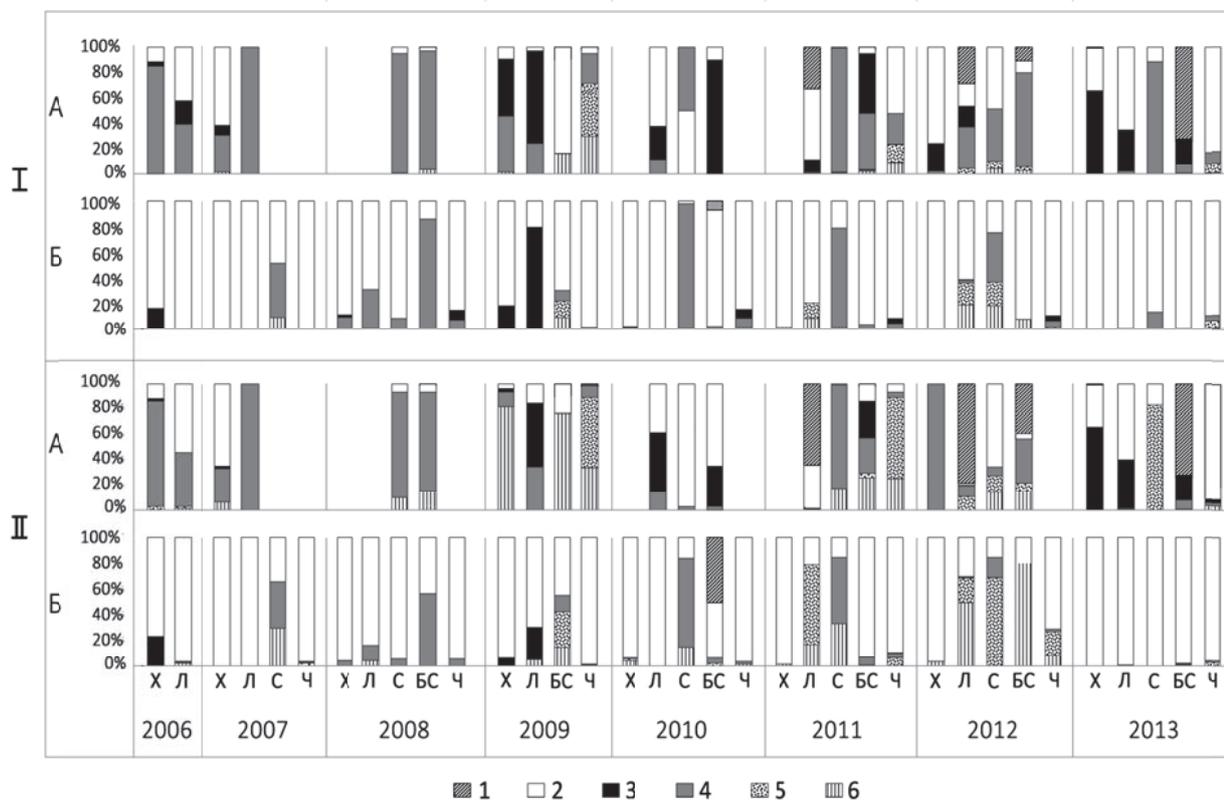


Рис. 6. Многолетние изменения соотношения численности (А) и биомассы (Б) разных таксономических групп на станциях среднего (I) и нижнего (II) течения рек.

Столбики - доля разных таксономических групп численности и биомассы бентоса в %:

- 1 - Amphipoda, 2 - Chironomidae, 3 - Oligochaeta, 4 - Ceratopogonidae, 5 - Coleoptera,
 - 6 - прочие (Odonata, Heteroptera, Psychodidae, Ephydriidae, Stratiomyidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Muscidae, Arachnida).
- Реки: X – Хара, Б - Б.Саморода, Л - Ланцуг, С - Солянка, Ч - Чернавка

экосистем соленых рек, в том числе, структурных изменений донной фауны, что особенно характерно для устьевых участков, где, с одной стороны, определяющую роль играет формирование первичной продукции и влияние на биоту развития цианобактериальных матов и зеленых нитчатых водорослей, площадь покрытия которых в низовьях составляет до 39-70%, а с другой стороны - интенсивность потребления птицами массовых личинок хирономид, эфидрид и других животных [2].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты анализа литературных данных по межгодовой динамике макрозообентоса в соленых реках свидетельствуют о том, что экосистемы высокоминерализованных рек имеют специфические особенности для функционирования биоты, связанные с воздействием различных природных и локальных гидрометеорологических факторов. Гидробионты, их населяющие, адаптировались к гидрологической изменчивости и экстремальным воздействиям высокой минерализации [16, 17, 18, 19, 20, 21]. Известны таксоны, диапазон соленостной устойчивости которых значительно варьирует [7, 22, 23, 24]. Несмотря на то, что виды, обитающие в реках с высоким градиентом минерализации и “быстрым темпом” изменения солености имеют низкую толерантность к отдельным факторам среды [17], однако их эвригалинность обеспечивает достаточно устойчивое разнообразие донных сообществ. Отличительной особенностью сообществ бентоса рек аридных территорий являются пространственно-временные и структурно-функциональные изменения в условиях аномальных ситуаций [25, 26], что приводит к постоянной перестройке гидроэкосистемы при градиенте солености. Интересная черта солоноватоводных животных – повышенная способность адаптироваться к всевозможной солености.

В ходе многолетних исследований выявленное высокое таксономическое богатство и изобилие насекомых, в том числе и новых для науки видов, характерно для соленых рек других аридных регионов мира [13, 27]. Представленный нами список видов и таксонов нельзя считать полным, поскольку продолжается идентификация на всех фазах метаморфоза некоторых видов, например, *P. schmundi*, *C. gr. plumosus*, *D. notatus*, *M. deribae* и др. Следует обратить внимание на то, что в достаточно обширной литературе личинки Diptera в большинстве случаев не определяют до вида, несмотря на то, что распределение многих видов связано с изменением солености [7, 15, 19]. Идентификация массовых видов Chironomidae, Coleoptera и Ceratopogonidae в наших исследованиях в значительной мере позволила избежать ошибок при оценке таксо-

номического богатства и особенностей биологии видов в соленых реках [7, 28]. Кроме того, нуждаются в специальном изучении периферийные биотопы и заливы (после весеннего половодья), действующие, по-видимому, как участки реколонизаторы, населенные специфической флорой и фауной в соответствии с осморегуляторными возможностями составляющих их видов [29]. В период исследований для одной только реки Хара таксономическое богатство увеличилось в 1.6 раз за счет эфемерных видов из локальных биотопов, относящихся к разным экологическим группам.

Результаты анализа свидетельствуют о том, что фаунистическое разнообразие сообществ макрозообентоса обусловлено в основном эвригалинными видами, среди которых можно выделить четыре более или менее отличные экологические группы, с учетом частоты встречаемости видов и их плотности в реках разной солености. *Галоксены* (GL) (Табл. 3) могут отсутствовать в местах обитания в течение нескольких лет, но никогда не исчезают из состава фауны солоноватых рек. Например, ранее массовый в устьевом участке в р.Хара эндемичный вид хирономид *T. kharaensis*, начиная с 2010 г. не зарегистрирован в этой реке, но является характерным для мезогалинных рек Ланцуг и Б.Саморода. Кроме того, в р. Ланцуг и Хара в 2013 г. не выявлены ранее многочисленные олигохеты *L. hoffmeisteri*, тогда как в р.Б.Саморода в 2013 г. их численность в верхнем течении составила 3240 экз./м². Можно предположить, что в условиях “островной” изоляции Приэльтона вполне возможны последующие находки эврибионтных галоксенов (например, хирономид *T. kharaensis*, олигохет *E. issykkulensis* и др.), которые “проигрывают в конкурентной борьбе” с такими галофилами как *C. salinophilus*, *C. salinarius*. Комплекс *галофильных* (GF) видов включает таксоны-резиденты, то есть постоянные виды для региона (10 видов), достигающие массового развития как в мезогалинных (~16 г/л), так и в полигалинных реках (~32 г/л) в течение длительных периодов. Они способны поддерживать самостоятельные популяции, примером чему служат постоянная регистрация молодежи и половозрелых особей. Например, олигохеты *P. simplex*, жуки *B. bispina*, *E. quadripunctatus*, *H. enneagrammus*, хирономиды *C. salinophilus*, *C. salinarius*, встречаясь на разнообразных биотопах, регулярно присутствуют в реках даже во время сгонно-нагонных периодов, приспособившись различными способами (углубление в грунт, короткий жизненный цикл, единовременный вылет, воздушное дыхание) к колебаниям солености. К типичным *галобионтам* (GB) можно отнести рачков *A. salina*, обитающих при солености выше 100‰, клопов *S. nigrolineata* жуков *B. frontifoveatus* и цератопогонид *P. schmidtii*

[13]. Комплекс эфемерных таксонов (единично встречающиеся – EF) представлен видами, выживание которых зависит, по-видимому, от динамичности уровня солености в микробиотопах или невыявленных факторов. Так, зарегистрированные в разные годы олигохеты *E. albidus*, *H. stolli* (2009 г., р.Чернавка), *H. naidina*, *L. grandisetosus* (2009 г., р.Ланцуг), *L. caspicus*, жуки р. *E. fuscipenis*, *H. flaviventris*, *Anacaena* sp. (2011 г., Б. Саморода), хирономиды *C. caducus*, эфидриды р. *Parydra* sp., ассоциированные с минерализацией до 16 г/л, в дальнейших исследованиях не найдены. Их численность, например, *L. caspicus* в зарослях макрофитов могла достигать 412.8 тыс.экз./м². Возможно, что эти виды в соленых водах не могут поддерживать самостоятельные популяции (не найдены половозрелые особи, ювенильные стадии и др.).

Предполагается, что конкурентные взаимодействия также могут быть вовлечены в процесс замены одного вида другим. Отмечается вытеснение пресноводных олигохет *L. hoffmeisteri* в мезогалинных реках более толерантными *L. profundicola*; вид *P. simplex*, обитающий при солености до 41 г/л вытесняет *N. communis* (р. Ланцуг, Хара); на зарастающих биотопах р. Б. Саморода личинок хирономид *G. salinus* вытеснили (заменяли) бокоплав *G. (R.) lacustris*. Кроме того, отмечено сосуществование на сходных биотопах (в р. Б.Саморода) “взаимозаменяемых” видов одного рода или семейства, например *N. elinguis* и *P. simplex*. Вместе с тем выявить конкурентные преимущества тех или иных видов на градиенте солености достаточно трудно. Замена, например, эвригалинных олигохет *U. uncinata* на *P. simplex*, *L. grandisetosus* (2009, 2010, 2013 гг.) в мезогалинной р. Ланцуг объясняется, по-видимому, различной адаптацией видов к изменению солености и температуры, не имея в виду прямую конкуренцию. Дифференциальная плодовитость видов, на примере развития олигохет, может еще больше увеличить различия в популяционной численности в фазы высокой и низкой солености. Это характерно, например, для распределения олигохет *L. profundicola*, *P. simplex* в толще грунтов, связанного также с циклическими сезонными изменениями интерстициального градиента солености. [30].

Характер наблюдаемых многолетних изменений обилия бентоса связан с появлением трудно объяснимых пиков численности отдельных видов животных (рис. 4) при различных сценариях климатических, гидролого-гидрохимических и биотических факторов. Полученные ранее сведения о соленостной толерантности отдельных видов позволяют объяснить динамичность их развития [28]. Колонизация некоторых пионерных видов, сопровождаемая циклическими изменениями численности, что регистрируется для отдельных видов бентоса

(*H. stolli*, *H. naidina*, *L. grandisetosus*), свидетельствует о том, что этот процесс в условиях динамичности функционирования соленых рек, является достаточно случайным событием. Можно согласиться с мнением исследователей, подтверждающих тезис об “активном разнообразии” небольшого числа видов (“реализованное биоразнообразие”) и так называемом “спящем разнообразии” – покоящиеся стадии), что характерно для сообществ в условиях воздействия экстремальных факторов [29, 14]. По-видимому, экокризисные сочетания постоянно изменяющихся климатических, гидролого-гидрохимических и биотических факторов (обусловленных, например, всплесками солнечной активности) могут привести к бифуркационному состоянию системы, резко меняющему соотношение видов в сообществе [9, 11, 16, 31, 32]. Очевидно, что динамика численности бентоса в соленых реках не зависит напрямую от уровня минерализации.

Ординационная оценка влияния абиотических факторов на массовые виды бентоса пяти соленых рек, с синхронным отбором гидробиологических образцов воды и грунта и замером гидрохимических и гидрофизических показателей, показала изменения видового состава донных сообществ вдоль экологических градиентов (рис. 7). Можно констатировать формирование специфического ценоза эвригалинных видов при достаточно низкой минерализации 3–6 г/л (р. Хара, Б. Саморода, Ланцуг) и сопряженностью с гидролого-гидрохимическими факторами (векторы R, P_{общ.}, Ph, SO₄⁻). Виды олигохет *L. profundicola* (OILim.p), хирономид *C. aprilinus* (ChChi.a) и ракообразные *G. lacustris* (AmGam.l), характерны для илистых биотопов с малыми глубинами, высокой зарастаемостью макрофитами и содержанием биогенных веществ. Высокая продуктивность рек обуславливает массовое развитие эвригалинных видов *P. simplex* (OlPar.s), *G. paripes* (ChGly.p), *G. salinus* (ChGly.s), *L. profundicola* (OILim.p). Отдельные виды хирономид и олигохет имеют связь с pH и содержанием в воде сульфат-ионов – *M. deribae* (ChMch.d), *T. khaerensis* (ChTar.k), *N. elinguis* (OINai.e) и др. (рис. 7).

В левой части обособился комплекс галофильных видов, имеющих тесную связь с основными ионами и катионами, из которых преобладают галофильные и галобные виды *B. fulvus* (CoBer.f), *Psychoda* sp. (PsPsy.p), *P. schmidtii* (CePal.p), *C. salinophilus* (ChCri.f). В состав этого ценоза в разные сезоны входят виды, характерные для рек Чернавка и Солянка (табл. 3). В 2006–2007 гг. была отмечена статистическая взаимосвязь эфемерных хирономид *D. notatus* и оксифильных олигохет *E. issykkulensis* (OIEnh.i), *L. profundicola* (OILim.p), *P. bedoti* (OlPot.b) в р.Хара с содержанием кислорода. Для ряда га-

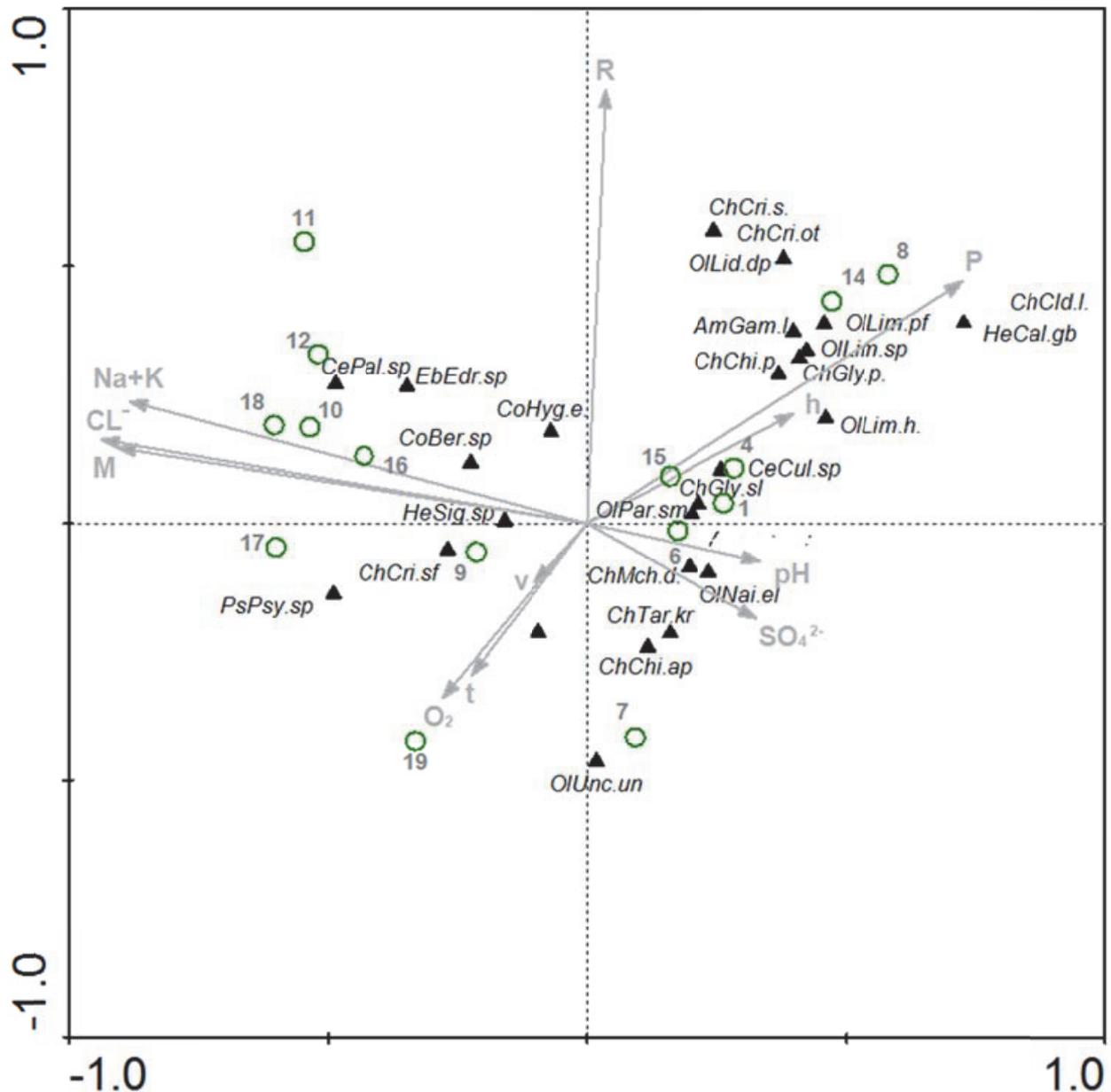


Рис. 7. Ординация (метод канонического анализа соответствий – ССА) взаимосвязи факторов среды и видового состава массовых видов донных сообществ 5 соленых рек (1-19 станции отбора проб, рис. 1). Векторы: T°C – температуры воды в период отбора проб; O₂ – содержания кислорода, pH, M – минерализация воды, Na+K, SO₄, Cl⁻ – ионы и катионы, h – глубина реки в месте отбора проб, R – зарастаемость, V – скорость течения; P – содержание общего фосфора.

Параметры основных таксонов (треугольники) обозначены в табл. 3.

лофильных видов хирономид родов *Chironomus*, *Tanytarsus* и *Cricotopus* изменение концентрации кислорода в придонных горизонтах не являлось средообразующим фактором.

Не выявлена четкая взаимосвязь популяционной плотности с факторами среды для таких эврибионтных таксонов, как *P. inopertus* (ChPtt.i), *Cricotopus* sp. (ChCri.p), *C. gr. lateralis* (ChCld.l), *C. riethi* (CeCul.s) и др. Ординационный анализ показал (рис. 7), что таксономическое богатство соленых рек зависит не только напрямую от уровня минерализации, а также от таких гидрохимических факторов как содержание кислорода и фосфора. Важное влияние

оказывает специфика ионного соотношения хлоридов и сульфатов. Велика роль гидролого-гидрофизических факторов (зарастаемость макрофитами, температура воды, глубина), определяющих ресурсную обеспеченность донных сообществ [27, 31]. Безусловно, знания жизненных стратегий видов и общеэкологических характеристик в природных условиях позволяют исключить целый ряд неопределенностей и ошибочную трактовку результатов, проявляющихся, например, при анализе взаимодействий донных и планктонных сообществ, учитывая тот факт, что в высокоминерализованных реках, как и в других соленых водоемах нет четкого раз-

деления на планктон и бентос [14, 29]. При воздействии таких экстремальных факторов, как высокая соленость и температура в сочетании с значительным уровнем биогенных веществ, высокой первичной продукцией, вызванной, в том числе и разложением макрофитов, функционированием цианобактериальных матов, исследования должны сопровождаться определением роли каждого из компонентов в оценке их продуцирования, что имеет важное значение для выявления особенностей развития популяций планктонных и донных сообществ. Не вызывает сомнения, что и разнообразие морфофункциональных адаптаций обеспечивает гидробионтам освоение природных поверхностных вод [7].

В условиях временных колебаний климата и увеличивающейся антропогенной нагрузки можно ожидать разные структурные ассоциации экосистемы Приэльтона, предсказание которых возможно только на основе многолетних мониторинговых исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Соленые реки с высоким градиентом минерализации следует рассматривать как специфическую адаптивную зону, которую населяют виды планктонных и донных сообществ с высокой способностью к осморегуляции. Установлен 91 вид и таксоны рангом выше вида, большинство из которых - новые или редкие для региона виды. Плотность сообществ бентоса в мезо- и полигалинных реках (2006-2013 гг.) варьировала в широких пределах без четко выраженной закономерности от минерализации (при градиенте от 4 до 41 г/л). Неустойчивая динамика численности обусловлена развитием эвригалинных видов разных экологических комплексов, в зависимости от их адаптации к экстремальным условиям обитания и ресурсной обеспеченности.

Исследования мезо- и полигалинных рек позволили выявить особенности формирования донных сообществ, обитающих в условиях сложно организованной системы с дисконтинуальным распределением эвригалинных видов бентоса. Важную роль в их распределении играют межгодовые, пространственные и сезонные изменения комплекса гидролого-гидрохимических, гидрофизических и биотических факторов.

Донные сообщества структурируются в зависимости от уровня минерализации и других показателей, связанных с их специфической биотической структурой, но различия между ценозами обусловлены также уникальными экологическими особенностями речной системы.

Под влиянием глобальных и региональных природно-климатических колебаний гидрэкосистема гипергалинного оз. Эльтон функционирует в нестационарном режиме с наличием периодических бифуркаций, следствием которых является постоянная перестройка всех ее структурно-функциональных компонент. В том числе, это является основной причиной флуктуаций общего разнообразия и состава донных сообществ.

Можно констатировать, что гидрэкосистема Приэльтона характеризуется динамичностью процессов: происходят быстрые и обширные изменения, вызванные климатическим фактором и антропогенным воздействием (незаконченное строительство плотины на западном берегу оз. Эльтон, выпас скота, неконтролируемое использование рек для бальнеологической деятельности), что усиливает процесс опустынивания территорий. Некоторые события происходят из-за управленческих инициатив или неудач, в то время как другие вызваны климатическими изменениями. Несомненно, что регион в своей истории неоднократно испытывал периоды осолонения и опреснения с переходом через соленостные барьеры и периоды превращения в гипергалинные водоемы или периоды полного осушения. Тем не менее, именно во внутренних водоемах, лишенных связи с океаном, возможно существование олигалинных и мезогалинных водных масс длительного времени, достаточных для формирования специфической эвригалинной фауны.

Авторы благодарят за помощь в определении отдельных представителей насекомых Макараченко Е.В., Зорину (Орел) О.В (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) (сем. Chironomidae), Прокина А. А. (ИБВВ РАН) (отр. Coleoptera).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Водно-болотные угодья Приэльтона. Волгоград. 2005. 28 с.
2. Сухарев Е.А. Влияние пищевых ресурсов на распределение и экологическое разобщение пролётных куликов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2015. 21 с.
3. Андреева С.И., Андреев Н.И. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: изд-во Омского государственного педагогического университета, 2003. 382 с.
4. Бенинг А.Л., Медведева Н.Б. О микрофауне водоемов окрестностей Эльтона и Баскунчака // Изв.

- Краевед. Ин-та изучения Юж.-Волж. Обл. Саратов: Сарполиграфпром, 1926. Т. 1. 39 с.
5. Горелов В.П. Систематический список свободных видов водных беспозвоночных, встречающихся в водоёмах различного типа на территории Волгоградской области // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб.: ООО «Квинта Северо-Запад», 2002. С. 197–238.
 6. Гусаков В.А., Гагарин В.Г. Состав и структура мейобентоса высокоминерализованных притоков озера Эльтон // Аридные экосистемы. 2012. Т. 18 № 4(53). С. 45–54.
 7. Redescription of larva, pupa and imago male of *Chironomus (Chironomus) salinarius* Kieffer from the saline rivers of the Lake Elton basin (Russia), its karyotype and ecology / Orel (Zorina) O.V., Istomina A.G., Kiknadze I.I., Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V. // *Zootaxa*. 2014. 3841 (4). P. 528–550.
 8. Diversity and Structure of Macrozoobenthic Communities in the Highly Mineralized Khara River (Territory adjacent to Lake Elton) / T.D. Zinchenko, L.V. Golovatyuk, L.A. Vykhristjuk, V.K. Shitikov // *Biology Bulletin*. 2011. V. 38, N. 10. P. 1056–1066.
 9. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae / T.D. Zinchenko, M.I. Gladyshev, O.N. Makhutova, N.N. Sushchik, G.S. Kalachova, L.V. Golovatyuk // *Hydrobiologia*. 2014. N. 722. P. 115–128.
 10. Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометиздат, 1970. 413 с.
 11. Номоконова В.И., Зинченко Т.Д., Попченко Т.В. Трофическое состояние соленых рек бассейна озера Эльтон // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2013. Т. 3. № 1. С. 476–483.
 12. Ter Braak C.J.F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // *Ecology*, 1986. V. 76. P. 1167–1179.
 13. All stages of the Palaearctic predaceous midge *Palpomyia schmidti* Goetghebuer, 1934 (Diptera: Ceratopogonidae) / R. Szadziewski, L. Golovatyuk, E. Sontag, A. Urbanek, T. Zinchenko // *Zootaxa*. 2016. 4137 (1): 085–094.
 14. Шадрин Н.В. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солености: есть ли жесткая связь? // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3. 2013. С. 214–221.
 15. Кривошеина М.Г. Роль водной среды в становлении отряда двукрылых (Insecta: Diptera) // Русский энтомологический журнал. 2005. Т. 14, № 1. С. 29–40.
 16. Boyle T.P.; Fraleigh H.D. Jr. Natural and anthropogenic factors affecting the structure of the benthic macroinvertebrate community in an effluent-dominated reach of the Santa Cruz River, AZ // *Ecological Indicators*. 2003. V. 3. P. 93–117.
 17. Salinisation of rivers: An urgent ecological issue / M. Cañedo-Argüelles, B.J. Kefford, C. Piscart, N. Prat, R.B. Schäfer, C.-J. Schulz // *Environmental Pollution* 173. 2013. P. 157–167.
 18. Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia / D.L. Nielsen, M.A. Brock, G.N. Rees, D.S. Baldwin // *Australian Journal of Botany*. 2003, V. 51 P. 655–665.
 19. The role of salinity in the selection of biological traits of freshwater invertebrates / C. Piscart, P. Usseglio-Polatera, J.-C. Moreteau, J.-N. Beisel // *Archiv für hydrobiologie*. 2005. V. 166, P. 185–198.
 20. Spaccesi F., Capitulo A.R. Benthic invertebrate assemblage in Samborombon River (Argentina, S. America), a brackish plain river // *Aquat. Ecol.* 2009. V. 43. P. 1011–1022.
 21. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Соленостная толерантность донных организмов речных вод (обзор) // Аридные экосистемы. Т. 19, № 3(56). 2013. С. 5–11.
 22. Healy B. Long-term changes in a brackish lagoon, Lady's Island Lake, south-east Ireland // *Biology and environment: proceedings of the Royal Irish Academy*. 1997. V. 97b N. 1, P. 33–51.
 23. Parma S., Krebs B.P.M. The distribution of chironomid larvae in relation to chloride concentration in a brackish water region of the Netherlands. // *Hydrobiologia*. 1977. V. 52. P. 117–126.
 24. Williams D.D., Williams N.E. Aquatic insects in an estuarine environment: densities, distribution and salinity tolerance // *Freshw. Biol.* 1998. V. 39. P. 411–421.
 25. Bunny S.E., Douces P.M. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in South-Western Australia // *Hydrobiologia* 1992. V. 248. P. 143–160.
 26. Williams W.D. Salinization of Rivers and streams: an important environmental hazard. *Ambio*. 1987. V. 16, N. 4. P. 180–185
 27. Response of benthic macroinvertebrates to gradients in hydrological connectivity: a comparison of temperate, subtropical, Mediterranean and semiarid river floodplains / B. Gallardo, S. Dolédec, A. Paillex, D.B. Arscott, F. Sheldon, F. Zilli, S. Mériçoux, E. Castella, F.A. Comín // *Freshwater Biology*. 2014. Vol.59, Issue 3. P. 630–648.
 28. Истомина А.Г., Зинченко Т.Д., Кикнадзе И.И. Каротипическая характеристика *Chironomus salinarius* Kieffer (Diptera, Chironomidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2012. Т. 11. Прил. 2. С. 55–66.
 29. Ануфриева Е. В., Шадрин Н.В. Разнообразие ракообразных в гиперсоленом озере Херсонское

- (Крым) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012. Вып. 7. С. 55–61.
30. Chapman P.M., Brinkhurst R.O. Salinity tolerance in some selected aquatic oligochaetes // Int. Revue ges. Hydrobiologia. 1980. V.65 (4). P. 499–505.
31. Raposeiro P.M., Costa Samantha A.C., Hughes J. Environmental factors – spatial and temporal variation of chironomid communities in oceanic island streams (Azores archipelago) // Ann. Limnol. Int. J. Lim. V. 47. 2011. P. 325
32. Variability of Benthic-Pelagic Coupling in an Estuary Ecosystem: Consequences for Microphytobenthos Resuspension Phenomenon / M. Ubertini, S. Lefebvre, A. Gangnery, K. Grangere', R. Le Gendre, F. Orvain // PLoS ONE. 2012. V. 7(8): e44155. doi:10.1371/journal.pone.0044155Spatial

CHANGES OF MACROZOOBENTHOS COMMUNITIES IN THE GRADIENT OF SALINITY IN THE RIVERS OF THE BASIN HYPERSALINE LAKE ELTON (2006-2013)

© 2017 T.D. Zinchenko, L.V. Golovatyuk, E.V. Abrosimova, T.V. Popchenko, T.D. Niculina

Institute of Ecology of the Volga River Basin, of Russian Academy of Sciences, Togliatti

The highly mineralized rivers that flow into the hypergaline Lake El'ton represent a hydroecosystem of the unique natural and territorial complex of Priel'ton, which belongs to the inland reservoir of the Caspian Basin. At the salinity gradient of 4 to 41 g/l. bottom communities of mesohaline and polygaline rivers are characterized by interannual, spatial and seasonal dynamics of taxonomic, structural and quantitative indicators. There were identified 91 species and a macrozoobenthos taxon, which belong to 5 large systematic groups (Oligochaeta, Malacostraca, Branchiopoda, Insecta, Arachnida). According to the species richness, insects predominate - 68 species and taxa. Larvae of Diptera are represented by 41 taxa, 25 of which are species of the Chironomidae family. The formation of fauna of bottom communities is carried out by eurybiont halotolerant species having a different range of salinity resistance. In the 5 studied eutrophic, highly mineralized saline rivers, the following chironomidae predominate in different years: *Cricotopus salinophilus*, *Chironomus salinarius*, *Chironomus aprilius*, *Tanytarsus kharaensis*, *Microchironomus deribae*, *Glyptotendipes salinus* (Diptera: Chironomidae), *Culicoides (M.) riethi*, *Palpomyia schmidtii* (Diptera: Ceratopogonidae), *Paranais simplex* (Oligochaeta) and *Ephydra* sp. (Ephydriidae). Saline rivers represent a complexly organized system in which the variability of macrozoobenthos communities is associated with habitat factors. The taxonomic composition and biodiversity of the macrozoobenthos closely correlate with water mineralization and other hydrochemical characteristic; the number and distribution of species in different years depend on a complex of hydrological and hydrophysical factors (depth, overgrowth, water temperature, pH, etc.).

Keywords: saline rivers, Lake Elton, macrozoobenthos, species diversity, space-time dynamics, abundance, biomass, abiotic factors.

Tatyana Zinchenko, Doctor of Biology, Head at the Ecology of Small Rivers Laboratory. E-mail: tdz@mail333.com

Larisa Golovatyuk, Candidate of Biology, Senior Research Fellow at the Ecology of Small Rivers Laboratory.

E-mail: gollarisa@mail.ru

Elina Abrosimova, Associate Research Fellow at the Ecology of Small Rivers Laboratory. E-mail: a-elina-v@yandex.ru

Timur Popchenko, Associate Research Fellow at the Ecology of Small Rivers Laboratory.

Tatyana Niculina, Laboratory Assistant at the Ecology of Small Rivers Laboratory.