

УДК 574.587.(282.471.45)

РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННОЙ р. ХАРА (ПРИЭЛЬТОНЬЕ)

Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, Л.А. Выхристюк, В.К. Шитиков

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: tdz@mail333.com

Поступила в редакцию 19.02.09 г.

Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной р. Хара (Приэльтоне). – Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. – Впервые проведенные исследования высокоминерализованной р. Хара (апрель, август 2006, 2007 гг.) позволили изучить таксономический состав макрозообентоса, включающий 35 видов и таксонов рангом выше вида. Получены данные пространственной динамики видового состава и количественного развития сообществ макрозообентоса. Определена зависимость структуры донных сообществ от показателей трофического статуса реки, биотопического разнообразия, изменения гидрохимических характеристик. Выделены факторы среды (общая минерализация, ионный состав, pH, концентрация кислорода, температура воды, зарастаемость), влияющие на структурные изменения макрозообентоценозов. Показано, что разнообразие, численность и биомасса галотолерантных сообществ макрозообентоса возрастают при увеличении минерализации от 6.9 до 14 мг/л. Зарегистрирован новый для науки галофильный вид хирономид подсемейства Chironominae – *Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko.

Ключевые слова: соленые реки, минерализация, биоразнообразие, макрозообентос, структура донных сообществ.

Diversity and structure of macrozoobenthos communities in the highly mineralized Hara river (near Elton Lake). – Zinchenko T.D., Golovatjuk L.V., Vykhristjuk L.A., and Shitikov V.K. – Our pioneer survey of the highly mineralized Hara river (April and August of 2006 and 2007) has allowed studying the taxonomic structure of its macrozoobenthos, including 35 species and taxa. Data on the spatial dynamics of the specific structure and quantitative development of macroinvertebrate communities were obtained. The benthos community structure is determined by indicators of the river trophic status, biotope diversity, changes in hydrochemical characteristics. Environmental factors (water mineralization, ionic structure, pH, oxygen concentration, water temperature, overgrowth of macrophytes) influencing the structural changes in macrozoobenthos were revealed. It is shown that the diversity, number, and biomass of halotolerant macrozoobenthos increase with salinity from 6.9 to 14 mg/L. A new halophilic chironomid species of the subfamily Chironominae (*Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko) was revealed.

Key words: saline river, water mineralization, biodiversity, macrozoobenthos, macroinvertebrate community structure.

ВВЕДЕНИЕ

Водоемы с естественным высоким уровнем минерализации географически широко распространены, особенно в аридных зонах мира, и являются объектом многочисленных исследований, связанных с различными аспектами экологических изменений под влиянием внешних воздействий (Перволюф, 1953; Балушкина, Пет-

рова, 1989; Балушкина и др., 2007; Laprise, Dodson, 1993; Williams D., Williams N., 1998; Williams, 2002). Вместе с тем практически не изученными остаются соленые реки, несмотря на то, что мезо- и гипергалинные речные системы представляют значительный интерес в плане развития в них галотолерантных и галофильных видов, обычно редких, имеющих ограниченное распространение или относящихся к эндемичным формам (Williams, 1987; Moreno et al., 1997).

Одним из наиболее уникальных и ценных природно-территориальных комплексов региона бассейна Нижней Волги является Приэльтонье. Интерес к изучению экологии планктонных и донных сообществ водоемов этого региона возник в начале XX в., когда в 1914 – 1925 гг. были проведены исследования рек в окрестностях оз. Эльтон, включая устье р. Хара, в которых принимали участие А.Л. Бенинг и Н.Б. Медведева (1926), а также А.Н. Крашенинников, В.В. Фофонов и д-р Ф. Ленц (Германия), собиравший хирономид. О реке Хара (Заха), которая считалась главным поставщиком соли в оз. Эльтон, авторы приводят краткие сведения, почерпнутые у П. Палласа (Pallas), и несколько более подробные – у Е. Гобеля (Goebel). Фаунистические находки включали 86 видов, в основном представителей фито- и зоопланктона с единичными находками донных организмов (Бенинг, Медведева, 1926). Авторы выделили виды, относящиеся к галоксенам, галофилам и галобиям. Были найдены (июнь, сентябрь 1925 г.) из бокоплавов *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) в прибрежных зарослях Enteromorpha, личинки *Corixa* sp., представители семейства Stratiomyidae. Ракообразные *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) как представитель «галобиев», были отмечены в устье р. Хара. Личинок хирономид ранее до вида не определяли. Указывается на наличие представителей родов *Orthocladius* и *Tendipes*, определенных профессором А. Тинеманном в 1912 г. и «недостаточно подробное определение этих в общем крайне интересных в жизни соленых водоемов форм» (Бенинг, Медведева, 1926; с. 34).

Особую важность приобретают фаунистические и биоценотические исследования водотоков аридной зоны Приэльтонья, объединенных в широкий спектр экосистем – водно-болотные угодья (ВБУ), «в которых вода является основным фактором, определяющим экологические характеристики территории, и, в первую очередь, условия жизни растений и животных» (Водно-болотные..., 2005, с. 3). Актуальность исследований ВБУ связана с проведением экологически неадаптивной хозяйственной деятельности в регионе, связанной с нерациональным природопользованием, что привело к ухудшению состояния рек и самого озера Эльтон, изменению биотических комплексов, снижению видового разнообразия и численности наиболее уязвимых видов растений и животных.

При исследовании рек, впадающих в гипергалинные озера, особое внимание уделяется структурирующему влиянию абиотических факторов, действующих дискретно и создающих определенный временной, пространственный и сезонный градиент воздействия. Величина этого градиента определяет характер функционального отклика экосистемы и скорость изменения ее биологического разнообразия (Wetzel, 2001). Считается, что в небольшом диапазоне изменений уровня минерализации рек более существенное влияние на макробеспозвоночных оказывают скорость потока, содержание биогенных веществ, степень зарастаемости участков

макрофитами и другие биотопические различия (Williams, 1998, 2001). Анализ литературных данных свидетельствует о том, что долгосрочное антропогенное воздействие, связанное с возрастанием солености (или ее уменьшением) в реках может привести к существенным биологическим изменениям, связанным с выпадением галофильных видов и снижением биоразнообразия на региональных и глобальных уровнях. Это наблюдалось при исследовании соленых рек США, Канады, Испании, Австралии и других регионов (Short et al., 1991; Boulton et al., 1999; Abellán et al., 2005; Sánchez-Fernández et al., 2005).

Цель работы – изучение таксономического состава, структуры и распределения сообществ макрозообентоса солоноватой р. Хара в природных условиях воздействия градиента внешних факторов. В качестве основной гипотезы проверяется решающая роль минерализации в изменении биоразнообразия и структуры донных сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Физико-географическая характеристика. Гидрографическая сеть территории Приэльтонья слабо развита и представлена малыми реками, относящимися к водосборному бассейну оз. Эльтон, солеными озерами, лиманами, временными водотоками и родниками. Расположена на юго-востоке Европейской территории России, в пределах северной части Прикаспийской низменности (Водно-болотные..., 2005). Наиболее крупным водотоком является р. Хара. Протяженность реки вместе с притоками 59.5 км, площадь долины 18.3 км², площадь водосбора 177.0 км². Морфометрические и гидролого-географические показатели реки представлены в табл. 1.

Таблица 1

Некоторые гидролого-географические характеристики р. Хара в местах отбора проб

Показатели	Станции наблюдений						
	1	2	3	4	5	6	7
Координаты	49°20' N 46°29' E	49°20' N 46°30' E	49°20' N 46°31' E	49°18' N 46°34' E	49°17' N 46°35' E	49°14' N 46°39' E	49°12' N 46°40' E
Ширина, м	1.5–2.0	15	70	50	80	20	50
Глубина, см	10	80	50	10	30	25	20
Прозрачность, см	10	80	50	10	10	25	20
Т°С (август)	22.0	21.9	24.0	26.0	22.5	21.5	22.8
Тип грунта	П, ЧИ, РО	П, Г, РО	СИ, Г, П, РО	ЧИ	Г, РО	П, Г	ЧИ
Зарастаемость, %	80	50–70	50	40	20–30	50–80	0

Примечание. П – почва, ЧИ – черный ил, СИ – серый ил, Г – глина, П – песок, РО – растительные остатки.

Река Хара – равнинный водоток с медленным течением, согласно Венецианской системы (Романенко, 2004) относится к солоноватым (минерализация < 30‰), мезо-галинным (< 18‰) водотокам аридной зоны. Ее гидрология, наряду с другими факторами (климат, рельеф и др.), в значительной мере определяется геологическим строением водосборного бассейна с преобладанием соленосных и карбонат-

ных отложений. В нижнем течении реки бьют родники с железистыми горько-солеными водами (минерализация до 14 г/л).

Основное питание реки происходит за счет поступления химических веществ с подземными водами и атмосферными осадками. На естественный гидрохимический фон водотока накладывается антропогенное воздействие (загрязнение отходами, зарегулирование стока, рекреационная деятельность). Приустьевая часть является местом концентрации гнездящихся, пролетных водоплавающих и околоводных птиц. Эта зона испытывает сезонные и кратковременные изменения, обусловленные в значительной степени стогно-нагонными явлениями. Соленость воды в пределах зоны смещения «река – озеро» возрастает. Кроме того, в низовьях реки под слоем соли залегает черная органо-минеральная грязь с характерным запахом сероводорода, обладающая уникальными бальнеологическими свойствами (Водно-болотные..., 2005).

Исследование р. Хара от истока до устья проводилось в августе 2006, 2007 гг. и в апреле 2007 г. Образцы макрозообентоса собирали на семи станциях (рис. 1, табл. 1), расположенных в рипали и медиали реки. Всего отобрано 17 качественных и количественных образцов

образов грунта. Количественные сборы бентоса осуществляли штанговым дночерпателем $1/400 \text{ м}^2$ (0.0025 м^2), по 8 повторностей проб на каждой станции в медиали реки и гидробиологическим скребком (длина ножа 20 см, протягивание скребка 1 м) на прибрежных заросших мелководьях и вдоль уреза воды. Грунт промывали через сито (капроновый газ № 21) с размером ячеек 300 – 310 мкм. Образцы бентоса фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку собранного материала проводили по общепринятым методикам (Методика..., 1975). Для анализа полученных данных и характеристики сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (экз. / м^2), биомасса (г / м^2) гидробионтов, относительные величины численности и биомассы, встречаемость видов и групп (%), число видов, индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1949), индекс доминирования (Палий, 1961; Kownacki, 1971), рассчитанный по численности и биомассе видов в сообществе, индекс выровненности Пиелу, показатель разнообразия сообществ Симпсона (Одум, 1986;

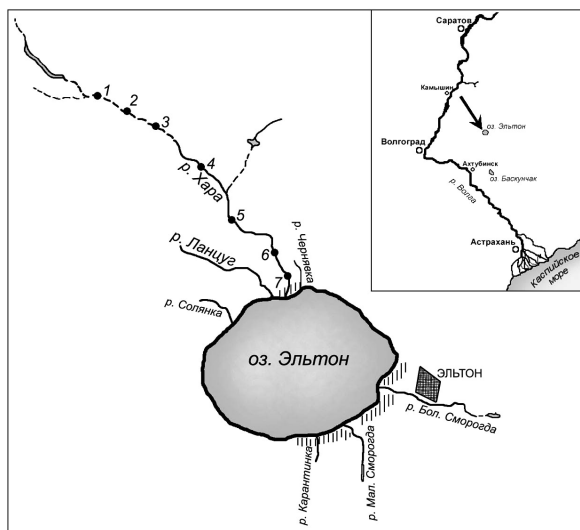


Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием станций отбора проб на р. Хара

Шитиков и др., 2005). Пространственная гетерогенность донных сообществ оценивалась с учетом распределения организмов на различных биотопах участков реки.

Для определения видовой принадлежности массовых видов хирономид производили фиксацию имаго хирономид жидкостью Удеманса; для проведения кариологического анализа личинок IV возраста фиксировали в жидкости Карнуа (Шилова, 1976; Определитель..., 2006). Идентификацию хирономид в лабораторных условиях проводили путем выведения имаго из личинок IV возраста при их содержании в воде естественного обитания (минерализация до 14 г/л).

Гидрохимические показатели (солевой состав, биогенные и органические вещества) и физико-химические параметры измерялись в августе в соответствии с общепринятыми методическими указаниями (Алекин и др., 1973). Аналитическая обработка образцов произведена аккредитованной гидрохимической лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» г. Самара.

Для статистического анализа были использованы результаты обработки образцов бентоса в августе 2006, 2007 гг., включающие данные обилия 27-ми таксонов макрозообентоса из характерных биотопов: истока (ст. 1), среднего течения (ст. 5) и устьевого участков реки (ст. 6, 7). Все найденные виды были предварительно ранжированы на 4 класса в соответствии с ранее предложенной классификацией (Зинченко, 2002): 0 – отсутствие вида, 1 – низкая численность, 2 – средняя, 4 – высокое обилие. Абиотические факторы включали минерализацию воды (с учетом ионного состава), содержание O_2 , температуру воды, pH, зарастаемость участков макрофитами. Оценка взаимосвязи между популяционной плотностью видов макрозообентоса и множеством гидрохимических факторов, а также других абиотических показателей проводилась на основе канонического корреспондентного анализа (Canonical Correspondence Analysis – CCA), предложенного С. Тер-Брааком (Ter Braak, 1986). Метод прямой ординации CCA позволяет одновременно расположить в многомерном пространстве станции наблюдения, векторы гидрохимических параметров и показатели обилия видов. С использованием регрессионного анализа проведена оценка связи структурных характеристик сообществ бентоса (число видов, численность) и степени минерализации воды. Расчеты выполняли по программам Canono 4.5 и Statistica 6.0 for Windows, а также с применением электронных таблиц Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По соотношению главных ионов вода р. Хара по данным за август в верхнем и среднем течении относится к сульфатному классу натриево-калиевой группы, в приустьевой части меняется на хлоридный класс натриево-калиевой группы (табл. 2). От истока к устью минерализация воды возрастает до 14.02 г/л.

Газовый режим р. Хара благоприятен для гидробионтов. Насыщение воды кислородом составило 59 – 192% (табл. 3). Водородный показатель изменяется в диапазоне 6.99 – 9.24; преобладают значения pH, лежащие в области слабощелочных вод.

Таблица 2

Минерализация воды на разных участках р. Хара

Участок реки	Сумма ионов, г/дм ³	Солевой состав воды, г/дм ³						Класс воды
		Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na+K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻	
Верхнее течение	6.99	0.16	0.18	1.95	1.78	2.32	0.3	S _{Na+K}
	11.46	0.30	0.37	3.20	3.91	3.22	0.60	
Среднее течение	13.10	0.48	0.15	3.28	2.49	2.94	0.32	S _{Na+K}
Нижнее течение	12.73	0.52	0.54	3.33	5.95	2.03	0.24	Cl _{Na+K}
	14.02	0.75	0.60	3.48	6.21	2.84	0.42	

Примечание. В числителе – минимальные показатели, в знаменателе – максимальные показатели.

Из биогенных элементов наиболее высокими концентрациями характеризуется аммонийный азот и фосфатный фосфор, величины которого достигают значений, характерных для вод эвтрофного типа (более 0.200 мг/л). Возрастание нитритной (от 0.010 до 0.910 мг/л) и аммонийной форм азота (от 2.35 до 13.3 мг/л) в нижнем течении (ст. 7) обусловлено внутриводоемными процессами (фотосинтез, поступление из донных отложений в виде продуктов жизнедеятельности и распада отмерших организмов), привносом биогенов поверхностным стоком с водосборной площади реки, течением и нагонными водными массами из оз. Эльтон. Содержание органического вещества (ХПК) составляет 15.0 – 18.0 мг/Ол.

Таблица 3

Физико-химические характеристики воды р. Хара (август 2006 – 2007 гг.)

Характеристика	Станции отбора проб						
	1	2	3	4	5	6	7
	Верхнее течение		Среднее течение			Нижнее течение	
pH	6.99	7.87	8.66	9.24	8.76	7.53	8.35
O ₂ , мг/дм ³	8.80	10.56	9.98	10.2	5.32	10.70	17.15
O ₂ %	97	115	115	121	59	117	192
Электропроводность, мС/см	10.21	18.30	11.56	12.35	12.94	18.62	19.40

Концентрации загрязняющих веществ в воде находятся в пределах нормативных показателей, за исключением локальных превышений марганца и нефтепродуктов в устьевом участке.

Таксономический состав макрозообентоса. В составе макрозообентоса реки нами впервые зарегистрировано 36 видов и таксонов рангом выше вида. Наибольшим таксономическим богатством представлены личинки двукрылых – 22 таксона, среди которых хируномиды составляют 13 видов и форм (табл. 4). Из других групп отмечено 7 видов олигохет, по 3 таксона личинок жуков и клопов. Богатым фауны выделяется устьевой участок – 27 видов; в верхнем течении реки (включая исток) зарегистрировано 16 таксонов, в среднем течении (зарегулированный земляной плотинной слабо проточный участок реки) число видов не превышало 14. На отдельных станциях, в зависимости от биотопического разнообразия, зарегистрировано от одного до 22-х видов и таксонов рангом выше вида.

Таблица 4

Таксономический состав и распределение макрозообентоса
на различных участках р. Хара (апрель, август 2006, 2007 гг.)

Код	Таксон	Участок реки						
		Верхнее течение (ст. 1 – 2)		Среднее течение (ст. 3 – 5)			Нижнее течение (ст. 6 – 7)	
		1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Oligochaeta							
OEnh.a	<i>Enchytraeus albidus</i> Henle, 1837	–	–	+	–	–	–	–
OILim.h	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	–	–	+	–	+	+	–
OILim.p	<i>L. profundicola</i> (Verril, 1871)	–	–	–	–	–	–	+
OILim.s	<i>L. sp.</i>	–	–	–	–	–	–	+
OINai.c	<i>Nais communis</i> Piguët, 1906	–	–	+	–	+	+	+
OI	<i>Oligochaeta</i> gen. sp.	–	+	–	–	–	+	+
OIPot.b	<i>Potamothrix bedoti</i> (Piguët, 1913)	–	–	–	–	–	–	+
	Insecta							
	Heteroptera							
He	<i>Heteroptera</i> gen. sp.	–	–	–	–	–	–	+
HeMic.s	<i>Micronecta</i> sp.	–	–	–	–	–	+	+
HeCal.g	<i>Callicorixa gebleri</i> (Fieber, 1848)	–	+	–	–	–	–	–
	Coleoptera							
CoBer.s	<i>Berosus (Enoplurus) spinosus</i> (Steven, 1878)	–	–	+	–	–	+	+
CoBer.p	<i>Berosus</i> sp.			+			+	+
Co	<i>Coleoptera</i> gen. sp.	+	+	–	–	–	–	–
CoHel.s	<i>Helochares</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–
	Diptera							
Di	<i>Diptera</i> gen. sp.	–	–	–	–	–	–	+
	Ceratopogonidae							
CeCul.s	<i>Culicoides (Monoculicoides)</i> sp.	+	+	+	+	–	+	+
DI	Dolichopodidae	–	+	–	–	–	+	–
Eb	Ephydriidae							
EbSet.s	<i>Setacera</i> sp.	+	–	–	–	–	+	–
	Psychodidae							
PsUlm.s	<i>Ulomyia</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–
	Sphaeroceridae							
SpThr.z	<i>Thoracochaeta zosteræ</i> (Haliday, 1833)	–	–	–	–	–	–	+
	Stratiomyidae							
StNem.p	<i>Nemotelus pantherinus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	+	–
StOdn.s	<i>Odontomyia</i> sp.	+	–	–	–	–	–	–
StStr.c	<i>Stratiomys chamaeleon</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	–	–	–	–
	Chironomidae							
	Orthoclaadiinae							
ChCri.c	<i>Cricotopus (Cricotopus)</i> sp.	–	+	–	–	–	+	+
ChCri.s	<i>C. sylvestris</i> (Fabricius, 1794)	+	–	–	–	+	+	+
ChCri.p	<i>Cricotopus</i> sp.	+	–	–	–	–	+	+
	Chironominae							
ChChi.a	<i>Chironomus aprilius</i> Meigen, 1838	–	–	–	–	–	+	+
ChChi.p	<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–	–	–
ChChi.s	<i>Ch. salinarius</i> Kieffer, 1915	–	+	–	–	+	–	+
ChCld.l	<i>Cladopelma</i> gr. <i>lateralis</i>	–	–	–	–	–	–	+

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
ChCld.m	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	—	—	—	—	+	—	+
ChDic.n	<i>Dicrotendipes notatus</i> (Meigen, 1818)	—	—	—	—	—	+	—
ChGly.b	<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeger, 1839)	—	—	—	—	+	+	+
ChMch.t	<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	+	—	—	—	+	+	+
ChPtt.i	<i>Paratanytarsus inopertus</i> (Walker, 1856)	—	—	—	—	+	—	—
ChTar.k	<i>Tanytarsus kharaensis</i> Zorina et Zinchenko, 2009	+	—	—	—	+	+	+
Всего: 36 видов и таксонов		16		14		27		

Примечание. «+» — присутствие вида, «—» — отсутствие; код вида соответствует ранжированию таксонов в базе данных (Шитиков, Зинченко, 1997).

Лишь немногие организмы — *Culicoides* (*Monoculicoides*) sp. зарегистрированы на всем протяжении реки (табл. 4) с частотой встречаемости до 70.3%. В различные сезоны года встречаемость олигохет и личинок двукрылых насекомых достигает 89 — 88%; личинок хирономид — 44 — 63%, личинок жуков не превышает 50% (рис. 2).

Характерными для верхнего течения реки (исток, пересыхающее мелководье) являются эврибионтные *Callicorixa gebleri* (Fieber, 1848), *Coleoptera* sp., двукрылые *Setacera* sp., *Ulomyia* sp., *Odontomyia* sp., *Stratiomys chamaeleon* (Linnaeus, 1758), *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (см. табл. 4). Исключительно в среднем течении на серых илах при минерализации воды 13.1 г/л зарегистрированы олигохеты *Enchytraeus albidus* Henle, 1837 и личинки жуков *Helochaeres* sp. Здесь же обитают эврибионтные олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Nais communis* Piguët, 1906, жуки *Berosus* (*Enoplurus*) *spinosus* (Steven, 1878), *Helochaeres* sp., хирономиды *Cricotopus sylvestris* (Fabricius, 1794), *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Microchironomus tener* (Kieffer, 1918), *Paratanytarsus inopertus* (Walker, 1856) и личинки галофильных хирономид *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915 *Chironomus* и *Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko. Среди последних вид *Tanytarsus kharaensis* описан впервые для мировой фауны (Зорина, Зинченко, 2009); имеет массовое развитие в устье р. Хара в августе 2007 г. Известен только из типового местообитания рек окрестностей оз. Эльтон.

Отдельные виды специфичны только для «соленого» устьевоего участка р. Хара. Например, олигохеты *Limnodrilus profundicola* (Verrill, 1871), *Limnodrilus* sp.,

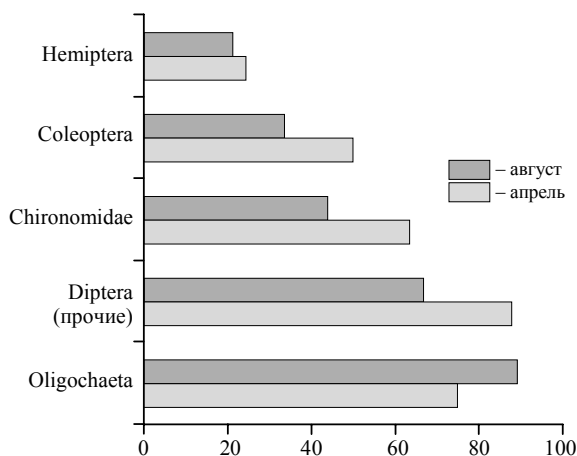


Рис. 2. Частота встречаемости основных групп макрозообентоса в р. Хара (апрель, август 2006, 2007 гг.), %

Potamothenix bedoti (Piguet, 1913), представители двукрылых сем. Dolichopodidae, Ephydridae, Sphaeroceridae, Stratiomyidae, хирономиды *Cricotopus* sp., *Chironomus aprilinus* Meigen, 1838 *Cladopelma* gr. *lateralis*, *Dicortendipes notatus* (Meigen, 1818).

Увеличение числа видов в нижнем течении происходит по мере насыщения реки биогенными элементами и возрастанием минерализации (см. табл. 2) от 6.9 г/л (в истоке) до 14.02 г/л (в устьевом участке). По-видимому, уровень минерализации и изменения в ионном составе (Журавлева, 1998) являются средообразующими факторами в формировании донной фауны реки и распределении сообществ макрозообентоса.

Структурные показатели сообществ макрозообентоса. Численность донных организмов в реке в среднем за период исследований составила 4400 экз. / м² при биомассе 1.76 г/м². На различных участках, как по численности, так и по биомассе, преобладают личинки двукрылых (рис. 3), из которых максимальные количественные показатели имеют личинки хирономид в нижнем течении (4.5 тыс. экз. / м²; 3.5 г/м²).

Изменение структурных характеристик сообществ макрозообентоса в р. Хара представлено в табл. 5. В пределах диапазона минерализации воды (см. табл. 2) увеличиваются численность и биомасса организмов, возрастает число видов от 13 – 16 в верхнем и среднем течении реки до 26 в устьевом участке.

Из общего числа выявленных таксонов лишь немногих можно отнести к доминирующим, что обусловлено в значительной степени биотопической дифференциацией донных таксоценозов. Так, доминантами по численности в истоке реки на глинистых илах с примесью почвы и дернины являются двукрылые *Ceratopogonidae* gen sp. ($d = 72.0$), а субдоминантами – эврибионтные личинки хирономид *Cricotopus* sp., *C. sylvestris*, *M. tener*, *Ch. plumosus* (см. табл. 5). Среднее

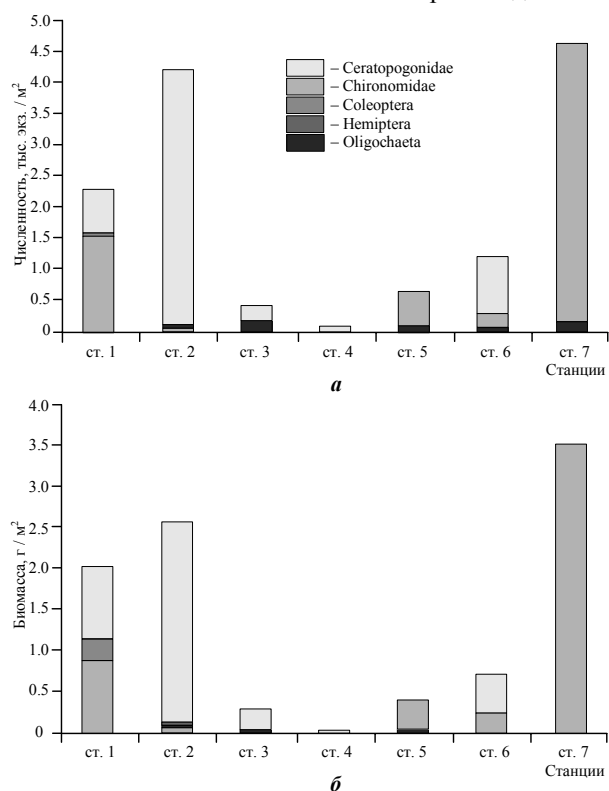


Рис. 3. Распределение численности (а) и биомассы (б) таксономических групп макрозообентоса на станциях р. Хара от истока (ст. 1) до устья (ст. 7) (апрель, август 2006 – 2007 гг.)

течение реки характеризуется доминированием (в зависимости от локальной биотопической приуроченности организмов) пелофильных олигохет *L. hoffmeisteri* ($d = 29.6$), фитофильных *N. communis* ($ds = 1.5$) и хирономид *C. sylvestris* ($ds = 5.0$). Величины показателей видового разнообразия Симпсона и индекса выровненности Пиелу имеют максимальные значения, характеризую сообщество макрозообентоса этого участка достаточно равномерным распределением донных организмов. *Culicoides* (*Monoculicoides*) sp. и *L. hoffmeisteri* можно отнести к структурообразующим таксонам сообществ макробеспозвоночных специфических биотопов верхнего и среднего участков реки (см. табл. 5).

Таблица 5

Структурные показатели донных сообществ р. Хара
(апрель, август 2006 – 2007 гг.)

Показатель	Участки реки		
	Верхний	Средний	Нижний
Численность, тыс. экз./м ²	3.26±0.96 2.30–4.23	0.39±0.29 0.1–0.85	6.64±9.5 0.16–54.2
Биомасса, г/м ²	2.30±0.26 2.04–2.57	0.27±0.23 0.03–0.71	2.41±2.8 0.12–16.1
Число видов	16	13	26
Индекс Шеннона (<i>H</i>)	2.38	2.07	1.52
Виды – доминанты (<i>d</i>) и субдоминанты (<i>ds</i>), рассчитанные по численности	<i>Culicoides</i> sp. ($d = 72$), <i>Cricotopus</i> sp. ($ds = 7.3$), <i>Cricotopus sylvestris</i> ($ds = 1.5$), <i>Microchironomus tener</i> ($ds = 1.5$), <i>Chironomus plumosus</i> ($ds = 1.1$)	<i>Culicoides</i> sp. ($d = 29.6$), <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> ($d = 26.0$), <i>Cricotopus sylvestris</i> ($ds = 5.0$), <i>Nais communis</i> ($ds = 1.5$)	<i>Tanytarsus kharaensis</i> ($d = 53.1$), <i>Cricotopus</i> sp. ($ds = 5.6$), <i>Culicoides</i> sp. ($ds = 4.0$), <i>Chironomus salinarius</i> ($ds = 1.8$), <i>Chironomus aprilinus</i> ($ds = 1.7$)
N_x/N_m	0.38	0.37	0.05
Показатель разнообразия сообществ Симпсона (<i>Dc</i>)	1.77	3.74	1.70
Индекс выровненности Пиелу (<i>e</i>)	1.29	2.08	1.04

Примечание. В числителе – средние значения и ошибка среднего, в знаменателе – минимальное-максимальное значения; N_x/N_m – соотношение численности хищных и мирных животных.

В нижнем течении, в зоне смешения речных и нагонных соленых вод из озера, доминирующими становятся галофильные личинки хирономид *T. kharaensis* ($d = 53.1$). Они обитают обычно совместно с галобионтами *Cricotopus* sp. ($d = 5.6$), *Ch. salinarius* ($d = 1.8$), *Ch. aprilinus* ($ds = 1.7$). Последние характерны для морей, солоноватых вод, выдерживают соленость до 74‰ (Панкратова, 1983; Кикнадзе и др., 1991; Ward, 2002; Mirabdullayev et al., 2004; Fuentes et al., 2005). *T. kharaensis*, по-видимому, относится к галофилам, с учетом установленного диапазона минерализации вод от 6.99 до 14.38 г/л в реках Приэльтона, где, помимо р. Хара, зарегистрированы личинки вида.

Трофическая структура донных сообществ характеризуется снижением в устье реки относительной доли хищников (N_x/N_m) (см. табл. 5). Их численность (отдельные представители Ceratopogonidae, Dolichopodidae, Chironomidae, Coleop-

tera, Heteroptera и др.) на порядок уменьшается, в сравнении с мирными детритофагами (Oligochaeta, Chironomidae, Stratiomyidae, Ephydriidae), в массе развивающимися в прибрежье и медиали реки на черных илах с высоким уровнем содержания биогенных веществ. По-видимому, большую часть своих пищевых потребностей массовые пелофилы Oligochaeta, Chironomidae удовлетворяют за счет донных отложений и продукции бактериальной флоры, что было убедительно показано при исследовании гипергалинных водоемов (Балушкина, Петрова, 1989).

Пространственная динамика макрозообентоса в различные сезоны года претерпевает изменения, связанные с перераспределением численности гидробионтов: в апреле пик численности личинок двукрылых (Culicoides (Monoculicoides) sp., Orthocladius sp.) отмечен в верхнем течении реки (2300 экз. / м²), тогда как в августе обилие хирономид достигает максимальных значений (3325 – 54200 экз. / м²) в нижнем течении (ст. 7), в период откорма перелетных птиц. Ранее регистрируемые в р. Хара гаммариды и рачок артемия (Бенинг, Медведева, 1926) в период исследования не установлены.

В р. Хара выявлена положительная зависимость числа видов донных организмов от величины минерализации ($r = 0.64$, $p < 0.01$) и более слабая связь с изменением численности организмов, оцениваемая в диапазоне изменения минерализации от 6 до 14 г/л ($r = 0.31$, $p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Высокий уровень минерализации в реках приводит к изменению всего комплекса абиотических факторов, оказывая прямое или косвенное влияние на pH водных масс, растворенный кислород и другие геоморфологические, гидрологические и гидрохимические особенности водотоков (Nielsen et al., 2003). Это приводит к коренной перестройке всех процессов функционирования лотических экосистем соленых рек, в том числе к структурным изменениям донной фауны (Wolheim, Lovvorn, 1996). В частности, увеличение биомассы эпифитов, макрофитов и других водорослей, характерное для минерализованных вод, является определяющим условием развития макробеспозвоночных, которые находят в них убежища и дополнительный источник питания.

В литературе широко обсуждаются вопросы, связанные с адаптационной способностью гидробионтов к условиям их обитания в меняющейся среде (Bayly, 1972; Timms, 1993). Однако детально проследить влияние минерализации в диапазоне ее изменения в реке от 6 до 35 г/л на донных беспозвоночных не представляется возможным ввиду отсутствия исследований по осмотическому регулированию и толерантности отдельных палеарктических видов. Известны литературные сведения об обитании отдельных представителей двукрылых семейств Ephydriidae, Dolichopodidae, жесткокрылых и Heteroptera, имеющих широкий диапазон обитания при солености до 118 г/л (Rawson, Moore, 1944).

Среди жесткокрылых представители семейств Hydraenidae, Dytiscidae, Hydrophilidae обитают в диапазоне солености до 100 г/л; Corixidae – типичные представители солоноватых и соленых вод, отмечены при солености от 3.5 до 134 г/л

(Barahona et al., 2005). Литературные данные свидетельствуют о снижении числа видов донных организмов и упрощении структуры сообществ макробеспозвоночных при увеличении минерализации воды от 0.05 до 340 г/л, что было показано для озер Европы, Канады, Сибири, Африки, Боливии, Австралии, Крыма (Балушкина, Петрова, 1989; Шадрин и др., 2004; Балушкина и др., 2007; Williams, 1987, 1991). В озерах с различным уровнем минерализации было установлено, что в среднем наибольшее число видов донных животных (51 вид) обитает при величине минерализации вод 0.443 г/л (Алимов, 2008).

В наших исследованиях формирование донных сообществ с преобладанием галофильных комплексов хирономид *C. aprilius*, *C. salinarius*, *T. kharaensis* отмечено в устье реки при солености 14‰. Выявлено отсутствие таких групп организмов, как брюхоногие моллюски, личинки стрекоз, поленок. Последние являются типичными представителями пресных вод, но в отдельных случаях личинки рода *Cloeon* зарегистрированы при солености не выше 2‰, в диапазоне изучаемой от 0.12 до 31.3‰ (Short et al., 1991), или могут встречаться в солоноватых водах до уровня солености 75 г/л (Ward, 2002; Velasco et al., 2006). Отмечена колонизация брюхоногих моллюсков семейств Hydrobiidae, Melanopsidae (*Melanopsis*) и стрекоз Aeschnidae (*Anax*) в реках с соленостью 35.3‰ (Velasco et al., 2006).

Математические методы прямой ординации (Джонгман и др., 1999; Goodall, 1954) позволяют отобразить изменение видового состава сообществ макрозообентоса вдоль экологических градиентов водной среды (векторы минерализации, содержания кислорода, ионного состава, степени зарастаемости и др.). При анализе влияния факторов среды, которые являются зависимыми друг от друга, нами был использован канонический анализ соответствий ССА. При этом станции были упорядочены относительно друг друга в соответствии с численностями видов, характерными для этих станций, т.е. относительное расстояние между точками станций в многомерном пространстве соответствовало их близости в отношении структурных особенностей сообществ макрозообентоса.

На рис. 4 показаны результаты оценки методом ССА взаимного расположения 4-х станций р. Хара из разных участков реки после редукции многомерного пространства признаков,

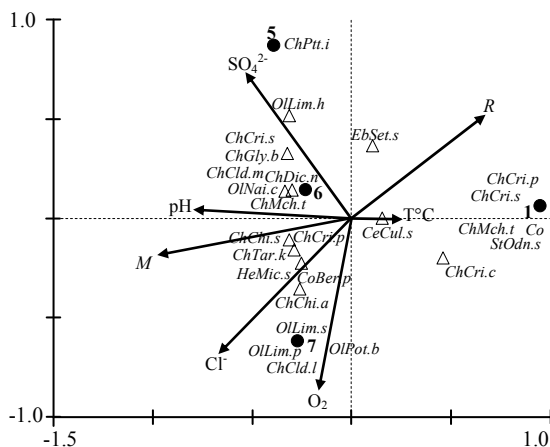


Рис. 4. Ординационная диаграмма ССА взаимосвязи факторов среды и видового состава макрозообентоса на участках р. Хара (1, 5, 6, 7 – станции отбора проб; векторы: R – зарастаемость; M – минерализация; ионы Cl⁻, SO₄²⁻; T°C – средняя за сезон температура; O₂ – содержание кислорода в придонном слое воды; объяснение рисунка см. в тексте; коды видов представлены в табл. 4

соответствующего 27-ми найденным видам макрозообентоса. Оси главных компонент 1 и 2 являются проекциями плоскостей наибольшей вариации совокупной численности видов, что вносит наименьшие искажения во взаимном расположении видов и станций.

Интерпретация ССА-диаграмм основана на учете следующих закономерностей, характерных для методов прямой ординации и использующих двухмерное проецирование:

- треугольники на рис. 4 соответствуют пространственным координатам экологических оптимумов обозначенных видов: средняя численности или вероятность встречаемости вида уменьшается с увеличением расстояния от его позиции на графике;

- точки, соответствующие станциям (1, 5, 6, 7), лежат на диаграмме ординации в центре тяжести тех видов, которые преимущественно встречаются на этих станциях (если координата вида находится близко от точки местообитания, то высока вероятность высокого обилия вида, связанного с его биотопической принадлежностью).

Хотя гидрохимические показатели сами по себе не влияют на пространственную ординацию видов относительно станций наблюдения, имеется возможность проследить причинно-следственную связь между распределением точек (видов и станций) и условиями среды биотопов. ССА позволяет точно указать расположение векторов семи указанных на рисунке гидрохимических и гидрофизических параметров на основе оценок корреляции последних со структурными параметрами сообществ.

Векторы факторов среды (см. рис. 4) образуют две группы: характеристики условий обитания (степень зарастаемости R , средняя температура $T^{\circ}C$) и комплекс показателей, связанных с минерализацией (векторы pH , общей минерализации M , содержания Cl^{-} и SO_4^{2-} ионов). Оценить статистическую взаимосвязь каждого из перечисленных факторов с популяционной плотностью можно, спроецировав точку центра тяжести каждого вида на вектор параметра среды.

Очевидно, что специфический ценоз эврибионтных видов (*Ch. plumosus*, *Cricotopus* sp., *M. tener*, личинок жуков и двукрылых семейства Stratiomyidae рода *Odontomyia* sp.) сформирован в верхнем течении реки (ст. 1), где относительно низкая минерализация (M) и более высокая температуры воды ($T^{\circ}C$). Эти виды тяготеют к биотопам с высокой степенью зарастаемости (R) макрофитами, глинистым грунтам с задернованной почвой.

При анализе ординационной диаграммы (см. рис. 4) можно отметить некоторую обособленность хирономид рода *Cricotopus* (*Cricotopus*) sp., свидетельствующую о влиянии двух факторов – степени зарастаемости биотопов в истоке (численность личинок 950 экз. / m^2) и концентрации кислорода в устье реки (2000 экз. / m^2), что не противоречит, а, скорее, подтверждает окси- и фитофильность хирономид подсемейства *Orthocladiinae*. По отношению к солёности имеются литературные сведения о нахождении палеоостатков хирономид *Orthocladius* / *Cricotopus* из поверхностных слоев донных отложений 86-ти озёр британской Колумбии (Канада) с уровнем минерализации 10 г/л (Walker et al., 1995; цит. по: Ильяшук, Илья-

шук, 2004) и обитании галобионтов *Cricotopus* (C.) *zavreli* среди водорослей *Rhizoclonium* (Agarth) и *Microspora stagnorum* (Kütz) в 12-ти водных объектах Польши при солёности воды от 18.4 до 84.6‰ (Szadziwski, Hirvenoja, 1981). Дальнейшие исследования солёных рек Призельтона позволяют идентифицировать хирономид *Cricotopus* (*Cricotopus*) sp. до вида и выявить их аутоэкологическую специализацию, в том числе и по отношению к солёности.

В левой части рис. 4 представлены сообщества видов (ст. 6, 7), имеющие тесную связь с вектором общей минерализации (ось *M*) – *Ch. salinarius*, *T. kharensis*, *Cricotopus* sp. При этом в зависимости от преимущественного ионного состава, можно выделить подмножество видов в биотопах (ст. 7), экологический оптимум которых связан с более высоким содержанием кислорода и хлоридов (хирономиды *Ch. aprilinus*, *C. lateralis*, жуки *B. spinosus*, клопы *Micronecta* sp.). Прослеживается некоторая индифферентность олигохет (ст. 7) к уровню минерализации и их четкая оксифильность (*L. sp.*, *L. profundicula*, *P. bedoti*). По-видимому, в условиях эвтрофирования в нижнем течении реки (ст. 6, 7) личинки эврибионтных хирономид, жуков и олигохет, имея опосредованную связь с концентрацией биогенных веществ, зависят тем самым от содержания кислорода в воде и наличия доступной для них пищи. В свою очередь, интересно отметить, что в разные годы в устье р. Хара массовыми среди хирономид были галофильные представители родов *Chironomus*, *Tanytarsus* и *Cricotopus* с разным аутоэкологическим спектром, для которых изменение концентрации кислорода в придонных горизонтах не являлось средообразующим фактором (ст. 7, рис. 4).

Определенный комплекс видов хирономид и олигохет обитает в условиях высоких значений pH и концентрации сульфат-ионов (ст. 5, 6) при относительном дефиците кислорода (хирономиды *M. tener*, *G. barbipes*, *D. notatus*; олигохеты *N. communis*, *L. hoffmeisteri*), что можно объяснить опосредованным влиянием, возможно, через трофические цепи (бактериальное звено) этих показателей. Не выявлена четкая взаимосвязь популяционной плотности отдельных видов (см. рис. 4), например, личинок хирономид *P. inopertus* (ст. 5), *Cricotopus* (*Cricotopus*) sp. (ст. 2, 6.7) и двукрылых рода *Setacera* sp. (ст. 1, 6), с множеством выявленных факторов воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В формировании разнообразия сообществ макрозообентоса р. Хара, расположенной в аридной зоне достаточно изолированных водно-болотных угодий Призельтона, определяющую роль играют изменение уровня минерализации и биотопические особенности реки. Вдоль градиента солёности (в пределах диапазона мезогалинных вод 6 – 14 г/л) структура таксоценозов макрозообентоса изменяется в сторону увеличения числа видов, численности и биомассы гидробионтов при снижении видового разнообразия. При минерализации 14 г/л выделяются таксоценозы специфических галобионтов, характеризующиеся высоким обилием и доминированием узкоспециализированных хирономид, относящихся, по-видимому, к субэндемикам (*Tanytarsus kharaensis*). Пространственное изменение трофической структуры сообществ макрозообентоса характеризуется снижением относительной

доли хищных форм в нижнем течении реки за счет развития специализированных галофильных детритофагов, представленных видами, которые обитают на мелко-алевритовых илах с высоким содержанием биогенных веществ.

Авторы благодарят директора природного парка «Эльтонский» В.Д. Гердта за помощь в организации и проведении исследовательских работ, студента Тольяттинского университета им. В.Н. Татищева В.А. Чурбанова за участие в сборе полевого материала, а также сотрудников Московского педагогического университета кандидата биологических наук А.О. Шубина и его коллег за консультации и участие в обсуждении материалов статьи в процессе совместных экспедиционных исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-96610) и в рамках программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (раздел «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алекин О.А., Семёнов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоздат, 1973. 269 с.

Алимов А.Ф. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с морфометрией и минерализацией вод // Биол. внутр. вод. 2008. №1. С. 3 – 8.

Балушкина Е.В., Петрова Н.А. Функционирование популяций хирономид в гипергалинных озерах Крыма // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 205. С. 129 – 138.

Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. Структурно-функциональные характеристики экосистем малых соленых озер Крыма // Биол. внутр. вод. 2007. №2. С. 11 – 19.

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.

Водно-болотные угодья Приэльтона. Волгоград, 2005. 28 с.

Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.

Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34, № 4. С. 88 – 96.

Зинченко Т.Д. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколого-фаунистический обзор / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Самара, 2002. 174 с.

Зорина О.В., Зинченко Т.Д. Новый вид рода *Tanytarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразият. энтомол. журн. 2009. Т. 8, вып. 1. С. 105 – 110.

Ильяшук Е.А., Ильяшук Б.П. Анализ остатков хирономид из донных отложений водоемов при палеоэкологической реконструкции // Водные ресурсы. 2004. Т.31, № 2. С. 223 – 235.

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 112 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV, ч. 4. Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука, 2006. 936 с.

- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 296 с.
- Палий В.Ф. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. 1961. Т. 60, вып. 1. С. 3 – 12.
- Перволюф Ю.В. Илы и условия их илообразования в соляных озерах Крыма // Тр. Лаб. озероведения АН СССР. 1953. Т. 2. С. 154 – 228.
- Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 664 с.
- Шадрин Н.В., Голубков С.М., Балушкина Е.В., Орлеанский В.К., Миходюк О.С. Отклик экосистемы гиперсоленого Бакальского озера (Крым) на климатические особенности 2004 года // Морск. экол. журн. 2004. Т. 3, № 4. С. 74.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 251 с.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д. Создание базы данных и алгоритм обработки информации // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация) / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1997. С. 40 – 55.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология. Методы, критерии, решения: В 2 кн. М.: Наука, 2005. Кн. 2. 337 с.
- Abellán P., Sánchez-Fernández D., Ribera I., Velasco J., Millán A. Ochthebius glaber (Coleoptera: Hydraenidae), un coleóptero acuático endémico de la península ibérica con elevada especificidad de habitat // Bol. Soc. Ent. Arag. 2005. Vol. 36. P. 9 – 14.
- Barahona J., Millán A., Velasco J. Population dynamics, growth and production of Sigara selecta (Fieber, 1848) (Hemiptera, Corixidae) in a Mediterranean hypersaline stream // Freshw. Biol. 2005. Vol. 50. P. 2101 – 2113.
- Bayly L.A.E. Salinity tolerance and osmotic behaviour of animals in athalassic saline and marine hyperhaline waters // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. Vol. 3. P. 233 – 268.
- Boulton A.J., Marmonier P., Davis J. Hydrological exchanges and subsurface water chemistry in streams varying in salinity in South-Western Australia // Intern. J. Salt Lake Res. 1999. Vol. 8. P. 361 – 382.
- Fuentes C., Green A.S., Orr J., O'lafsson S.S. Seasonal variation in species composition and larval size of the benthic chironomid communities in brackish wetlands in Southern Alicante, Spain // Wetlands. 2005. Vol. 25, № 2. P. 289 – 296.
- Goodall D.W. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // Austral. J. Bot. 1954. Vol. 2. P. 304 – 324.
- Kownacki A. Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish Hight Tatra Mts // Acta Hydrobiol. 1971. Vol. 13, № 2. P. 439 – 463.
- Laprise R., Dodson J.J. Nature of environmental variability experienced by benthic and pelagic animals in the St. Lawrence Estuary, Canada // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. Vol. 94. P. 129 – 139.
- Moreno J.L., Millán A., Suarez M.L., Vidal-Abarca M.R., Velasco J. Aquatic Coleoptera and Heteroptera assemblages in water bodies from ephemeral coastal streams (“ramblas”) of south-eastern Spain // Archiv Hydrobiol. 1997. Vol. 141. P. 93 – 107.
- Mirabdullayev I.M., Joldasova I.M., Mustafaeva Z.A., Kazakhbaev S., Lyubimova S.A., Tashmukhamedov B.A. Succession of the ecosystems of the Aral Sea during its Transition from oligogaline to polyhaline water body // J. Marine Systems. 2004. Vol. 47. P. 101 – 107.
- Nielsen D.L., Brock M.A., Rees G.N., Baldwin D.S. Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia // Austr. J. Bot. 2003. Vol. 51. P. 655 – 665.
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Illinois Univ. Press, 1949. 117 p.
- Short T.M., Black J.A., Birge W.J. Ecology of a saline stream: community responses to spatial gradients of environmental conditions // Hydrobiologia. 1991. Vol. 226, № 3. P. 167 – 178.

- Rawson D.S., Moore J.E.* The saline lakes of Saskatchewan // Can. J. Res. D. 1944. Vol. 22. P. 141 – 201.
- Sánchez-Fernández D., Abellán P., Ribera I., Velasco J., Millán A.* Estado de amenaza de *Octhebius montesi* (Coleoptera, Hydraenidae), un coleóptero acuático muy raro y endémico del sur de la Peínsula Ibérica // Bol. Soc. Ent. Arag. 2005. Vol. 36. S. 15 – 19.
- Szadziewski R., Hirvenoja M.* *Cricotopus zavreli* sp. n. (Diptera, Chironomidae), a halobiontic non-biting midge from Poland // Ann. Ent. Fenn. 1981. Vol. 47. P. 111 – 118.
- Ter Braak C.J.F.* Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. 1986. Vol. 67. P. 1167 – 1179.
- Timms B.V.* Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia // Hydrobiologia. 1993. Vol. 267, № 1 – 3. P. 269 – 289.
- Velasco J., Millán A., Hernández J., Gutiérrez C., Abellán P., Sánchez D., Ruiz M.* Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream // Saline Systems [Electronic resource]. 2006. Vol. 2. P. 1 – 15. Mode of access: <http://www.salinesystems.org/content/pdf/1746-1448-2-12.pdf>. 18.01. 2009.
- Walker I.R., Wilson S.E., Smol J.P.* Chironomidae (Diptera): quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52, № 6. P. 950 – 960.
- Ward J.V.* Aquatic Insect Ecology. Vol. 1. Biology and Habitat. New York: Wiley J. and Sons, 2002. 452 p.
- Wetzel R.G.* Limnology: Lake and River Ecosystems / 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.
- Williams W.D.* Salinization of rivers and streams: an important environment hazard // Ambio. 1987. Vol. 16. P. 180 – 185.
- Williams W.D.* Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // Hydrobiologia. 1998. Vol. 381, № 1 – 3. P. 191 – 201.
- Williams W.D.* Chinese and Mongolian saline lakes: limnological overview // Hydrobiologia. 1991. Vol. 210, № 1 – 2. P. 39 – 66.
- Williams W.D.* Anthropogenic salinisation of inland waters // Hydrobiologia. 2001. Vol. 466, № 1 – 3. P. 329 – 337.
- Williams W.D.* Environmental threats to salts lakes and the likely status of inland saline ecosystems 2025 // Environ. Conserv. 2002. Vol. 29. P. 154 – 167.
- Williams D.D., Williams N.E.* Aquatic insects in an estuarine environment: densities, distribution and salinity tolerance // Freshw. Biol. 1998. Vol. 39. P. 411 – 421.
- Wollheim W.M., Lovvorn J.R.* Effects of macrophyte growth forms on invertebrate communities in saline lakes of the Wyoming High Plains // Hydrobiologia. 1996. Vol. 323, № 2. P. 83 – 96.