

===== СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ =====

УДК 574.58 (282.247.431.2)

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ СТРУКТУРЫ ПЛАНКТОННЫХ
И ДОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ РЕК
БАССЕЙНА ГИПЕРГАЛИННОГО ОЗЕРА ЭЛЬТОН (РОССИЯ)¹**

© 2021 г. Т.Д. Зинченко*, Л.В. Головатюк*, О.Г. Горохова*, Э.В. Абросимова*,
М.В. Уманская*, Т.В. Попченко*, В.К. Шитиков*, В.И. Гусаков**, С.Э. Болотов**,
В.И. Лазарева**, Е.А. Селиванова***, А.С. Балкин***, А.О. Плотников***

**Институт экологии Волжского бассейна РАН*

Россия, 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10. E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru

***Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН*

Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109. E-mail: protoz@mail.ru

****Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УРО РАН*

Россия, 460000, Оренбургская обл., г. Оренбург, ул. Пионерская, д. 11

Поступила в редакцию 09.02.2021. После доработки 25.02.2021. Принята к публикации 01.03.2021.

В статье приводятся результаты многолетних исследований разнообразия, структурных и функциональных особенностей планктонных и донных сообществ в условиях градиента минерализации рек бассейна гипергалинного озера Эльтон (49°13' с.ш., 46°40' в.д.; Волгоградская область). Впервые проведенные натурные и экспериментальные исследования планктонных и донных сообществ соленых рек позволили выявить их высокий продукционный потенциал. Изменение летних величин соотношения минеральных форм азота и фосфора (N:P) в полигалинных и в мезогалинных реках указывает на специфический тип функционирования рек, где высокие соотношения биогенов отражает значительное поступление азота, связанное, в том числе и с процессами, происходящими в циано-бактериальных сообществах. Продукция фитопланктона (по содержанию хлорофилла «а») в многолетнем ряду исследований изменялась от 2.8 до 535 мг/м³, определяя трофический статус соленых рек от мезотрофного до гипертрофного уровня. Суточная бактериальная продукция в донных осадках устьевых участков рек составляла 101-740 мг C/(м²·сут).

Методом высокопроизводительного секвенирования гена 16S рРНК в циано-бактериальных матах рек впервые выявлен высокий уровень таксономического разнообразия прокариот, относящихся к 20 филумам, из которых доминирующими были *Cyanobacteria*, *Proteobacteria* и *Bacteroidetes*. Установлены различия в таксономическом составе сообществ прокариот, сформировавшихся при разном уровне солености.

Состав планктонных и донных сообществ в соленых реках эволюционно адаптирован к воздействию экстремальных условий.

Фитопланктон соленых рек представлен более 130 видами и таксонами водорослей; фитобентос – 144, эпифитон – 42 видами и таксонами. Видовое разнообразие альгоценозов создают в основном *Vacillariophyta* и *Synechococcus*.

Таксономический состав сообществ зоопланктона представлен 29 видами и таксонами. В сообществах мейо- и макрозообентоса выявлено 73-93 таксона и вида. Установлены галофильные и галотолерантные виды, ранее не отмеченные в регионе Приэльтона.

Градиент абиотических факторов в значительной мере определяет динамику разнообразия,

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации» (AAAA-A17-117112040040-3), задания «Пространственно-временная организация популяций и сообществ гидробионтов континентальных вод в условиях влияния приоритетных факторов среды» AAAA-A18-118012690106-7, а также при финансовой поддержке РФФИ (17-04-00135).

численности, биомассы, продукции планктонных и донных сообществ в соленых реках. Приводятся расчетные значения продукции сообществ зоопланктона, мейобентоса и макрозообентоса.

Высокая продукция зоопланктона в мезогалинных реках обеспечивается эвригалинными коловратками *Brachionus plicatilis*, а в полигалинных – популяциями галофильных хирономид *Cricotopus salinophilus*.

Значительная продукция сообществ мейобентоса в мезогалинных реках (1.86-51.71 г/(м²·мес.) сухого веса) обусловлена развитием Harpacticoida с доминированием *Cletocamptus retrogressus* и *C. confluens*. При солёности выше 20 г/л высокую продукцию мейобентоса обеспечивают Turbellaria и Ostracoda (*Cyprideis torosa*).

Продукция макрозообентоса, рассчитанная в мезогалинной реке Большая Саморода за вегетационный сезон (117 г/м²), обусловленная развитием популяций массовых видов эвригалинных хирономид (Chironomidae) *Microchironomus deribae*, *Tanytarsus kharaensis*, *Chironomus salinarius*, в 5-29 раз превышает продукцию бентоса пресных водоемов. Поливальтинность популяций массовых хирономид, короткий жизненный цикл, высокие величины численности, биомассы, темпов роста обуславливают высокий диапазон изменения продукционных характеристик.

Представлены результаты таксономической оценки микробиома личинок хирономид, которые свидетельствуют о специфичности доминирующих микроорганизмов для разных видов.

В статье показаны основные закономерности изменения планктонных и донных сообществ вдоль градиента абиотических и биотических факторов соленых рек, выполненные в результате многолетних исследований.

Установлена тесная взаимосвязь планктонных и донных сообществ с использованием методов многомерной статистики, обусловленная как биотическими взаимодействиями, так и взаимно согласованной реакцией видов на изменения условий среды. Полученные результаты позволяют рассматривать планктонные и донные сообщества соленых рек как своеобразный консорциум, представляющий структурную единицу экосистемы соленых рек.

Ключевые слова: соленые реки, планктонные, донные, микробные сообщества; таксономическое разнообразие, абиотические факторы, функциональные особенности, многомерный анализ связей, бассейн озера Эльтон (Россия).

DOI: 10.24411/2542-2006-2021-10077

Воздействия градиента факторов, определяющих особенности пространственных и временных изменений биологического разнообразия и функционирования водных сообществ активно анализируются на примере речных экосистем (Богатов, 1994; Богатов, Федоровский, 2017; Крылов, 2005; Зинченко, Шитиков, 2015; Шитиков, Зинченко, 2019; Экологическое состояние ..., 1997, 2003; Биоиндикация экологического ..., 2007; Methods in Stream Ecology ..., 1996; River Ecosystem Ecology ..., 2010), базируясь на основополагающих исследованиях (Жадин, 1940; Жадин, Герд, 1961; Алимов, 2000; Odum, 1957; Statzner et al., 1988; Statzner, Beche, 2010; Hynes, 1970; Cummins, 1974; Townsend, 1996; Melles et al., 2012; Gallardo et al., 2014).

Следует отметить, что, несмотря на значительные достижения в развитии базовых концепций функционирования водных экосистем (Алимов 1989, 2000, 2008; Алимов и др., 2013; Богатов, 1995, 2001; Голубков, 2000), закономерности пространственно-временной организации планктонных и донных сообществ, детальное осмысление функционирования композиций разнообразных таксонов и экологических групп высокоминерализованных рек остаются еще фрагментарно изученными. Практически не исследованными остаются структура и особенности функционирования микробных сообществ, характер взаимоотношений между микро- и макроорганизмами в сообществах соленых рек.

Структурирующее влияние абиотических факторов, таких, как например, степень минерализации, концентрация биогенных веществ и др. на речные экосистемы вообще и

сообщества гидробионтов, в частности, изменяется в многолетнем ряду исследований, создавая определенный градиент действия факторов.

Исследование взаимосвязи между планктонными и донными сообществами, обусловленной факторами среды обитания, является важной экологической проблемой. Особенно сложными выглядят реальные отношения между ними в естественных экосистемах высокоминерализованных рек, где природные условия, такие, например, как уровень минерализации воды, носят экстремальный характер. Изучение таких объектов позволяет рассмотреть особенности таксономической структуры гидроценозов, оценить толерантность отдельных видов и выявить потенциал биологических процессов, направленных на адаптацию к лимитирующим факторам.

Известно, что в мелководных соленых реках, также как и в соленых озерах, нет четкого разграничения планктонных и донных сообществ. Их массовые виды встречаются как на дне, так и в толще воды (Ануфриева, Шадрин, 2012; Abood, Metzger, 1996; Kolesnikova et al., 2008; Spaccesi, Capitulo, 2009; Ubertini et al., 2012).

Совместное обитание планктонных и донных сообществ на сходных биотопах в условиях меняющихся абиотических факторов делает их совместное изучение привлекательным для анализа структурной организации водных сообществ.

В этой связи проведение сравнительного анализа изменения таксономической структуры донных и планктонных сообществ в условиях значительного градиента факторов среды, на основе использования разных методов многомерного статистического анализа, представляет существенный интерес. При этом мы рассматриваем сообщества в условиях, где роль факторов среды, влияющих на структурную организацию сообществ весьма значительна, а межвидовые взаимодействия неочевидны.

Отдельные результаты исследований соленых рек изложены ранее в других публикациях (Горелов, 2002; Гусаков, Гагарин, 2012; Зинченко, Головатюк, 2010; Зинченко и др., 2010; Истомина и др., 2012; Номоконова и др., 2013; Лазарева и др., 2013; Zinchenko et al., 2011, 2014; Zinchenko, Golovatyuk, 2013; Канапацкий и др., 2018).

Целью настоящей статьи является обобщение данных изучения биологического разнообразия и функциональных особенностей организации структуры микробных, планктонных и донных сообществ соленых рек Приэльтона в условиях флуктуации факторов среды, которые носят аннотационный характер и освещают отдельные этапы исследований, разные методы и методологические подходы.

Материалы и методы

Район исследований. Приэльтонье «относится к крупнейшим солянокупольным районам мира» (Петрищев, 2011, с. 95), является одним из уникальных природно-территориальных комплексов Прикаспийской низменности (Водно-болотные ..., 2005).

Озеро Эльтон является самым крупным самосадочным соленым озером Европы. В условиях резко-континентального климата малые неровности рельефа (до 50 см) играют большую роль в перераспределении атмосферной и почвенно-грунтовой влаги. Под узкой поймой озера и пойменной террасой на глубине около 5 м распространены высокоминерализованные воды (Петрищев, 2011). В гидрографическом отношении территория относится к Прикаспийскому бессточному бассейну, отличается слабым развитием речной сети, наличием соленых озер, лиманов, педин, временных водотоков. Водоемы формируются в условиях континентального климата в пределах древнеморской равнины. Район расположен на трассе магистрального пролета птиц, одного из миграционных путей транспалеарктических мигрантов по западносибирско-каспийско-нильскому направлению (Шубин, 2002; Вилков, 2004).

В оз. Эльтон впадает семь рек, суммарный годовой расход воды которых составляет

около 16 тыс. м³. Длина рек варьирует от 5.2 км (р. Чернавка) до 46.4 км (р. Хара). Основное русло рек имеет постоянный поток в среднем и нижнем течении, пересыхая в засушливые годы в верхнем течении. Скорость течения не превышает 1.1 м/сек. Основное питание рек осуществляется за счет атмосферных осадков и подземных вод.

Гидролого-гидрографические и химические показатели рек в основном определяются геологическим строением водосборного бассейна с преобладанием соленосных и карбонатных отложений, которые, наряду с другими факторами (климат, рельеф и др.), при ярко выраженных сезонных колебаниях уровня воды в реках, обуславливают уровень минерализации рек (табл. 1). Минерализации в реках составляет 4-41.1 г/л, возрастая в устьевых участках до 100 г/л и выше.

Таблица 1. Гидролого-географические характеристики рек бассейна оз. Эльтон: Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Большая Саморода в апреле-сентябре 2006-2019 гг.

Table 1. Hydrological and geographical characteristics of the Khara, Lantsug, Chernavka, Solyanka and Bolshaya Samoroda rivers of the Lake Elton basin in April-September 2006-2019.

Показатель	Река				
	Хара	Ланцуг	Чернавка	Солянка	Б. Саморода
Географические координаты (устьевой участок)	49° 12' с.ш., 46° 39' в.д.	49° 12' с.ш., 46° 38' в.д.	49° 12' с.ш., 46° 40' в.д.	49° 10' с.ш., 46° 35' в.д.	49° 07' с.ш., 46° 47' в.д.
Высота истока, м н.у.м. БС	21	21	8	18	21
Высота устья м н.у.м. БС	-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 к таблице 1. Тип грунта: С – серый ил, Ч – черный ил, П – песок, Р – растительные остатки. **Note to Table 1.** Soil type: С – gray silt, П – sand, Ч – black silt, Р – plant residues.

По величине минерализации реки относятся к солоноватым (мезогалинным – минерализация до 25 г/л) и соленым (полигалинным – >25 г/л).

Карта-схема района исследований высокоминерализованных рек Приэльтонья (Хара, Ланцуг, Большая Саморода, Малая Сморогда, Солянка, Чернавка, Карантинка) представлена на рисунке 1. Места отбора проб показаны на рисунке 2. Основные гидролого-географические, гидрофизические и гидрохимические характеристики рек представлены в таблицах 1 и 2.

Характерной особенностью Приэльтонья является его значение как крупнейшей миграционной трассы Евразии, где высокопродуктивные речные системы поддерживают огромные скопления пролетных водоплавающих и околоводных видов птиц и служат местом их откорма, а также являются источником образования органоминеральной грязи,

обладающей высокой бальнеологической ценностью (Водно-болотные ..., 2005).

Оценка трофического состояния рек (по содержанию хлорофилла «а», общего фосфора, скорости фотосинтеза, первичной продукции фитопланктона) выполнена с использованием двух классификаций (Винберг, 1960; Vollenweider, Kerekes, 1980).

Измерения проводили весной, летом и осенью в 2008, 2010, 2011 и 2012 гг. Для определения фотосинтетических пигментов в сестоне воду (объемом до 250 мл) концентрировали путем фильтрации через мембранные фильтры («Владипор № 10»; диаметр пор 1 мкм). При определении фотосинтетических пигментов в донных отложениях пробы отбирали из верхнего слоя 0-2 см в контейнеры объемом до 30 мл. Определялась масса сухого осадка (Аринушкина, 1981). Определение Chl «а» в сестоне и в донных отложениях (Determination ..., 1966) проводили измерением на спектрофотометре СФ-46 оптической плотности ацетоновых экстрактов. Относительное содержание феопигментов определяли по методике G.J. Lorenzen (1967). Скорость фотосинтеза, первичную продукцию фитопланктона и деструкцию органического вещества измеряли методом Г.Г. Винберга (1934) в кислородной модификации (Номоконова и др., 2013).

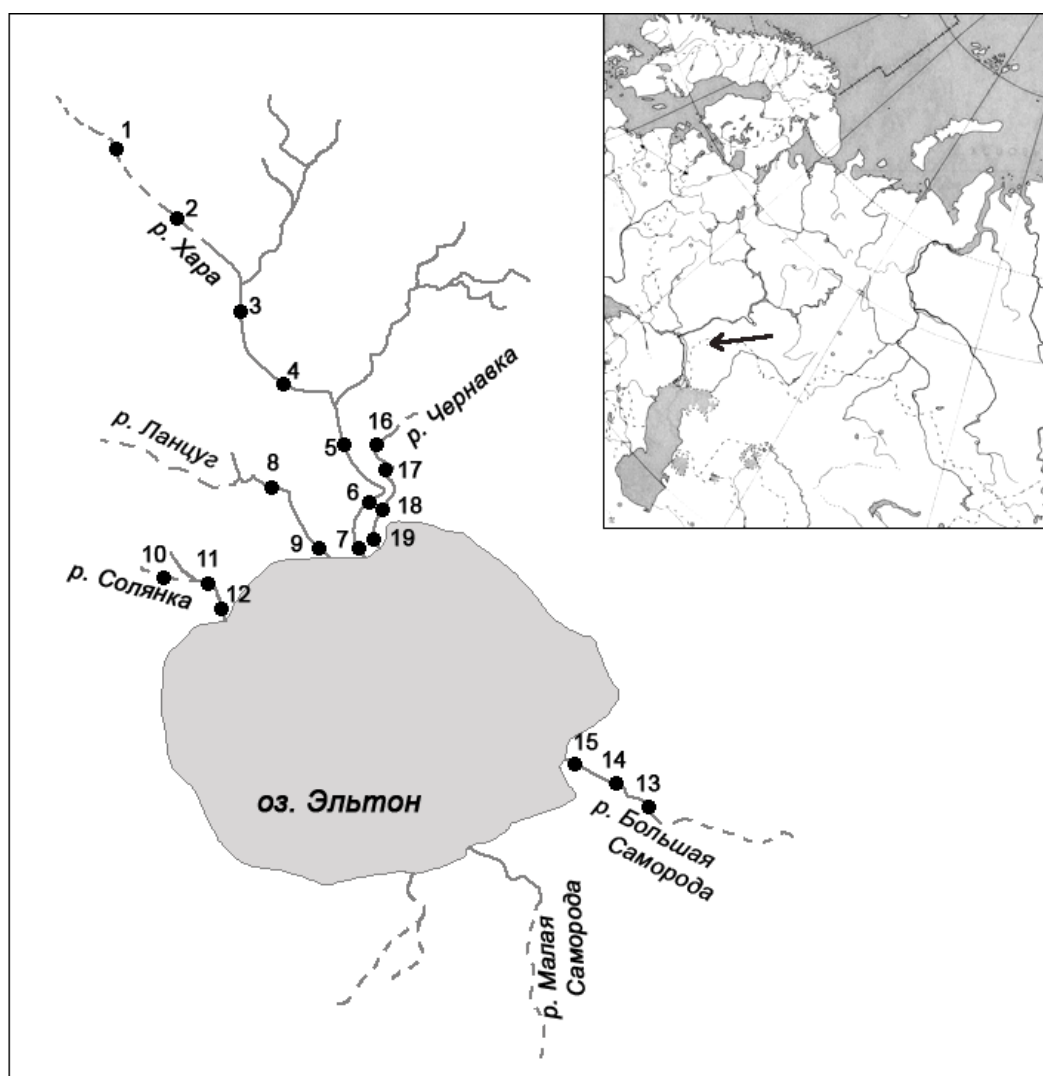


Рис. 1. Схема отбора проб в реках бассейна оз. Эльтон.

Fig. 1. Schematic map of sampling sites in the rivers of the Elton Lake basin.



Рис. 2. Места отбора проб: 1 – р. Хара, 2 – р. Ланцуг, 3 – р. Чернавка, 4 – р. Солянка, 5 – р. Б. Саморода, 6 – р. М. Сморогда. **Fig. 2.** Sampling locations: 1 – Khara River, 2 – Lantsug River, 3 – Chernavka River, 4 – Solyanka River, 5 – Bolshaya Samoroda River, 6 – Malaya Smorogda River.

Для расчета первичной продукции донных отложений определяли общую численность, биомассу, скорость размножения и продукцию бактериобентоса в устьевых участках рек

Чернавка, Хара и Ланцуг в 2018 г. и в 2019 г. Пробы отбирали из верхнего слоя грунта (1 см). Скорость размножения и продукцию бактерий в грунтах определяли по приросту бактерий в изолированных склянках после инкубации в природных условиях в течение 24 часов (Иванов, 1956; Гамбарян, 1968; Кузнецов, Дубинина, 1989). В качестве ингибитора питания консументов (ГНФ и инфузории) использовали краситель нейтральный красный (Саралов и др., 1989). Численность и биомассу бактерий определяли эпифлуоресцентным методом (Porter, Feig, 1980). Биомассу бактерий выражали в единицах органического углерода (Posch et al., 2001). В соответствии с формулами, предложенными J.J. Cole с соавторами (1988) на основе данных о продукции бактериобентоса рассчитывали величину первичной продукции донных отложений.

Таблица 2. Физико-химические показатели (min-max) рек Хара, Б. Саморода, Ланцуг, Чернавка и Солянка (май-сентябрь, 2017-2019 гг.). **Table 2.** Physical and chemical parameters (min-max) in the Khara, B. Samoroda, Lantsug, Chernavka and Solyanka rivers in May-September 2017-2019.

Показатели*	Хара			Ланцуг		Чернавка		Б. Саморода		Солянка	
	В	С	Н	С	Н	С	Н	С	Н	С	Н
pH	7.9-8.3	6.4-7.6	6.7-7.9	6.7-7.7	7.6	7.54-7.7	7.7	7.42-7.9	8.4-8.5	7.3	7.9-8.0
O ₂ , мг/л	4.1-6.7	5.07-7.4	6.1	7.1-7.5	7.5	4.5	7.73-7.6	7.9	7.7	6.5	7.2-7.6
Температура, °С	26.1-27.1	16.7	26.0-30.5	35.0	28.2	19.0	20.0	18.0-19.0	22.0	23.8	23.0
Общая минерализация, г/л	15.9-20.0	15.3	15.9-16.0	50.3	13.3-14.0	21.6-29.0	27.0-30.5	9.0-11.1	13.0-13.2	27.0	27.0-27.6
Na ⁺ +K ⁺ , г/л	9.43	4.03	4.14	19.0	3.44	6.19	9.43	3.29	4.03	19.03	3.44
Ca ²⁺ , г/л	0.96	0.67	0.73	0.22	0.64	0.80	0.96	0.35	0.67	0.22	0.64
Mg ²⁺ , г/л	0.89	0.53	0.66	0.16	0.56	0.77	0.89	0.31	0.53	0.16	0.56
Cl ⁻ , г/л	11.36	6.04	7.63	28.4	6.57	11.54	18.11	5.33	6.22	16.86	16.87
SO ₄ ²⁻ , г/л	1.32	3.70	2.47	2.19	1.84	2.17	0.85	1.33	1.96	0.15	0.23
HCO ₃ ⁻ , г/л	0.23	0.34	0.26	0.35	0.30	0.12	0.23	0.47	0.34	0.35	0.30
PO ₄ -P, мг/л	0.92	0.75	0.36	2.1	1.4	1.95	0.92	2.2	0.75	2.1	1.4
NH ₄ ⁺ -N, мг/л	3.8	3.1	3.28	0.64	3.6	1.76	3.8	0.27	3.1	0.64	3.6
NO ₃ ⁻ -N, мг/л	< 0.1	0.09	0.08	0.09	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07
Fe _{общ.} , мг/л	0.28	4.0	0.42	1.1	1.5	0.24	0.28	0.11	4.0	1.1	1.5
Cu, мг/л	0.0021	0.002	0.0022	0.002	0.0022	0.0028	0.0021	0.0021	0.002	0.002	0.0022
Zn, мг/л	0.0056	0.0057	0.0056	0.0058	0.0055	0.0075	0.0056	0.0055	0.0057	0.0058	0.0055
Mn, мг/л	0.7	1.4	0.30	0.6	1.1	0.72	0.70	0.15	1.4	0.6	1.1
Al, мг/л	<0.04	<0.04	0.04	<0.04	<0.04	<0.04	<0.04	<0.04	<0.04	<0.04	<0.04
Нефтепродукты	0.031	0.028	0.024	0.028	0.026	0.025	0.031	0.026	0.028	0.028	0.026
СПАВ (анион)	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025	<0.025

Примечания к таблице 2: В – верхнее течение реки, С – среднее течение реки, Н – нижнее течение реки; аналитическая обработка гидрохимических образцов воды произведена аккредитованной гидрохимической лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» г. Самара.
Notes to table 2: В – upper flow, С – middle flow, Н – lower flow; the hydrochemical water samples were

analyzed by the hydrochemical laboratory OOO "Center for Water and Geological Environment Monitoring" in Samara.

Водные сообщества. Прокариотный состав сообществ цианобактериальных матов и содержимого кишечников биоты, в частности личинок хирономид (Chironomidae, Diptera) изучали методом высокопроизводительного секвенирования фрагментов генов 16S рРНК. Тотальную ДНК выделяли модифицированным методом ферментативного лизиса (Белькова, 2009). Чистоту ДНК контролировали с помощью фотометрии на приборе NanoDrop 8000 (Thermo Fisher Scientific Inc., США) и электрофореза в 1.5%-ном агарозном геле. Концентрацию ДНК определяли на флюориметре Quantus (Promega, США) с применением набора Quanti Fluor dsDNA (Promega, США). С использованием ДНК и праймеров S-D-Bact-0341-b-S-17 и S-D-Bact-0785-a-A-21 (Klindworth et al., 2013) был амплифицирован переменный участок V3-V4 гена 16S рРНК и созданы библиотеки. Секвенирование проводили по протоколу «Illumina», США (16S Metagenomic ..., 2013) на секвенаторе MiSeq с набором реактивов MiSeq Reagent Kit V3 («Illumina», США) в Центре коллективного пользования научным оборудованием «Персистенция микроорганизмов» Института клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН.

Материал по составу микробных сообществ в донных субстратах и бионтах обрабатывали комплексом биоинформатических программ USEARCH, включая слияние парных ридов, фильтрацию по качеству ридов и отбор по длине ампликонов (минимальный размер – 280 bp). Кластеризацию операционных таксономических единиц (ОТЕ) проводили на уровне 97% сходства. Таксономическую классификацию ОТЕ проводили с использованием веб-платформы RDP (прокариоты) и базы данных Silva (эукариоты). Анализ альфа и бета разнообразия проводили в программной среде Qiime2.

Альгоценозы. Сбор и обработка альгологического материала проведена с использованием общепринятых методов (Водоросли, 1989). Пробы фитопланктона отбирали в горизонте 0-0.5 м, концентрировали фильтрацией через мембранные фильтры с диаметром пор 1 мкм с применением вакуумного насоса. Биоразнообразие водорослей и структурные характеристики сообществ водорослей исследовали в мезо- и полигалинных реках преимущественно в среднем и нижнем участках рек. Образцы проб для определения состава и количества фитобентоса отбирали на разных биотопах: песчаных, песчано-илистых, илистых грунтах, в пленках водорослей цианобактериальных матов. Исследовали обрастания на погруженных частях тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и на макроводорослях (*Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees). Пробы собирали в местах с глубинами 0.1-0.6 м, с помощью цилиндрической трубки диаметром 5 см. Количественный состав фитобентоса из пробы 30-50 мл, взятой пробоотборником, осуществляли в образцах аликвот (0.1 см³) в 2-3 повторностях. Количественный учет обрастаний вели с помощью смыва водорослей с определенной площади субстрата. Пробы фиксировали 40%-ым раствором формальдегида. Диатомовые водоросли идентифицировали в постоянных препаратах. Фитопланктон рек изучен по результатам исследований в 2008-2015 гг., фитобентос – в 2012-2014, 2017 гг. (Горохова, Зинченко, 2014, 2016, 2020).

Функциональные особенности сообществ зоопланктона были исследованы в мезогалинных и полигалинных реках. Для отбора проб процеживали 50 л воды (газ – 80 мкм) с фиксацией проб 4%-ым раствором формальдегида. Обследовано 13 участков среднего и нижнего течения 5 рек. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975). Сообщества зоопланктона оценивали по видовому богатству, численности, биомассе, индексу видового разнообразия Шеннона (H_p , H_b), рациону мирных и хищных беспозвоночных, суточной продукции. Биомассу планктона определяли по аллометрическим уравнениям связи массы тела с его линейными размерами или прямым

взвешиванием на аналитических весах OHAUS PA 214C с дискретностью 0.1 мг. Расчет элементов энергетического бюджета планктона выполнен «физиологическим» методом в соответствии с традиционным протоколом (Методы определения продукции ..., 1968; Методические рекомендации ..., 1984б), позволяющим с единых позиций подойти к расчетам величины продукции многовидовых сообществ. Интенсивность энергетического обмена животных характеризовали через скорость потребления кислорода, которую рассчитывали по степенным уравнениям связи (Общие основы изучения ..., 1979). Константные коэффициенты уравнений для разных групп планктонных беспозвоночных использовали согласно публикациям (Методы определения продукции ..., 1968; Общие основы изучения ..., 1979; Алимов, 1989). При расчете рационов допускали, что усвояемость пищи растительноядным зоопланктоном составляет 60%, хищным – 80%. Трофический статус факультативных хищников определяли прямым микрокопированием содержимого желудочно-кишечного тракта.

В расчетах продукции зоопланктона считали, что 1 мг сырой массы зоопланктона содержит 0.056 мг С или в энергетическом эквиваленте 0.6 кал, а коэффициент использования ассимилированной энергии на рост зоопланктонных организмов K_2 принимали по рекомендациям А.Ф. Алимова (1989).

Таксономический состав и количественные характеристики мейобентоса изучены при отборе проб в устьевых участках соленых рек в весенний и летний периоды. Детальное описание станций отбора проб приводится в уже опубликованных ранее работах (Gusakov, Gagarin, 2012; Гусаков, 2019). Первичную обработку и анализ материала осуществляли общепринятыми для донной мейофауны методами (Методика изучения ..., 1975; Gusakov, Gagarin, 2012). В качестве пробоотборника использовали трубку от микробентометра С-1 (диаметр 34 мм, площадь сечения ~9 см²). В каждой точке выполняли по три подъема грунта и придонной воды (по 5-10 см каждого слоя), которые объединяли в интегральную пробу и фиксировали 4%-ым раствором формальдегида. В лаборатории пробы промывали через сито с ячейей 82×82 мкм. Остатки проб окрашивали красителем Бенгальским розовым по методике D.D. и J.D. Williams (1974) с последующим просмотром в камере Богорова под бинокулярным микроскопом. Просмотр препаратов таксонов из разных систематических групп выполняли на световом микроскопе Nikon Eclipse 80i с цифровой видеокамерой Nikon DS-Fi1 и ПК с программой NIS-Elements D 3.2 для визуализации и анализа полученных изображений. Вычисление суточной продукции донной мейофауны выполняли физиологическим методом с использованием рекомендаций, уравнений и коэффициентов (Методы определения ..., 1968; Методические рекомендации ..., 1984а; Курашов, 2007). При переводе биомассы в сухой вес принимались следующие величины: Turbellaria – 15% от сырого веса (Ankar, Elmgren, 1976), Nematoda – 23% (Ankar, Elmgren, 1976), Oligochaeta – 17% (Liperovskaya, 1948; Ankar, Elmgren, 1976), остракоды *Cyprideis torosa* (с раковинной) – 25% (Herman, Neip, 1982), другие Ostracoda (с раковинной), Cyclozoidea, Harpacticzoidea и личинки водных насекомых (Diptera) – 20% (Голубков, 2000; Liperovskaya, 1948; Ankar, Elmgren, 1976). Для пересчета продукции в углеродные единицы применялись следующие значения содержания $C_{орг.}$ в сухой массе животных: 45% для ракушковых рачков (с раковинной) и личинок хирономид (Kaeriyama, Ikeda, 2004; Zinchenko et al., 2014), 49% для личинок прочих Diptera (Liess, Hillebrand, 2005) и 50% – для остальных таксонов мейобентоса (Waters, 1977).

Структурно-функциональные характеристики сообществ макрозообентоса исследованы в 5 соленых реках, впадающих в гипергалинное оз. Эльтон: Хара, Ланцуг, Большая Саморода, Чернавка, Солянка (рис. 1). Исследования проведены в апреле и августе 2006-2010 гг., в сентябре 2008 г., в мае 2011-2012 гг., в июле 2011 г., в августе 2006-2013 гг., в мае и августе 2014, 2017-2019 гг. Образцы бентоса собирали на 19 постоянных станциях в прибрежье и медиали мезогалинных и полигалинных рек. Отобрано 380 количественных и

качественных образцов грунта. Методы сбора и обработки материала, использованные при анализе многолетних данных сообществ макрозообентоса, перечень публикаций для определения видового и таксономического состава гидробионтов приведены ранее (Зинченко, Головатюк, 2010; Зинченко и др., 2010; Зинченко, 2011; Zinchenko et al., 2011, 2014). Для оценки донных сообществ использовали: число видов, численность (экз./м²), биомассу (г/м²), индекс видового разнообразия Шеннона – H бит/экз.

Расчет продукции. Методика отбора проб и расчета продукции массовых видов хирономид *Chironomus salinarius*, *Cricotopus salinophilus* и *Chironomus aprilinus* в 2006-2010 гг., при анализе питания личинок двукрылых с применением биохимических маркеров опубликованы ранее (Zinchenko et al., 2014). Для расчета продукции макрозообентоса в разные годы в рр. Большая Саморода, Чернавка, Хара на станциях прибрежной зоны и в медиали рек среднего и устьевого участков, то есть в местах ежегодного откорма пролетных и перелетных птиц, был произведен отбор образцов грунта штанговым дночерпателем (1/250 м²) по 8 подъемов на каждой станции с последующим интегрированием проб. Камеральную обработку образцов, подсчет и взвешивание производили в лаборатории на электронных весах Pioneer ТМ с дискретностью 0.01 г. Измерение температуры воды в реках выполняли в течение суток с 15-минутным интервалом (WTW, MultiLine, Germany). Диапазон температуры в сутки – 5-7°C.

Метод расчета продукции в р. Большая Саморода при изучении сезонной динамики сообществ макрозообентоса в среднем и устьевом участках реки в 2013-2014 гг. представлен ранее (Golovatyuk et al., 2020). Удельная продукция макрозообентоса P (сухая масса в г/(м²·сутки)) для таксонов Ceratopogonidae, Psychodidae, Orthocladiinae, Chironominae, Diptera, Coleoptera и Heteroptera была рассчитана по уравнениям С.М. Голубкова (2000). Расчет продукции малощетинковых червей (Oligochaeta) и амфипод *Gammarus lacustris* выполнен с использованием литературных данных средней удельной скорости роста их популяций (Заика, 1972). Выполнен расчет продукции массовых галофильных цератопогонид (Ceratopogonidae) в донных сообществах полигалинных рек Чернавка и Солянка при отборе проб бентоса в разные месяцы 2007-2015 гг. (Golovatyuk et al., 2018).

Статистический анализ зависимостей планктонных и донных сообществ. Анализ описанного выше материала проводили с целью проверки нескольких научных гипотез.

1) Существует ли объективная зависимость популяционной плотности видов отдельных сообществ от факторов окружающей среды (минерализация воды с учетом ионного состава, $P_{\text{общ.}}$, температура воды – t°C, содержание O₂, pH, зарастаемость участков макрофитами, скорость течения, глубина и др.) или биотическая структура сообществ соленых рек формируется под действием случайных причин?

2) Каков характер пространственного распределения численности отдельных таксонов и можно ли выделить в биотопически однородных участках рек ассоциации видов со взаимно согласованной реакцией на изменения факторов среды?

3) Какие виды можно считать информативными индикаторами различных комбинаций факторов окружающей среды?

4) Существуют ли значимые взаимодействия консорционного типа между планктонными и донными сообществами?

На основе подготовленной базы данных были сформированы исходные матрицы показателей, позволяющие выполнить проверку сформулированных гипотез и выявить значимые закономерности с использованием различных методов статистического анализа и многомерной ординации. В частности, таксономический состав различных сообществ на 15 станциях многолетних наблюдений был представлен 24 видами организмов макрозообентоса, 36 – мейобентоса и 28 – зоопланктона. Блок абиотических факторов включал 19 синхронно измеренных показателей, таких как T°C воды, минерализация, O₂, содержание взвешенных

веществ, концентрации катионов, анионов и биогенных элементов.

В целях нормализации выборок исходных показателей предварительно выполнялась логарифмическое или χ^2 -преобразование данных. Матрицы дистанций для проведения многомерного анализа формировались с использованием меры видового сходства Брея-Кёртиса.

Для решения перечисленных задач использовалась совокупность различных классических и современных статистических методов (Зинченко и др., 2018). Степень изменчивости видового состава донных сообществ и статистическую значимость факторов, обуславливающих вариацию видов, оценивали с использованием как традиционного многофакторного, так и непараметрического дисперсионного анализа (прMANOVA; Anderson, 2001). Декомпозицию структуры сообществ выполняли с использованием различных алгоритмов кластеризации, процедуры TWINSpan, моделей видового разнообразия и построения иерархических деревьев. Зависимости между компонентами экосистемы и факторами среды оценивали на основе коэффициентов обычной и матричной корреляции Мантеля, а также обобщенных моделей регрессии со смешанными параметрами. Выделение подмножества значимых индикаторных видов осуществляли с использованием индекса IndVal Лежандра-Дюффрене.

Центральное место в анализе занимали многомерные методы ординации. Структура сообществ макрозообентоса и влияние факторов среды выявлялись с использованием традиционных методов канонического корреспондентного анализа ССА (Canonical Correspondence Analysis; Ter Braak, 1986) и многомерного неметрического шкалирования (NMDS, nonmetric multidimensional scaling). Интерпретацию ординационных диаграмм основывали на учете закономерностей, возникающих при двухмерном проецировании многомерных данных (Zinchenko et al., 2011). Для оценки сопряженности двух матриц, содержащих временные периоды 2013 и 2018 гг., или трех матриц с описанием сообществ зоопланктона, мейобентоса и макрозообентоса использовали группу новых методов, основанных на симметричном анализе ковариаций (*covariance-based methods*), в том числе обобщенный прокрустов анализ, анализ совместной инерции, обобщенный канонический корреляционный анализ, регрессия и дискриминация с использованием частных наименьших квадратов и другие интегрированные методы редукции данных с использованием латентных структур (Шитиков, Зинченко, 2019).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием языка и специализированных пакетов интерактивной вычислительной среды R 3.6, электронных таблиц Microsoft Excel и программы Canoco 4.5.

Результаты исследований

Входящие в состав бассейна гипергалинного оз. Эльтон мезо-, поли- и гипергалинные речные системы функционируют в условиях стохастических, а часто и экстремальных природно-климатических возмущений, характерных для аридных зон юга России (Zinchenko et al., 2017).

Структурно-функциональные изменения планктонных и донных сообществ высокоминерализованных рек обычно сопровождаются усилением регуляции этих процессов за счет увеличения продуктивности первичных звеньев трофических уровней при включении в круговорот биогенных веществ за счет обменных потоков азота и фосфора на границе вода – донные отложения.

Трофическое состояние и продукционно-деструкционные процессы

Преобладающими анионами в воде рек Чернавка, Солянка, Малая Сморогда являются ионы хлора, а в реках Хара, Ланцуг и Большая Саморода велика роль хлоридных и сульфатных ионов. По соотношению главных ионов солевого состава в реках преобладают

воды хлоридно-натриево-калиевые и сульфатные (Номоконова и др., 2013). Увеличение доли хлоридных ионов характерно для устьевых участков мезогалинных рек. По преобладающим катионам вода относится к натриевой, натриево-магниевой и магниевой группе (табл. 2). Из биогенных элементов содержание общего фосфора и минерального азота характерны для вод эвтрофного типа. Притоки оз. Эльтон отличаются высоким биогенным потенциалом, который по-разному реализуется в их продуктивности. Так, содержание хлорофилла «а» в период исследований в реках варьировало в широком диапазоне – от 2.8 до 341 мг/м³. При оценке скорости фотосинтеза и первичной продукции в устьевых участках рек Хара, Чернавка и Ланцуг эти показатели изменялись от уровня эвтрофных до гиперэвтрофных при положительной корреляции (0.71) между скоростью фотосинтеза и количеством хлорофилла «а» (Номоконова и др., 2013).

В августе-сентябре 2017, 2018, 2019 гг. с целью исследования функциональных особенностей планктонных и донных ценозов впервые были проведены исследования активности продукционных и деструкционных процессов первичной продукции диатомовых альгоценозов на фоне исследований циано-бактериальных сообществ (ЦБС) в устьевых участках полигалинных рек, что позволило подтвердить их высокий продукционный потенциал.

Установлено, что содержание общего фосфора ($P_{\text{общ.}}$) соответствовало уровню гиперэвтрофных водотоков, изменяясь от 0.10 до 2.97 мг/л. По содержанию фосфора выделяются полигалинные реки Чернавка и Солянка, в которых концентрация общего фосфора соответственно составляет 0.19 и 0.26 мг/л ($P_{\text{общ.}}$). Содержание фосфатного фосфора (P) в р. Чернавка – 0.029 мг/л, а в р. Солянка – 0.011 мг/л. В мезогалинных реках Хара, Ланцуг и Большая Саморода содержание общего и фосфатного фосфора высокое, соответствует величинам 0.83-1.44 мг/л ($P_{\text{общ.}}$) и 0.56-1.28 мг/л (P) соответственно. В полигалинных реках соотношение фосфатного и общего фосфора – 20-24%, в мезогалинных реках – 34-94%. Коэффициент корреляции величин минерализации вод и содержания общего фосфора равен (-0.95), а с содержанием фосфатного фосфора – (-0.93).

Содержание хлорофилла «а» имеет значительные колебания в соленых реках в зависимости от сезона года (от 2.9 до 154.2 мкг/л), что характерно для водотоков эвтрофно-гиперэвтрофного типа. В 2019 г. зарегистрированы высокие значения хлорофилла «а» как в полигалинной реке Чернавка – (112.1 мкг/л), так и в мезогалинной р. Ланцуг – 124.1 мкг/л. Коэффициент корреляции величин минерализации вод и содержания хлорофилла «а» равен (-0.89).

В мелководных соленых и солоноватоводных реках бактериальная трансформация органического вещества происходит в основном в донных отложениях и на границе раздела вода/грунт (Fischer, Pusch, 2001; Fischer et al., 2002a). В зависимости от типа донных отложений и комбинации абиотических и биотических факторов уровень развития бактериобентоса, величины бактериальной продукции и интенсивность процессов трансформации веществ варьируют в широких пределах (Starink et al., 1996; Hamels et al., 2001; Fischer et al., 2002a, 2002b).

В устьевых участках рек Чернавка, Ланцуг и Хара в 2018-2019 гг. был выявлен существенный разброс величин численности (2.9-11.6 триллион клеток/м²) и биомассы (239-1037 мг С/м²) бентосных бактерий (табл. 3). Суточная бактериальная продукция в донных осадках мезогалинных рек составляла 101-740 мг С/(м²·сут), время генерации изменялось от 22.6 до 45.3 часов (табл. 3). Результаты исследований сопоставимы с известными литературными данными (Sander, Kalff, 1993; Starink et al., 1996; Fischer et al., 2002b). Наибольшая и наименьшая скорости роста бактерий зафиксированы в реках Ланцуг и Хара, соответственно. Расчетный диапазон величины первичной продукции в донных отложениях рек, полученный по методу (Cole, Findlay, 1988), составляет ~500-5000 мг С/(м²·сут) что хорошо согласуется с прямыми данными о первичной продукции донных автотрофных сообществ (Канапацкий и др., 2018).

Таблица 3. Бактериобентос и его продукция в устьевых участках соленых рек (2018, 2019 гг.).
Table 3. Bacteriobenthos and its production in mouth sections of the saline rivers in 2018, 2019.

Показатели	Чернавка			Хара		Ланцуг
	Май 2018	Август 2018	Август 2019	Август 2018	Август 2019	Август 2018
Численность, трлн. клеток/м ²	7.98	2.9	4.8	3.3	4.8	11.6
Биомасса, мг С/м ²	1036.5	238.8	220.4	307.8	237.3	679.0
Средний объем клеток, мкм ³	0.573	0.334	0.164	0.392	0.178	0.221
Время генерации (Т), час	32.7	28.0	33.6	42.1	45.3	22.6
П/Б-коэффициент, 1/сут	0.66	0.81	0.64	0.48	0.44	1.09
Продукция (П), мг С/(м ² ·сут)	687.9	193.5	141.0	149.3	101.3	740.1
Элиминация (Э), мг С/(м ² ·сут)	235.1	39.8	123.4	166.6	80.4	374.1

В донных осадках мезогалинных рек Ланцуг и Хара простейшие, по-видимому, являются одними из основных потребителей бактерий. В сутки они потребляют от 51% (р. Ланцуг) до 112% (р. Хара) суточной продукции бактериобентоса. Большая интенсивность выедания бактерий простейшими и низкая скорость роста в р. Хара, возможно, и определяет относительно небольшую общую численность бактериобентоса в ней, по сравнению с р. Ланцуг. В полигалинной р. Чернавка за счет выедания простейшими элиминируется от 21% до 88% суточной продукции бактерий в зависимости от сезонных условий (табл. 3). Так, в августе 2018 г. общая численность бентосных бактерий была низкой, несмотря на малую элиминацию простейшими. Возможно, что основной вклад в элиминацию бактерий вносят личинки многочисленных хирономид – селективные потребители бактерий (Zinchenko et al., 2014). То есть в донных осадках соленых рек включение бентосных бактерий в пищевые сети может происходить не только через «микробиальную петлю», но и с использованием «классической» пастбищной цепи, что характерно для эвтрофных вод (Алимов и др., 2013).

Биомасса и первичная продукция донных автотрофных сообществ варьируют в широком диапазоне: 20-903 мг Chl *a*/м² и 0.2-21 мг С/(м²·ч), соответственно (Канапацкий и др., 2018). Кратковременность наблюдаемых эффектов (в течение суток) развития бактериобентоса и процесса их продуцирования позволяют констатировать значительные пертурбации на верхних трофических уровнях, в том числе в условиях сезонной вариабельности абиотических факторов (табл. 2).

Характеристика микробных сообществ донных субстратов

Впервые проведенное исследование таксономического и функционального разнообразия прокариот в образцах циано-бактериальных матов, отобранных в устьевых участках высокоминерализованных рек Чернавка и Большая Саморода, позволило выявить около тысячи операционных таксономических единиц (ОТЕ), относящихся к 20 филумам. Более 99% ридов приходилось на домен *Bacteria*, лишь единичные последовательности относились к домену *Archaea*. Наиболее разнообразными по таксономическому составу были филумы бактерий *Proteobacteria*, *Planctomycetes*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, *Verrucomicrobia*, *Actinobacteria* и *Cyanobacteria*. Во всех исследуемых образцах доминировали представители классов *Alphaproteobacteria*, *Gammaaproteobacteria*, а также филумов *Bacteroidetes*, *Balneolaeota* и *Cyanobacteria* (рис. 3). Подробная характеристика исследованных микробных сообществ представлена ранее (Канапацкий и др., 2018).

Фототрофная функциональная основа матов была обусловлена развитием цианобактерий

и пурпурных серных бактерий. Преимущественное развитие в матах получили нитчатые цианобактерии, формирующие пространственную основу мата. В матах р. Чернавка цианобактерии были представлены родами *Arthrospira*, *Phormidium* и *Jaaginema* sp., в р. Большая Саморода – родами *Lyngbya* и *Phormidium*, а также *Nodosilinea* и *Leptolyngbya*. Аноксигенные фототрофы в матах р. Чернавка были представлены преимущественным развитием пурпурных серных бактерий *Halochromatium* sp. и *Ectothiorhodospira* sp., а в субстратах р. Б. Саморода – *Halochromatium salexigens*, *H. roseum*, *Halochromatium* sp. и *Ectothiorhodospiraceae* spp. Незначительную долю занимали представители филумов *Chlorobi* и *Chloroflexi*, некоторые таксоны которых способны к фотосинтезу.

Структура сообществ матов рек Чернавка и Большая Саморода, изученная методом высокопроизводительного секвенирования ДНК, оказалась схожей с матами гипергалинных лагун Герреро-Негро в Мексике (Harris et al., 2016) и Гамелин Пул в Австралии (Allen et al., 2009), а также строматолитобразующими матами острова Литл Дэрби в Исландии (Casaburi et al., 2016). Во всех этих сообществах доминантами являются представители *Cyanobacteria* и *Proteobacteria*, которые составляют более половины ридов во всех исследованных образцах.

Для выявления функциональных особенностей массовых популяций сообществ соленых рек была проведена оценка микробного сообщества массовых в донных субстратах соленых рек личинок хирономид (*Chironomidae*, *Diptera*). Проведено секвенирование 4 образцов ДНК, выделенной из кишечника двух видов личинок *Cricotopus salinophilus* и *Chironomus salinarius*, питание которых ранее было исследовано с помощью биохимических маркеров (Zinchenko et al., 2014). Каждый из образцов содержал 10 кишечника или собственно личинок. Концентрация ДНК во всех образцах не зависела от вида хирономид, однако из кишечника выделялось большее количество ДНК, чем из образцов, содержащих личинки (табл. 4). Конечный выход ДНК зависел от степени гомогенизации кишечника и личинок.

По результатам 16S метагеномного секвенирования в образцах микробиома хирономид было получено 295806 ридов, содержащих 262 операционных таксономических единиц (ОТЕ). Наблюдалось крайне высокое разнообразие прокариот, независящее от таксономической принадлежности хирономид. ОТЕ, относящиеся к доменам *Archaea* и *Bacteria* были представлены 14 филумами, 27 классами, 83 семействами и 137 родами. Кривые разрежения, показывающие число выявляемых ОТЕ в зависимости от количества секвенированных последовательностей, относительно сходно достигали плато во всех образцах (рис. 4), что свидетельствует о практически полном выявлении видов прокариот.

Для оценки альфа-разнообразия были рассчитаны индексы Шеннона, Chao1 и ACE (табл. 5). Несмотря на сопоставимое число ОТЕ прокариот, индекс Шеннона достоверно выше в микробиомах хирономид *Cricotopus salinophilus*, потребляющих преимущественно диатомовые водоросли, по сравнению с образцами селективных бактериофагов *Chironomus salinarius* (Zinchenko et al., 2014), что может свидетельствовать о большем разнообразии микробиома *Cricotopus salinophilus*.

В образце личинок *C. salinophilus* были наиболее представлены филумы *Proteobacteria* (47%), *Firmicutes* (45%), *Actinobacteria* (4%), *Bacteroidetes* (1.2%) и *Chloroflexi* (0.68%). В образце кишечника *C. salinophilus*, по сравнению с самой личинкой, существенно возросла доля *Firmicutes* (58%), *Actinobacteria* (16%) и *Chloroflexi* (3%), тогда как доля *Proteobacteria* (18%) и *Bacteroidetes* (1.28%) значительно уменьшилась. Таким образом, в кишечнике *C. salinophilus* грамположительные бактерии *Firmicutes* и *Actinobacteria* преобладают над грамотрицательными *Proteobacteria* и *Bacteroidetes*, в отличие от микробиома собственно личинки, где наблюдается обратное соотношение. Это может свидетельствовать о наличии у *C. salinophilus* собственной симбионтной микрофлоры, представленной в основном грамотрицательными бактериями *Proteobacteria* и *Bacteroidetes*, которые плотно ассоциированы с поверхностью личинок и частично поступают в просвет кишечника.

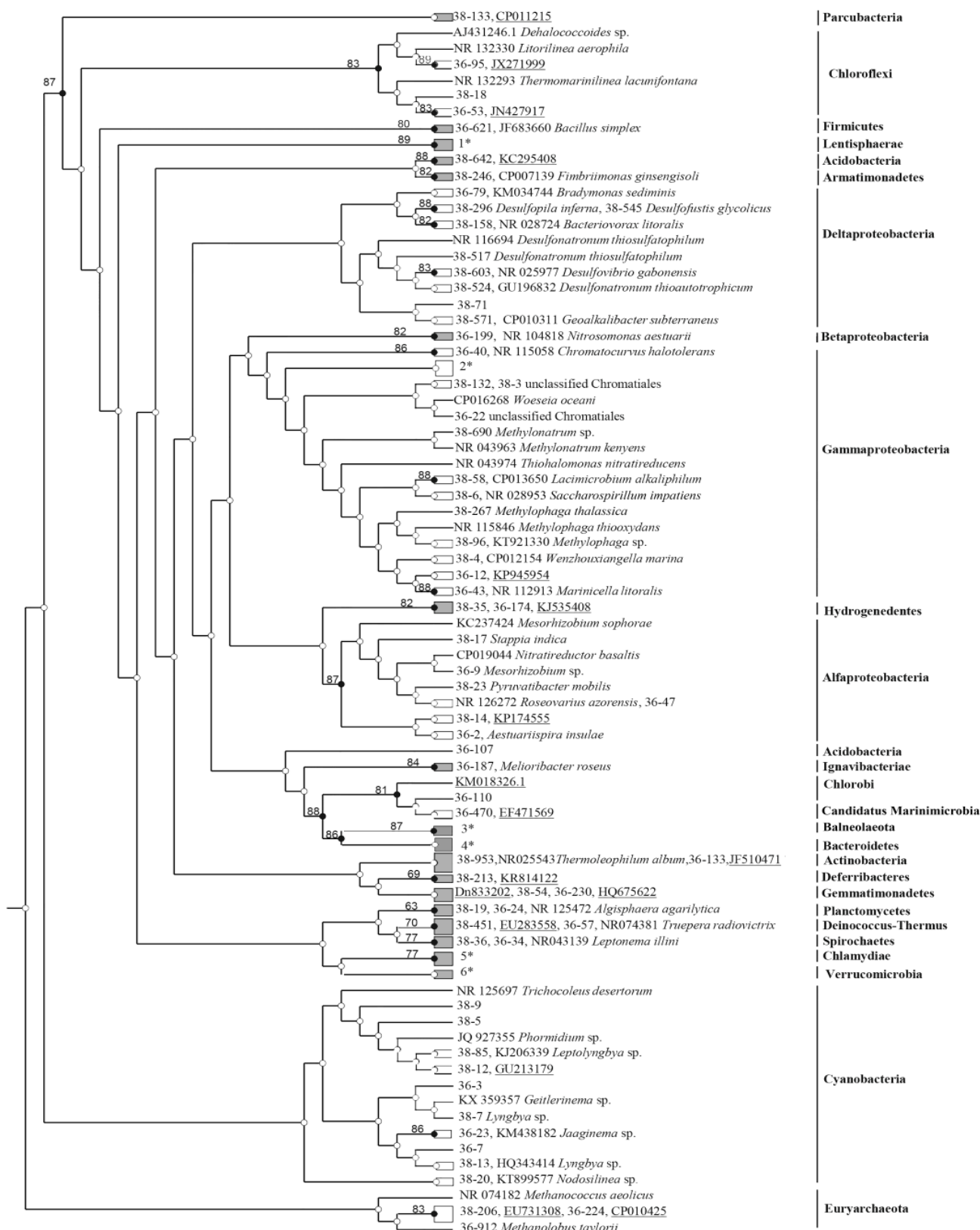


Рис. 3. Объединенная кладограмма филогенетического сходства последовательностей фрагмента гена 16S рРНК для доминирующих ОТЕ из библиотек циано-бактериальных матов рек Чернавка и Б. Саморода. *Условные обозначения:* кластеры, соответствующие филумам или классам (только для протеобактерий), отделены вертикальной чертой, рядом дано название;

значения бутстреп-поддержки $\geq 90\%$ не указаны, $< 90\%$ указаны над ветвями; подчеркнуты номера последовательностей некультивируемых организмов. **Fig. 3.** Combined cladogram of phylogenetic similarity of 16S rRNA gene fragment sequences for dominant OTE from the libraries of cyano-bacterial mats of the Chernavka and Bolshaya Samoroda rivers. *Legend:* clusters corresponding to phylum or class (only for proteobacteria) are separated by a vertical line, next to the name; bootstrap support values $\geq 90\%$ are not specified, and $< 90\%$ are indicated above the branches; the sequence numbers of uncultivated organisms are underlined.

Таблица 4. Концентрация ДНК (нг/мкл), выделенной из личинок и кишечника хирономид.
Table 4. Concentration of DNA (ng/ μ L) extracted from chironomid larvae and their intestines.

Название образца	Вид хирономид	Содержание образца	Концентрация ДНК (нг/мкл)
Csg	<i>C. salinophilus</i>	10 кишечника	6.61
Chsg	<i>Ch. salinarius</i>	10 кишечника	7.4
Csl	<i>C. salinophilus</i>	10 личинок	5.39
Chsl	<i>Ch. salinarius</i>	10 личинок	6.18

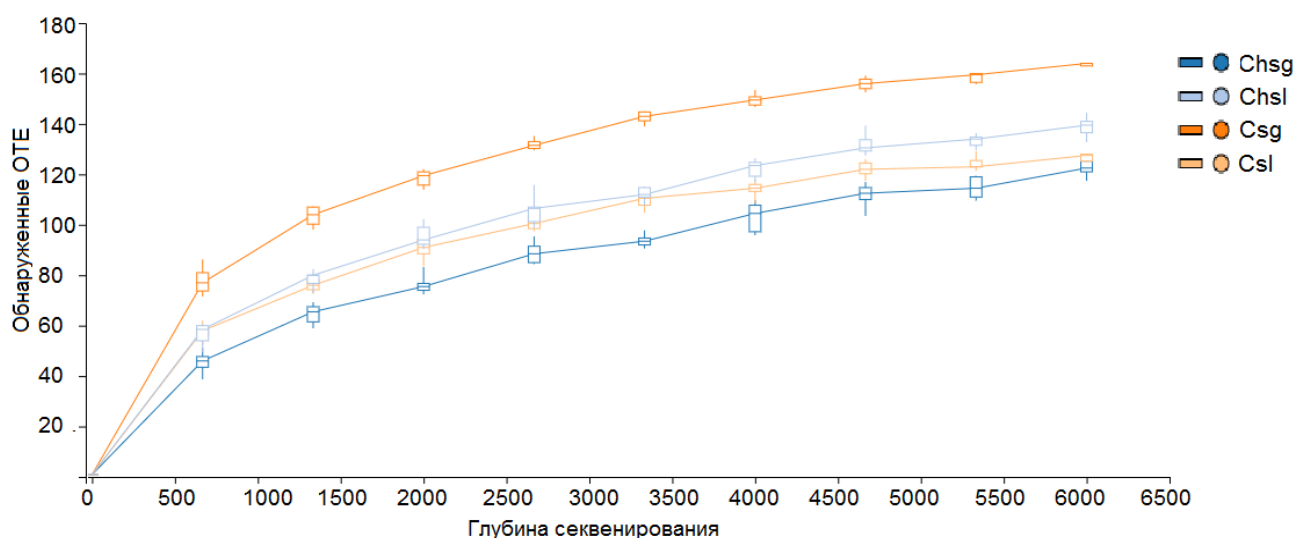


Рис. 4. Кривые разряжения ОТЕ прокариот в образцах кишечника хирономид. *Условные обозначения:* ось Y – количество обнаруженных ОТЕ, ось X – глубина секвенирования (обозначения даны в таблице 4). **Fig. 4.** Prokaryotic OTE discharge curves in chironomid intestinal samples. The Y-axis is the number of detected OTE, and the X-axis is the sequencing depth (see Table 4 for the Legend).

В образце личинок *Chironomus salinarius* как и в кишечнике преобладали филумы *Firmicutes* (83%), *Proteobacteria* (12%), *Actinobacteria* (3%), *Chloroflexi* (1%). Таким образом, в образце личинок *Ch. salinarius* существенно преобладают представители *Firmicutes* по сравнению с *C. salinophilus*, что происходит за счет уменьшения доли *Proteobacteria*. По-видимому, собственная симбионтная микрофлора *Ch. salinarius* развита слабо, поэтому и особой разницы в составе микробиома личинок и содержимого кишечника не отмечено.

Таблица 5. Основные показатели альфа-разнообразия ОТЕ прокариот в образцах кишечника личинок хирономид. **Table 5.** The main indicators of alpha-diversity of OTU of prokaryotes in intestinal samples of chironomid larvae.

Образец	Количество родов, экз.	Количество ОТЕ, экз.	Индекс Шеннона (Shannon), бит/экз.	Индекс Chao1	Индекс ACE
<i>C. salinophilus</i>	68870	164	2.84	180.02	171.72
<i>Ch. salinarius</i>	83519	149	1.81	177.05	193.91

По-видимому, предстоит еще совершенствование методики исследований для достижения стабилизации результата, но, не смотря на это, очевидно, что микробиому хирономид *C. salinophilus* характерно преобладание бактерий *Serratia* и *Natranaerovirga*, а микробиому личинок *Ch. salinarius*. – *Clostridium* и *Romboutsia*. Полученные различия могут быть связаны с наличием нормальной микробиоты, специфичной для каждого вида или рода хирономид, что в будущем планируется уточнить, расширив спектр исследуемых таксонов.

Разнообразие и структура альгоценозов

В фитопланктоне соленых рек зарегистрировано 134 вида и внутривидовых таксона водорослей из 7 систематических отделов, в фитобентосе – 144, эпифитоне – 42. Видовое разнообразие создают в основном Bacillariophyta и Cyanoprokaryota с различной долей Chlorophyta (рис. 5). Ведущая роль водорослей этих трех отделов отмечена и в количественной структуре альгоценозов планктона (рис. 6), сообществ фитобентоса и эпифитона, состоящих в основном из диатомовых ассоциаций и цианобактериальных сообществ (табл. 6).

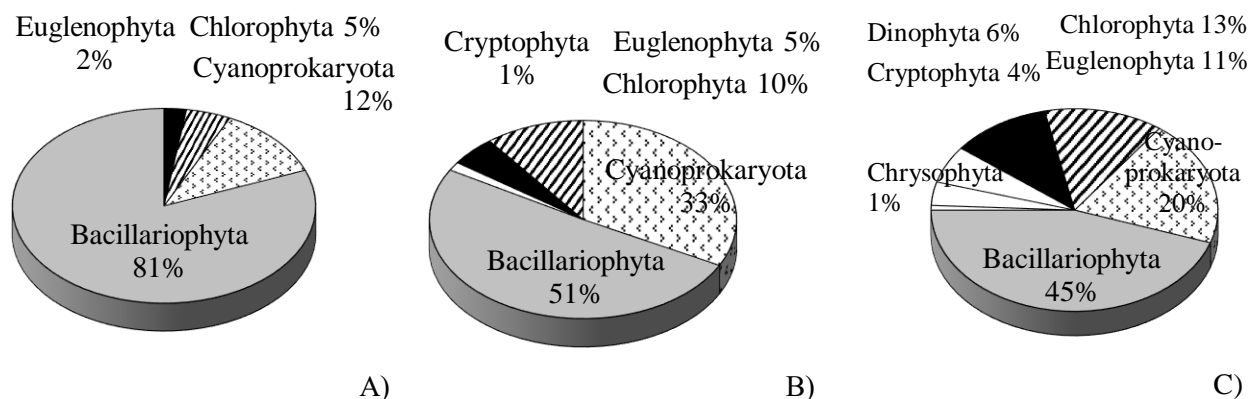


Рис. 5. Соотношение числа видов водорослей разных отделов в альгофлоре А) эпифитона, В) фитобентоса и С) фитопланктона (Горохова, Зинченко, 2020). **Fig. 5.** The ratio of the number of algae species of different departments in the algoflora of A) epiphyton, B) phytobenthos and C) phytoplankton (Горохова, Зинченко, 2020).

Сравнительный анализ многолетних (2008-2019 гг.) данных планктонных сообществ водорослей высокоминерализованных рек выявил выраженные изменения видовой и количественной структуры, их сезонной динамики в условиях воздействия климатических и сезонных абиотических факторов. Подробные данные о фитопланктоне рек бассейна оз. Эльтон опубликованы ранее (Горохова, Зинченко, 2014, 2016).

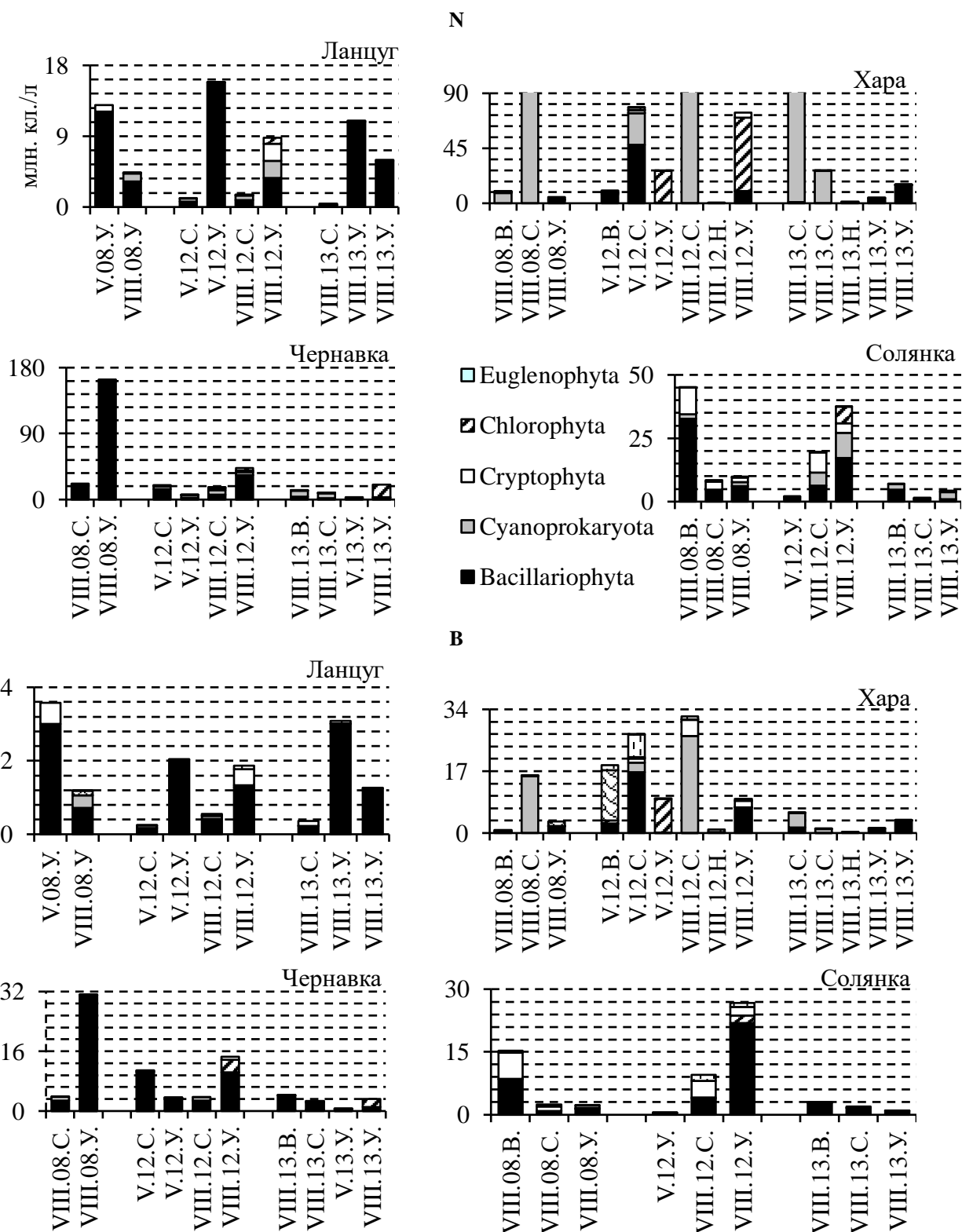


Рис. 6. Соотношение численности (N) и биомассы (B) доминирующих групп водорослей в фитопланктоне мезогалинных (Ланцуг, Хара) и полигалинных (Чернавка, Солянка) рек
Fig. 6. The ratio of the abundance (N) and biomass (B) of the dominant groups of algae in the phytoplankton of mesohaline (Lantsug, Khara) and polyhaline (Chernavka, Solyanka) rivers.

Таблица 6. Численность (млн. клеток/м²) и биомасса (г/м²) микроводорослей в основных типах альгоценозов соленых рек (Горохова, Зинченко, 2020). **Table 6.** Microalgae abundance (million cells/m²) and biomass (g/m²) in the main types of algocenoses of saline rivers (Горохова, Зинченко, 2020).

Река	Тип альгоценоза					
	Диатомовый фитобентос		Цианобактериальные сообщества		Эпифитон	
	Vacillariophyta	Vacillariophyta+ Cyanoprokaryota	Плѐнки	Маты	Enteromorpha instestinalis	Phragmites australis
Чернавка	<u>686-22476</u> 0.7-7.6	<u>733-17211</u> 0.9-4.2	<u>755-12176</u> 0.09-1.3	<u>7562-96834</u> 19.7-154.9	0.5-1 0.001-0.01	<u>225-1064</u> 0.01-0.4
Солянка	<u>599-18081</u> 0.8-6.9	<u>599-15653</u> 0.1-3.9	<u>599-13579</u> 0.12-1.5	<u>9563-61904</u> 17.9-136.8	–	<u>199-1159</u> 0.02-0.5
Большая Саморода	<u>1085-31172</u> 0.6-10.0	<u>865-36173</u> 0.3-5.3	<u>865-23126</u> 0.1-1.9	<u>20789-417472</u> 20.4-567.6	<u>6-14</u> 0.01-0.12	<u>317-3176</u> 0.1-0.6
Хара	<u>490-10834</u> 0.5-6.4	<u>488-10204</u> 0.4-2.9	<u>578-11734</u> 0.08-0.9	<u>10590-109834</u> 46.4-523.6	<u>4-9</u> 0.01-0.9	<u>231-2284</u> 0.09-0.5
Ланцуг	<u>1432-70704</u> 1.1-10.3	<u>292-9791</u> 0.04-0.7	<u>432-10764</u> 0.09-0.8	<u>2562-92834</u> 30.6-233.7	–	<u>131-1014</u> 0.04-0.3

Примечание к таблице 6: над чертой – численность, под чертой – биомасса.

Notes to Table 6: abundance is above the line, biomass is below.

Так, было показано, что, в формировании структуры альгоценозов весьма впечатляющим является участие видов бентоса и обрастаний, а в сезонной динамике выявлена синхронность изменения численности, биомассы, числа планктонных видов и донных форм водорослей. Это свидетельствует о формировании единого устойчивого пелаго-бентосного сообщества, объединяющего в единое целое пелагические и донные компоненты, что обеспечивает целостность функционирования экосистем соленых рек (Горохова, Зинченко, 2016). Численность, биомасса и содержание хлорофилла «а» в альгоценозах планктона имеют значительный диапазон величин, не проявляя достоверной корреляционной связи с уровнем минерализации. В устьевых участках рек (рис. 7) численность и биомасса альгоценозов имеют большой диапазон величин в полигалинной реке. Важно отметить, что численность альгоценозов более вариабельна, чем биомасса, что говорит о высоком продукционном потенциале доминирующих видов при разных уровнях минерализации (Горохова, Зинченко, 2014, 2016, 2020). Удельное число видов имеет высокую корреляционную связь с изменением солености. В мезогалинной реке связь достоверно ($r=0.68$, $p<0.05$) выше, чем в полигалинной, что обусловлено выпадением в полигалинных реках менее адаптивных видов.

В 2019-2020 гг. впервые дана оценка таксономической и количественной структуры альгоценозов, развивающихся на субстратах и выявлены их основные типы: диатомовый фитобентос, сообщества диатомовых водорослей с цианопрокариотами, цианобактериальные плѐнки и маты (рис. 8), эпифитон (Горохова, Зинченко, 2020). Установлено, что фитобентос является одним из основных компонентов альгоценозов соленых рек, обильное развитие которого в отдельные сезоны обусловлено мелководностью, слабым течением, прогреваемостью, высокой первичной продукцией донных автотрофных сообществ (Канапацкий и др., 2018). Так, в фитобентосе зарегистрировано 144 вида и внутривидовых таксона водорослей из 5 систематических отделов с ведущей ролью Vacillariophyta (51%) и Cyanoprokaryota (33%), соотношение которых различно в реках (рис. 6). В эпифитоне

выявлено 42 вида (>80% – Bacillariophyta). В устьевых участках рек Б. Саморода, Чернавка зарегистрированы бентосные сообщества, формируемые представителями Chlorophyta, преимущественно *Enteromorpha instestinalis* (L.) Nees и альгобактериальные сообщества зелёных водорослей порядков Cladophorales, Chaetophorales и Ulotrichales (рис. 6B).



Рис. 7. Диаграммы размаха величин численности (А), биомассы (В), удельного числа видов (С) фитопланктона среднего течения (I) и устьевых участков (II) мезогалинной (Б. Саморода) и полигалинной (Чернавка) рек. **Fig. 7.** Diagrams of the magnitude of the abundance (A), biomass (B), and the specific number of species (C) of phytoplankton in the middle reaches (I) and estuarine areas (II) of the mesohaline (B. Samoroda) and polyhaline (Chernavka) rivers.

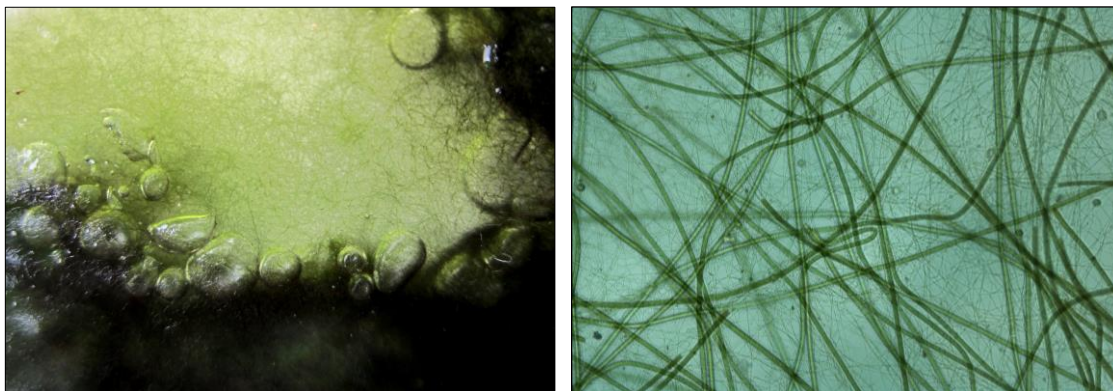


Рис. 8. Цианобактериальная пленка в р. Чернавка при увеличении в 40 и 200 раз. **Fig. 8.** Cyanobacterial film in the Chernavka River at 40x and 200x magnification.

Выявлено, что фитобентос рек представлен локальными, мозаично распределенными сообществами с малым сходством видового состава (15-25%, реже до 40%), что связано с экологической неоднородностью водотоков. Количественные показатели в альгоценозах разных рек имеют значительный диапазон величин (рис. 5). Численность и биомасса варьируют в широких пределах: (0.05-417472 млн. кл./м², 0.001-567.6 г/м²), достигая наибольших значений в цианобактериальных сообществах мезогалинных рек при минерализации до 16-19 г/л. Увеличение минерализации до 70-180 г/л в устьевых участках рек приводит не только к снижению видового богатства, но и к структурным преобразованиям автотрофного сообщества: замене планктонных и бентосных Bacillariophyta и Cyanoprokaryota

(характерных для устьев рек Приэльтонья) на планктонные Chlorophyta (рода *Dunaliella*) и пикопланктон. Примером автотрофного сообщества в условиях экстремально высокой минерализации (>100 г/л) служат альгоценозы эстуария реки Малая Сморогда. Виды рода *Dunaliella* развиваются в планктоне в отсутствие диатомового фитобентоса и цианобактериальных сообществ, обеспечивая продукционный процесс: содержание хлорофилла «а» составляет – 75-218 мкг/л. Коэффициент корреляции величин хлорофилла «а» и размерной структурой водорослей альгоценозов ($r=0.78$, $p<0.05$) обусловлен доминированием мелкоклеточных видов пико- и наннопланктонной фракций. Минерализация как фактор, влияющий на структуру сообществ, наиболее явно проявляется в устьевых участках рек. Выделены функциональные ассоциации видов, имеющих сходный диапазон экологических предпочтений и продукционный потенциал в условиях градиента минерализации из отделов Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanoprokaryota. Виды в **планктоценозах**: *Chaetoceros muelleri*+*Navicula salinarum*, *Thalassiosira weissflogii*+*Geitlerinema*, *Nitzschia closterium*+*Dunaliella*+*Tetraselmis*, *Dunaliella*+наннопланктонные Chlorophyta; **в сообществах фитобентоса**: *Amphora*+*Navicula*+*Achnanthes*; **в цианобактериальных матах**: *Phormidium*+*Leptolyngbya*+*Geitlerinema*.

Структурные особенности сообществ зоопланктона

В условиях глобального процесса изменения климата, аридизации континентальных вод соленость служит основным абиотическим фактором, определяющим таксономическое разнообразие, численность планктонных сообществ в континентальных и океанических водах (Хлебович, Аладин, 2010). С увеличением минерализации воды в континентальных водоемах и водотоках биоразнообразие зоопланктона снижается, проявляя определенную чувствительность к росту минерализации (Алимов, 2008; Short et al., 1991; Velasco et al., 2006).

Сообщества зоопланктона соленых рек представлены в разные годы 17-29 видами и надвидовыми таксонами. Основу видового богатства составляли коловратки (Rotatoria – 17 видов), из которых преобладали представители родов *Brachionus* и *Lecane*. Видовое богатство ракообразных включало 12 видов, из которых Cladocera представлены 2 видами, Cyclopoidea – 8, Harpacticoida – 1, Ostracoda – 1 видом. Следует отметить, что в составе планктона отмечены личинки семейства Chironomidae. Впервые для рек бассейна оз. Эльтон зарегистрированы коловратки отряда Bdelloida: *Brachionus diversicornis*, *B. quadridentatus*, *Cephalodella tenuiseta*, *Colurella adriatica*, *Lecane grandis*, *L. hamata*, *L. lamellata*, *Notholca acuminata*, веслоногий рачок *Diacyclops bicuspidatus*. Виды коловраток *Testudinella obscura* и *Lecane luna* выявлены впервые для водоемов бассейна (Лазарева и др., 2013; Лазарева, 2017).

Состав зоопланктона образован преимущественно галофильными и эвригалинными галотолерантными видами, адаптированными к обитанию в условиях высокой минерализации воды и характерен для рек Приэльтонья сопредельных территорий в летний период (Лазарева и др., 2013; Лазарева, 2017). Преобладают эвпланктонные формы (коловратки подкласса Monogononta, рачки *Ceriodaphnia reticulata* и *Acanthocyclops americanus*, копеподиты и науплиусы циклопов). Планктобентосные виды составляют 37% видового богатства (кладоцера *Alona rectangula*, циклопы *Apocyclops dengizicus*, *Diacyclops bicuspidatus*, *D. bisetosus*, *Eucyclops serrulatus*, *Megacyclops viridis*, гарпактицида *Cletocamptus retrogressus*, остракода *Cyprideis torosa*, личинки насекомых).

Наибольшее число видов отмечено в мезогалинных реках Ланцуг и Большая Саморода (18 и 16 соответственно), в р. Хара – 10 видов, а в полигалинных реках Солянка и Чернавка – по 5-6 соответственно. Состав зоопланктона мезогалинных рек представлен 27 таксонами (удельное разнообразие – 7.9 ± 1.3 таксон/проба), а в полигалинных реках найдено 7 таксонов (в

пробе – 5.4 ± 0.3). Несмотря на устойчивую тенденцию снижения фаунистического богатства по мере увеличения минерализации воды, сильная гетерогенность экологических данных не позволяет подтвердить эту закономерность статистически (ANOVA: $F_{[1; 11]}=2.03$, $p=0.182$). Значимое влияние минерализации воды на таксономический состав беспозвоночных планктона проявляется на уровне своеобразия сообществ мезо- и полигалинных вод, обособленных в отдельные кластерные описания (рис. 9). Результаты многомерного шкалирования таксономического состава свидетельствуют о том, что в сравнении с сообществом полигалинных рек Чернавка и Солянка, планктонные сообщества мезогалинных рек Большая Саморода, Ланцуг и Хара отличаются повышенным разнообразием фауны.

Состав, численность, биомасса и продукция зоопланктона пяти соленых рек представлены в таблицах 7-9. Максимальными значениями показателей обилия зоопланктона характеризовались мезогалинная р. Хара, где численность сообщества составляла в среднем 2.3 млн. экз./м³, а биомасса – 7.8 г/м³. Основу (>93%) численности и биомассы зоопланктона формировала солоноватоводная коловратка из семейства Brachionidae, класса Rotatoria *Brachionus plicatilis* и в меньшей степени личинки хирономид (Diptera, Chironomidae).

Меньшими показателями обилия зоопланктона отличалась р. Ланцуг, где количественное развитие сообществ составляло 0.5 млн. экз./м³ и 1.6 мг/м³. В среднем течении по численности и биомассе преобладали коловратки *Brachionus quadridentatus* при субдоминировании (по биомассе) личинок хирономид. В нижнем течении р. Ланцуг в сообществе происходило замещение эвригалинного вида *B. quadridentatus* близкородственным *B. plicatilis*, численность популяции которого достигала 1 млн. экз./м³, а биомасса – 2.9 г/м³.

Меньшим обилием зоопланктона характеризуются реки Б. Саморода, Чернавка и Солянка. Так, численность и биомасса сообществ этих рек не превышала ~ 0.02 млн. экз./м³ и 0.7 - 1.8 г/м³ соответственно. В р. Б. Саморода по численности доминировали науплиусы циклопов, по биомассе – личинки хирономид (среднее течение) или *Cletocamptus retrogressus* и *Cyprideis torosa* (нижнее течение). Доминантами в полигалинных реках по численности были *Brachionus plicatilis* и науплиусы циклопов, по биомассе – личинки хирономид и ракушковый рачок *Cyprideis torosa* (нижнее течение р. Чернавка).

Сохраняя сравнительно стабильный таксономический состав и относительное постоянство видовой структуры, планктонные сообщества соленых рек характеризуются значительной межгодовой вариабельностью показателей количественного развития. Подобная вариабельность в большей степени характерна для мезогалинных и в меньшей свойственна полигалинным рекам. Так, например, в 2017-2019 гг. обилие планктона мезогалинной р. Хара варьировало от 0.1 до 2.3 млн. экз./м³ по численности и 0.4 - 7.8 г/м³ по биомассе, а обилие планктона полигалинной р. Чернавка в этот период изменялось от 0.02 до 0.18 млн. экз./м³ и 0.6 - 0.7 г/м³. Для полигалинных рек характерна относительная стабильность количественных показателей планктонных сообществ при постоянстве минерализации вод и гидрохимических условий.

Классификация сообществ зоопланктона рек по видовой структуре на основе биомассы позволяет выделить два основных типа сообществ: 1 – сообщество мезогалинных рек Хара и Ланцуг; 2 – сообщество полигалинных рек Солянка и Чернавка, а также р. Б. Саморода (рис. 9). Первый тип сообществ характеризуется выраженным доминированием *B. plicatilis*, высоким обилием и продуктивностью зоопланктона. Второй тип отличается умеренными количественными характеристиками зоопланктона, в котором доминантами являются личинки хирономид, остракоды и, в меньшей степени, веслоногие ракообразные.

Данные экологической ординации сообществ планктона рек (рис. 9), свидетельствуют о том, что ядром экологической структуры зоопланктоценозов являются главным образом хирономиды, коловратки, гарпактициды и веслоногие ракообразные. Для кластера рек Солянка, Чернавка и Б. Саморода в большей степени характерны личинки двукрылых, остракоды и ветвистоусые рачки.

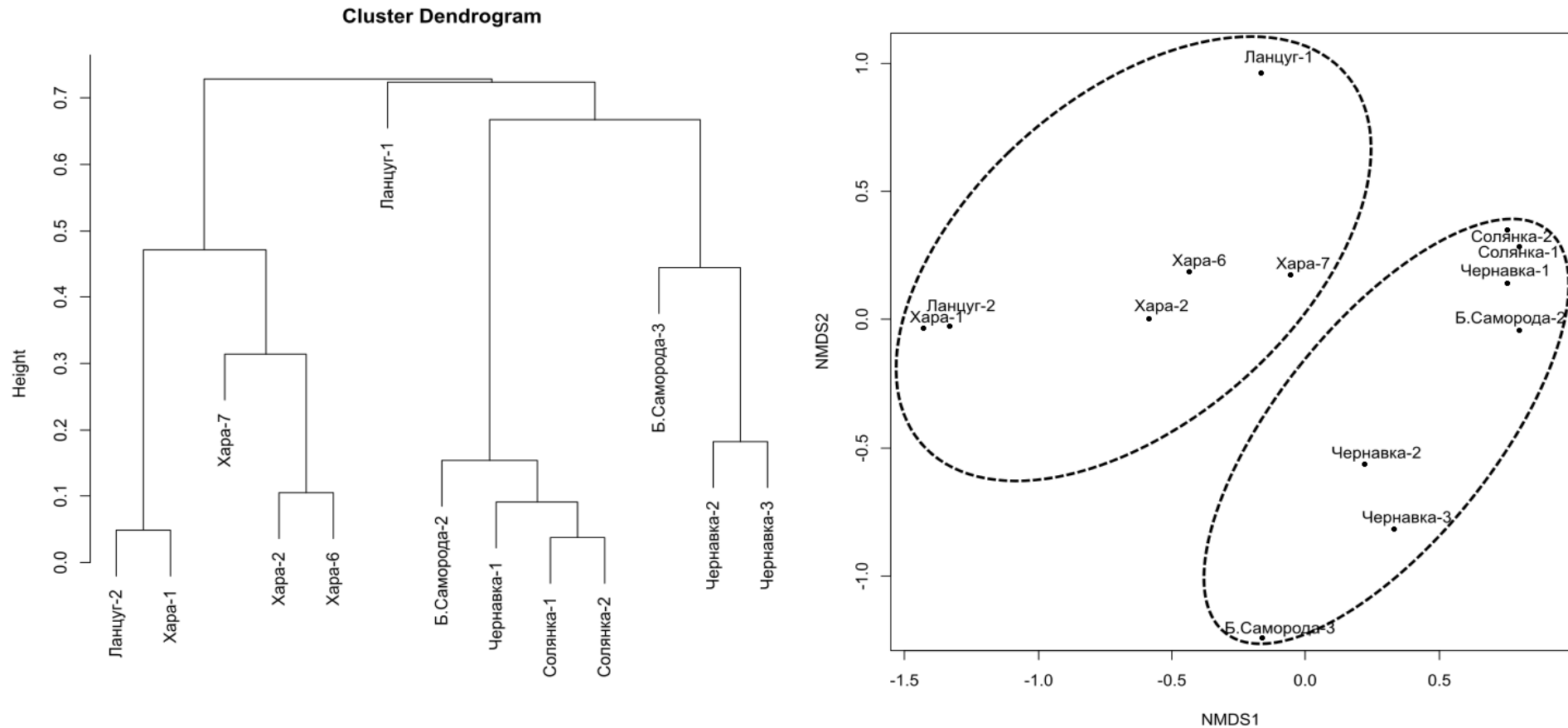


Рис. 9. Классификация сообществ соленых рек по видовой структуре с учетом биомассы зоопланктона. Слева – иерархическая кластерная диаграмма рек, полученная методом Уорда на основе меры дистанции Height. Справа – ординационная диаграмма рек в двух главных осях неметрического шкалирования NMDS1 и NMDS2. *Условные обозначения:* цифрами обозначены номера станций. **Fig. 9.** Classification of saline river communities by species structure based on zooplankton biomass. On the left – hierarchical cluster diagram of the rivers received according to the Uord method basing on the distance measure Height. On the right – ordination diagramm of the rivers on two main axes of non-metric scaling NMDS1 and NMDS2. *Legend:* the numbers of stations are marked by figures.

Таблица 7. Численность (тыс. экз./м³) зоопланктона соленых притоков оз. Эльтон в 2018 г. **Table 7.** Zooplankton population (thousand ind./m³) in the saline river of Elton Lake in 2018.

№	Река Станция Таксон	р. Ланцуг		р. Солянка		р. Б. Саморода		р. Чернавка			р. Хара			
		1	2	1	3	2	3	1	2	3	1(2)	2	6	7
ROTIFERA														
1	<i>Bdelloida</i> (non det.)	0.06	–	–	–	0.40	0.02	–	–	–	–	–	0.02	–
2	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	0.13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–	6.00	–	–	–
4	<i>Brachionus plicatilis</i> Müller, 1786	1.07	1090.7	0.38	13.20	0.02	6.80	8.83	9.40	2.17	5764.0	3116.00	48.67	151.80
5	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	6.13	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6	<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn, 1890)	0.08	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
7	<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	0.02	1.33	–	–	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
8	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	0.13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
9	<i>Lecane grandis</i> (Murray, 1913)	–	–	–	–	–	0.60	–	–	–	–	–	–	–
10	<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	–	–	–	–	–	0.40	–	–	–	–	–	–	–
11	<i>Lecane lamellata</i> (Daday, 1893)	–	–	–	–	–	0.40	–	–	–	–	–	–	–
12	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller, 1786)	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
13	<i>Polyarthra euryptera</i> (Wierzejski, 1891)	–	0.04	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
14	<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
15	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	–	–	–	–	2.20	0.40	–	–	–	–	–	–	–
CLADOCERA														
16	<i>Alona rectangula</i> Sars, 1862	–	–	–	–	–	2.00	–	–	–	–	–	–	–

Продолжение таблицы 7.

№	Река Станция Таксон	р. Ланцуг		р. Солянка		р. Б. Саморода		р. Чернавка			р. Хара			
		1	2	1	3	2	3	1	2	3	1(2)	2	6	7
17	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	0.60	–	–	–	–	–	–	–	–
CYCLOPOIDA														
18	<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1892)	0.02	–	–	–	0.04	–	–	–	–	–	–	–	–
19	<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	–	–	0.14	2.00	–	–	–	1.00	0.83	–	–	–	–
20	<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.02	–
21	<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.02	–	0.20
22	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	–	–	–	–	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
23	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	–	0.08	–	–	0.02	0.10	–	–	–	–	4.00	–	–
	Сopepodite Cyclopoida	–	1.33	–	1.33	0.40	–	–	0.40	0.67	–	10.00	0.17	0.40
	Nauplii Cyclopoida	0.08	4.00	0.14	13.20	3.80	12.00	3.17	9.80	18.50	–	72.00	0.33	7.20
HARPACTICOIDA														
24	<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	–	2.14	0.04	0.02	0.80	3.40	0.17	0.40	3.17	16.00	34.00	0.04	0.22
OSTRACODA														
25	<i>Cyprideis torosa</i> (Jones, 1850)	–	0.02	–	–	1.40	0.76	1.00	1.40	3.67	–	–	–	–
26	CHIRONOMIDAE (non det.)	0.13	0.92	0.94	3.60	1.00	0.34	1.83	1.80	1.17	–	6.00	0.28	2.06
27	DIPTERA (varia larvae)	–	0.14	0.22	0.08	0.80	0.60	–	0.04	0.02	–	–	–	0.64
ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ		7.92	1100.69	1.86	33.43	11.52	27.82	15.00	24.24	30.19	5786.00	3242.02	49.53	162.52

Таблица 8. Биомасса (г/м³) зоопланктона соленых рек в 2018 г. **Table 8.** Zooplankton biomass (g/m³) in the saline rivers in 2018.

№	Река Станция Таксон	р. Ланцуг		р. Солянка		р. Б. Саморода		р. Чернавка			р. Хара			
		1	2	1	3	2	3	1	2	3	1(2)	2	6	7
ROTIFERA														
1	<i>Bdelloida</i> (non det.)	<0.001	–	–	–	<0.001	<0.001	–	–	–	–	–	<0.001	–
2	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	0.008	–	–	–
4	<i>Brachionus plicatilis</i> Müller, 1786	0.003	2.940	0.001	0.036	<0.001	0.018	0.024	0.025	0.006	15.540	8.401	0.131	0.409
5	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	0.020	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6	<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn, 1890)	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
7	<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	<0.001	<0.001	–	–	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–
8	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
9	<i>Lecane grandis</i> (Murray, 1913)	–	–	–	–	–	<0.001	–	–	–	–	–	–	–
10	<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	–	–	–	–	–	<0.001	–	–	–	–	–	–	–
11	<i>Lecane lamellata</i> (Daday, 1893)	–	–	–	–	–	<0.001	–	–	–	–	–	–	–
12	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller, 1786)	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
13	<i>Polyarthra euryptera</i> (Wierzejski, 1891)	–	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
14	<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
15	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	–	–	–	–	<0.001	<0.001	–	–	–	–	–	–	–
CLADOCERA														
16	<i>Alona rectangula</i> Sars, 1862	–	–	–	–	–	0.024	–	–	–	–	–	–	–
17	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	0.033	–	–	–	–	–	–	–	–
CYCLOPOIDA														
18	<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1892)	<0.001	–	–	–	0.001	–	–	–	–	–	–	–	–

Продолжение таблицы 8.

№	Река Станция Таксон	р. Ланцуг		р. Солянка		р. Б. Саморода		р. Чернавка			р. Хара			
		1	2	1	3	2	3	1	2	3	1(2)	2	6	7
19	<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	–	–	0.003	0.046	–	–	–	0.023	0.019	–	–	–	–
20	<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.001	–
21	<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.001	–	0.004
22	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	–	–	–	–	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–
23	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	–	0.003	–	–	0.001	0.004	–	–	–	–	0.153	–	–
	Copepodite Cyclopoida	–	0.007	–	0.008	0.003	–	–	0.002	0.004	–	0.058	0.001	0.002
	Nauplii Cyclopoida	<0.001	0.011	<0.001	0.041	0.012	0.037	0.010	0.030	0.057	–	0.221	0.001	0.022
HARPACTICOIDA														
24	<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	–	0.028	0.001	<0.001	0.020	0.064	0.003	0.008	0.060	0.301	0.640	0.001	0.004
OSTRACODA														
25	<i>Cyprideis torosa</i> (Jones, 1850)	–	0.002	–	–	0.133	0.065	0.085	0.120	0.313	–	–	–	–
26	CHIRONOMIDAE (non det.)	0.009	0.112	0.661	2.841	0.882	0.029	1.073	0.118	0.194	–	4.217	0.094	0.862
27	DIPTERA (varia larvae)	–	0.017	0.009	0.002	<0.001	0.014	–	0.001	<0.001	–	–	–	0.014
	ОБЩАЯ БИОМАССА	0.033	3.120	0.675	2.973	1.084	0.255	1.195	0.327	0.654	15.849	13.690	0.228	1.318

Таблица 9. Суточная продукция (мг С/(м³·сут)) видов беспозвоночных планктона соленых рек – притоков оз. Эльтон в 2018 г.
Table 9. Daily production (mg C/(m³·day)) of invertebrate plankton species in the saline rivers of Elron Lake in 2018.

№	Река Станция Таксон	р. Ланцуг		р. Солянка		р. Б. Саморода		р. Чернавка			р. Хара			
		1	2	1	3	2	3	1	2	3	1(2)	2	6	7
ROTIFERA														
1	<i>Bdelloida</i> (non det.)	0.001	–	–	–	0.001	0.0001	–	–	–	–	–	0.0001	–
2	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	0.014	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	0.198	–	–	–
4	<i>Brachionus plicatilis</i> Müller, 1786	0.136	79.807	0.018	0.584	0.001	0.278	0.424	0.459	0.075	328.011	192.305	1.292	7.774
5	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	0.919	0.002	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6	<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn, 1890)	0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
7	<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	0.0002	0.008	–	–	0.0001	–	–	–	–	–	–	–	–
8	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	0.007	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
9	<i>Lecane grandis</i> (Murray, 1913)	–	–	–	–	–	0.007	–	–	–	–	–	0.0001	0.0001
10	<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	–	–	–	–	–	0.004	–	–	–	–	–	–	–
11	<i>Lecane lamellata</i> (Daday, 1893)	–	–	–	–	–	0.004	–	–	–	–	–	–	–
12	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller, 1786)	0.0003	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
13	<i>Polyarthra euryptera</i> (Wierzejski, 1891)	–	0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
14	<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900	0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
15	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	–	–	–	–	0.004	0.001	–	–	–	–	–	–	–
CLADOCERA														
16	<i>Alona rectangula</i> Sars, 1862	–	–	–	–	–	0.210	–	–	–	–	–	–	–
17	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	0.154	–	–	–	–	–	–	–	–

Продолжение таблицы 9.

№	Река Станция Таксон	р. Ланцуг		р. Солянка		р. Б. Саморода		р. Чернавка			р. Хара			
		1	2	1	3	2	3	1	2	3	1(2)	2	6	7
СYCLOPOIDA														
18	<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1892)	0.010	–	–	–	0.004	–	–	–	–	–	–	–	–
19	<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	–	–	0.035	0.463	–	–	–	0.255	0.151	–	–	–	–
20	<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.002	–
21	<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.005	–	0.045
22	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	–	–	–	–	0.002	–	–	–	–	–	–	–	–
23	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	–	0.048	–	–	0.004	0.031	–	–	–	–	1.900	–	–
	Copepodite Cyclopoida	–	0.158	–	0.105	0.023	–	–	0.035	0.041	–	1.099	0.008	0.036
	Nauplii Cyclopoida	0.012	0.294	0.007	0.634	0.122	0.531	0.165	0.519	0.697	–	4.821	0.010	0.400
НАРПАСТИСОИДА														
24	<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	–	0.522	0.009	0.004	0.130	0.616	0.036	0.087	0.488	4.041	9.312	0.005	0.050
ОСТРАСОДА														
25	<i>Cyprideis torosa</i> (Jones, 1850)	–	0.015	–	–	0.501	0.347	0.537	0.764	1.423	–	–	–	–
26	CHIRONOMIDAE (non det.)	0.162	1.023	2.516	9.849	1.983	0.161	4.346	0.837	0.779	–	20.985	0.242	4.051
27	ДИПТЕРА (varia larvae)	–	0.133	0.061	0.013	0.0000	0.091	–	0.007	0.003	–	–	–	0.122
ПРОДУКЦИЯ СООБЩЕСТВА		1.265	82.011	2.645	11.653	2.929	2.282	5.507	2.962	3.656	32.250	230.428	1.558	12.479

Существенно, что в сообществе зоопланктона ярко выражена дифференциация группы видов коловраток и ракообразных что свидетельствует об их экологической специализации в сообществах рек и интегрированной целостности планктона в условиях экстремальной солености.

Таким образом, планктон соленых рек характеризуется сложной сетью взаимоотношений консорциативного типа. Высокая минерализация воды выступает в качестве экстремального гидроэкологического фактора, лимитирующего развитие разнообразных и сложно организованных сообществ планктона. В этих условиях преимущественное развитие получает ограниченное число специализированных видов. Уровень доминирования в сообществах довольно значителен, что подтверждается высокими значениями индекса Бергера-Паркера (в среднем 0.69 ± 0.07). В реках Хара и Ланцуг, где обычно превалирует один-два вида, фиксировали минимальные значения индекса Шеннона: $H_n = 0.26 \pm 0.13$, $H_b = 0.65 \pm 0.15$. Более высокие величины индекса Шеннона отмечены для планктона рр. Солянка и Чернавка ($H_n = 1.30 \pm 0.05$, $H_b = 0.71 \pm 0.28$), а максимальные значения – для р. Б. Саморода ($H_n = 1.28 \pm 0.15$, $H_b = 1.3 \pm 0.59$), подчеркивая структурное своеобразие и экологическую специфичность сообществ планктона соленых рек.

Экологическая особенность соленых рек определяет отсутствие в составе сообществ истинных планктонных хищников. Их нишу занимают малочисленные факультативно-хищные циклопы *Megacyclops viridis* и *Acanthocyclops americanus*, в желудочно-кишечном тракте которых отмечены остатки как растительной (~80% пищевого комка), так и животной пищи. Наибольшие суточные рационы зоопланктона отмечали в р. Хара и Ланцуг (>570 и 158.8 мг С/(м³·сут)), меньшие – в р. Солянка и Чернавка ($28-46.7$ мг С/(м³·сут)), минимальные – в р. Б. Саморода (1.9 мг С/(м³·сут)). Основу рациона зоопланктона на 98% обеспечивают мирные формы (детрито- фитофаги, селективные бактериофаги), а вклад рациона планктонных хищников – незначителен.

Планктон рек бассейна оз. Эльтон отличается достаточно высокими величинами показателей энергетического бюджета, в сравнении с реками региона. Так, например, для биоценозов рр. Ланцуг и Хара суточные траты на основной обмен достигают $56.1-196.3$ мг С/м³, а ассимилированная энергия достигает $93.5-336.4$ мг С/м³. Это определяет повышенные значения суточной продукции зоопланктона рек, достигающей в среднем $41.6-144.2$ мг С/м³. Основную долю (92-97%) продукции обеспечивают коловратки рода *Brachionus* (*B. plicatilis*; рис. 10, табл. 10, 11). Существенно, что на отдельных участках рек, например, в верховьях р. Хара, где зоопланктон представлен практически монокультурой *B. plicatilis*, величина суточной продукции составляет 330 мг С/м³. Это в 10-15 раз выше высокопродуктивных устьевых областей пресных континентальных водоемов (Гидроэкология устьевых областей ..., 2015). Меньшие значения энергетического бюджета сообществ отмечены для рр. Солянка, Чернавка и Большая Саморода, суточная продукция в которых не превышала 12 мг С/м³. Основу (57-87%) ее составляли личинки хирономид и ракушковые рачки.

Данные анализа сезонного развития зоопланктона (2019 г.) в устьевой зоне высокоминерализованной р. Чернавки позволили рассчитать величины показателей энергетического бюджета сообщества зоопланктона (табл. 11).

Очевидно, что состав беспозвоночных зоопланктона включает детрито- и бактериофагов. По данным прямого микроскопирования содержимого желудков некоторые виды (*Brachionus plicatilis*, *Apocyclops dengizicus* и науплиусы циклопов) также потребляли растительные клетки фитопланктона (~40% содержимого желудков). Основной вклад в продукцию сообщества вносили коловратки *Brachionus plicatilis* (39.8%), хирономиды *Cricotopus salinophilus* (22.4%) и ракушковые рачки *Cyprideis torosa* (14.6%). Существенные значения энергетических трат на

обмен и величин рациона указывают на высокую пищевую обеспеченность зоопланктона в р. Чернавка. Принимая во внимание оценки продукционных величин фотоавтотрофного компонента планктона реки, сделан предварительный расчет и показана принципиальная структура трофической планктонной сети (рис. 11).

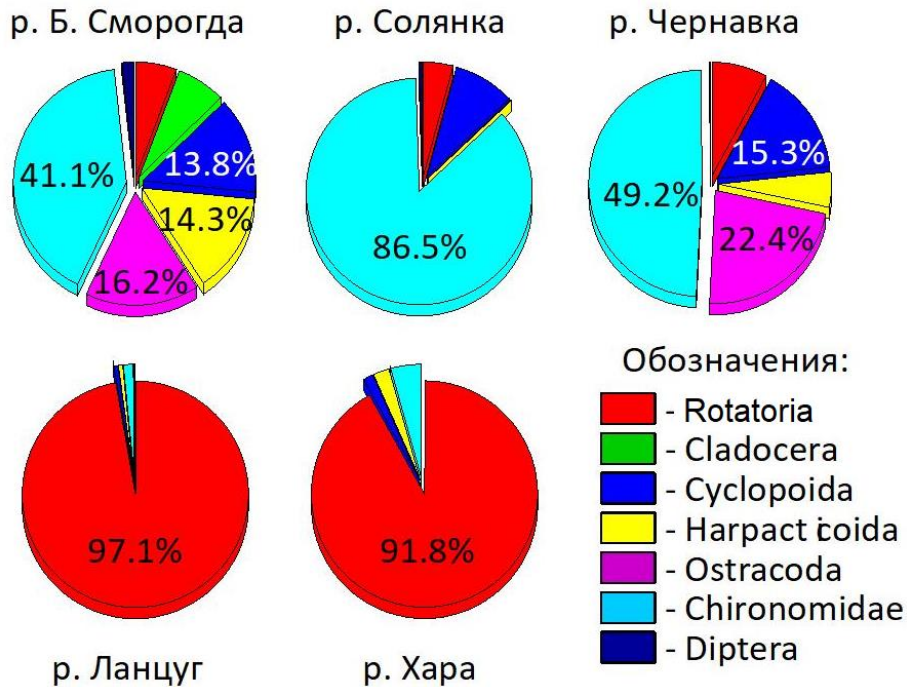


Рис. 10. Соотношение величин суточной продукции таксонов зоопланктона в соленых реках в 2018 г. **Fig. 10.** Ratio of daily production of zooplankton taxa in the saline rivers in 2018.

Основной уровень сети формирует фотоавтотрофное звено, представленное сообществами фитопланктона и циано-бактериальных матов. Несмотря на выраженное преобладание фитопланктона, микроорганизмы циано-бактериальных матов составляют значимую долю продукции автотрофов в полигалинной реке. Уровень консументов представлен бактерио- и фитофагами; облигатные и факультативные хищники в планктоне отсутствуют. Высшим звеном трофической сети в Приэльтоне являются водоплавающие и околоводные птицы, основным объектом питания которых (особенно, на ранних стадиях развития) являются беспозвоночные планктона (Антипов, 2006). Высшим консументам трофической сети доступно 1.7 мг С/(м²·сут) продукции зоопланктона.

Можно констатировать экологическую дифференциацию сообществ соленых рек, проявляющуюся в выраженных различиях в соотношении вкладов основных групп беспозвоночных в продукцию зоопланктона. Это указывает на существенные отличия в организации сообществ мезо- и полигалинных рек, что следует учитывать при оценке информационных связей в трофической сети и энергетических балансах планктонного блока гидросистемы соленых рек.

Экологическая дифференциация группы видов коловраток и ракообразных с одной стороны указывают на структурную специализацию в составе речных сообществ, с другой – свидетельствуют об интегративной целостности планктона в условиях влияния экстремальной солености. Это характеризует наличие в планктоне соленых рек сложной сети взаимообусловленных отношений консорциативного типа.

Таблица 10. Средние показатели количественного развития, экологической структуры и продукционно-энергетического бюджета сообществ зоопланктона соленых рек в 2018 г. **Table 10.** Average indicators of quantitative development, ecological structure, production and energy budget of zooplankton communities in saline rivers in 2018.

Показатель	Река				
	Ланцуг	Солянка	Б. Саморода	Чернавка	Хара
Численность, тыс. экз./м ³	554.31	17.65	19.67	23.14	2 310.02
Биомасса, г/м ³	1.58	1.82	0.67	0.72	7.77
Индекс Шеннона (по численности)	0.47	1.34	1.83	1.26	0.16
Индекс Шеннона (по биомассе)	0.66	0.18	1.28	1.07	0.65
Индекс Бергера-Паркера	0.88	0.45	0.38	0.54	0.97
Индекс выравненности Пиелу	0.27	0.11	0.51	0.62	0.41
Рацион мирных форм, кал/(м ³ ·сут)	1 687.21	500.85	176.14	278.44	6 058.94
Рацион хищников, кал/(м ³ ·сут)	1.57	0.00	1.07	0.00	25.54
Энергетические траты на обмен, кал/(м ³ ·сут)	569.93	224.85	78.95	124.28	2 120.08
Ассимилированная энергия, кал/(м ³ ·сут)	1 016.08	301.71	105.90	167.74	3 644.86
Продукция сообщества, кал/(м ³ ·сут)	446.15	76.87	26.95	43.46	1 524.77

Таблица 11. Показатели продукционно-энергетического бюджета зоопланктона полигалинной реки Чернавка в 2019 г. **Table 11.** Indicators of zooplankton production and energy budget in the polygaline Chernavka River in 2019.

№ п/п	Вид	Траты на обмен популяции (R_j), мг С/(м ³ ·сут)	Рацион питания популяции (C_{jm}), мг С/(м ³ ·сут)	Продукция популяции (P_j), мг С/(м ³ ·сут)
1	<i>Brachionus plicatilis</i>	1.654	4.992	1.353
2	<i>Apocyclops dengizicus</i>	0.467	1.034	0.156
3	Nauplii Cyclopoida	1.290	2.856	0.430
4	<i>Cletocamptus retrogressus</i>	0.115	0.254	0.038
5	<i>Cyprideis torosa</i>	1.490	3.298	0.497
6	<i>Cricotopus salinophilus</i>	2.284	5.055	0.761
7	<i>Cricotopus gr. sylvestris</i>	0.001	0.001	0.0001
8	<i>Tanytarsus kharaensis</i>	0.485	1.074	0.162

Интересной особенностью соленых рек Приэльтонья является крайне низкое участие в составе сообществ планктонных хищников и преобладание мирных форм, обеспечивающих >98% рациона зоопланктона. Сообщества отличаются высокими величинами показателей

энергетического бюджета (траты на основной обмен, ассимилированная энергия, суточная продукция), выраженным различием в соотношении основных групп беспозвоночных в продукцию зоопланктона в зависимости от уровня минерализации воды. Это свидетельствует о существенных отличиях организации сообществ мезо- и полигалинных рек, которые следует учитывать в дальнейшей реконструкции их трофической сети и расчетов энергетических балансов планктонного блока экосистемы соленых рек.



Рис. 11. Принципиальная структура трофической планктонной сети полигалинной реки Чернавка в 2019 г. *Условные обозначения:* P – продукция популяций, C – рацион; расчетные величины показателей энергетического бюджета выражены в мг C/(м²·сут). **Fig. 11.** Basic structure of the trophic plankton network of the polyhaline Chernavka River in 2019. *Legend:* P – population production, C – diet; the design values of the energy budget indices are in mgC/(m²·day).

Разнообразие и продукция сообществ мейобентоса

Сообществам мейобентоса отводится важная роль в разнообразии, трофической структуре, общих закономерностях функционирования водных экосистем континентальных водоемов (Шереметевский, 1987; Курашов 1994; 2007), тогда как их роль в экосистеме высокоминерализованных вод находится в начальной стадии изучения (Гусаков, 2019). В разные годы исследований в реках Солянка, Ланцуг, Хара, Чернавка и Б. Саморода идентифицировано 30-73 таксона мейобентоса из 12 таксономических групп. 38 таксонов

определены до видового ранга. Наибольшим разнообразием отличались нематоды (18 таксонов), а гарпактициды, остракоды и личинки хирономид представлены 4-5 таксонами (Гусаков, 2019). В разные годы исследований (рр. Чернавка, Солянка, Б. Саморода) в весенний период таксономическое разнообразие донной мейофауны существенно различалось. Так, в 2019 г. число таксонов и видов было в 1.5 раза выше, чем в предыдущие годы (2009-2018 гг.). Впервые были отмечены нематоды *Monhystrella parelegantula* (De Coninck, 1943; р. Чернавка), *Acrobeles* sp. (р. Солянка), *Chromadorina* sp. (р. Солянка), гарпактициды *Schizopera* sp. (р. Б. Саморода). Гарпактициды *M. Parelegantula* впервые отмечены для соленых водоемов России. Идентификация новых видов характерна для дальнейших исследований участков реки Малая Сморогда, характеризующихся происходящими процессами разгрузки подземных вод и образованием ключей и родников.

Подробная характеристика сообществ мейобентоса соленых рек в различные сезоны 2009-2017 гг. изложена ранее (Гусаков, 2019; Gusakov, Gagarin, 2016).

В настоящем разделе представлены данные за 2018-2019 гг. Таксономический состав мейобентоса менялся. Так, в 2018 г. наиболее распространенными были нематоды *Monhystrella parvella* (Filipjev, 1931), встречаемость – 92%, гарпактициды *Cletocamptus retrogressus* Schrankewitsch, 1875 – 62%, остракоды *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) – 62%, личинки хирономид *Cricotopus salinophilus* Zinchenko, Makarchenko, Makarchenko, 2009 – 46%). В 2019 г. впервые в бассейне оз. Эльтон был зарегистрирован круглый червь *Eumonhystera dispar* (Bastian, 1865; р. Чернавка, май), а в составе мейобентоса р. Б. Саморода – водный клещ *Hydryphantus flexuosus* (Koenike, 1885; май) и ветвистоусый рачок *Coronatella rectangula* (Sars, 1862; август). Последние два вида ранее отмечались в реке в составе макрозообентоса (Зинченко и др., 2017) и зоопланктона (Лазарева, 2017). Число таксонов и количественная структура сообществ мейобентоса в соленых реках в 2018-2019 гг. показаны в таблицах 12 и 13.

В полигалинной реке Чернавка в разные сезоны 2018 г. преобладали по численности и биомассе остракоды *Cyprideis torosa*, составляя 60-81% общей численности всех таксонов и 83-98% всей биомассы. В мае 16% общей численности составляли гарпактициды – *Cletocamptus retrogressus* Schrankewitsch, 1875 (Гусаков, 2019). В мезогалинной р. Б. Саморода численность остракод составляла 18-87% всего мейобентоса; гарпактицид *Cletocamptus confluens* – до 70% (табл. 13). В разные годы отмечалось весеннее развитие личинок хирономид (15%) и нематод (12%). По биомассе весной и летом преобладали остракоды (75-85%) и личинки хирономид, составляя 40-72% общей биомассы мейобентоса.

Численность мейобентоса в разные годы варьирует в поли- и мезогалинных реках от 18 до 3413 тыс. экз./м² (составляя в среднем 1046±294 тыс. экз./м²), биомасса – от 0.01 до 91.8 г/м² (21.3±8.3 г/м²). Наибольшая биомасса мейобентоса в 2018 г. характерна для р. Чернавка – 83-98 г/м², обусловленная развитием остракод *Cyprideis torosa* (табл. 12). Высокая численность характерна для нематод *Monhystrella parvella*, остракод *Cyprideis torosa* и гарпактицид *Cletocamptus retrogressus*. По биомассе преобладали остракоды *C. torosa*, гарпактициды *C. retrogressus* и личинки хирономид. Индекс разнообразия Шеннона не превышал 1.1±0.1 бит/экз. по численности и 0.8±0.2 бит/экз. по биомассе.

Выявлена относительная стабильность таксономического состава мейобентоса при доминировании ключевых видов, численность которых имеет значительные межгодовые различия.

В структуре мейобентоса выделяется эумейобентос – все плоские (Turbellaria) и круглые (Nematoda) черви, гарпактициды (Harpacticoida) и остракоды (Ostracoda). К псевдомейобентосу относятся малощетинковые черви (Oligochaeta) и личинки двукрылых насекомых (Chironomidae, Ceratopogonidae и др.). Циклопы (Cyclopoida) формируют в основном планктобентос. Основу мейобентоса составляли представители эумейобентоса

Таблица 12. Численность (N), биомасса (B) таксономических групп (min-max) и доминирующих таксонов мейобентоса в соленых реках в 2018 г. **Table 12.** Abundance (N) and biomass (B) of taxonomic groups (min-max) and dominant meiobenthos taxa in the saline rivers in 2018.

Река Таксон	Солянка		Ланцуг		Хара		Чернавка		Б. Саморода	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Nematoda	<u>161-318</u> 68-87	<u><0.1</u> <1-1	<u>1335-2559</u> 69-99	<u><0.1-0.1</u> 1-28	<u>4-1718</u> 13-90	<u><0.1-0.1</u> <1-8	<u>19-321</u> 3-17	<u><0.1</u> <0.1	<u>21-88</u> 6-12	<u><0.1</u> <0.1
в том числе: <i>Monhystrella parvella</i>	<u>153-312</u> 65-86	<u><0.1</u> <1-1	<u>228-1334</u> 69-88	<u><0.1-0.1</u> 1-13	<u>0-1718</u> 0-90	<u>0-0.1</u> 0-8	<u>19-319</u> 2-17	<u><0.1</u> <1	<u>7-85</u> 4-6	<u><0.1</u> <1
Turbellaria (ind.)	<u>19-58</u> 5-25	<u>0.8-4.0</u> 19-58	–	–	–	–	<u>0-25</u> 0-1	<u>0-0.5</u> 19-58	<u>0-21</u> 0-1	<u>0-1.0</u> 19-58
Oligochaeta	–	–	<u>0-2</u> 0-0.1	<u>0-0.03</u> 0-0.3	–	–	–	–	–	–
Cyclopoida	<u>2-16</u> 1-4	<u>0.1-0.6</u> 1-24	–	–	–	–	<u>2-4</u> <1-1	<u><0.1-0.2</u> <1	<u>0-2</u> <1	<u>0-0.3</u> 0-1
в том числе: <i>Apocyclops dengizicus</i>	<u>2-16</u> 1-4	<u>0.1-0.6</u> 1-24	–	–	–	–	<u>2-4</u> <1-1	<u><0.1-0.2</u> <1	–	–
Harpacticoida	<u>0-2</u> 0-1	<u>0-<0.1</u> 0-1	<u>0-580</u> 0-30	<u>0-6.6</u> 0-85	<u>2-1671</u> 7-49	<u><0.1-15.5</u> <1-96	<u>4-325</u> 1-19	<u>0.1-3.8</u> <1-4	<u>2-1080</u> 1-70	<u><0.1-11.2</u> <1-32
в том числе: <i>Cletocamptus confluens</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	<u>0-1069</u> 0-69	<u>0-11.2</u> 0-32
<i>Cletocamptus retrogressus</i>	<u>0-2</u> 0-1	<u>0-<0.1</u> 0-1	<u>0-580</u> 0-30	<u>0-6.6</u> 0-85	<u>0-1671</u> 0-49	<u>0-15.5</u> 0-96	<u>4-325</u> 1-19	<u>0.1-3.8</u> <1-4	–	–
Ostracoda	<u>4-9</u> 2-2	<u>0.1-1.2</u> 1-43	<u>0-2</u> 0-0.1	<u>0-0.1</u> 0-1	<u>0-11</u> 0-40	<u>0-0.9</u> 0-45	<u>157-1566</u> 60-81	<u>24.6-85.3</u> 83-98	<u>159-284</u> 18-87	<u>5.2-8.6</u> 54-99
в том числе: Candoninae gen. Spp.	–	–	–	–	–	–	–	–	<u>0-148</u> 0-81	<u>0-4.9</u> 0-92
<i>Cyprideis torosa</i>	<u>4-9</u> 2-2	<u>0.1-1.2</u> 1-43	–	–	<u>0-11</u> 0-40	<u>0-0.9</u> 0-45	<u>157-1566</u> 60-81	<u>24.6-85.3</u> 83-98	<u>9-173</u> 5-11	<u>0.1-17.0</u> 2-49
Ceratopogonidae (ind.)	–	–	–	–	–	–	<u>0-11</u> 0-4	<u>0-0.8</u> 0-3	–	–
Chironomidae	<u>2-11</u> 1-5	<u>0.1-0.2</u> 4-4	<u>4-16</u> 1-1	<u>0.1-1.0</u> 13-72	<u>0-25</u> 0-40	<u>0-2.0</u> 0-54	<u>12-69</u> 1-26	<u>0.9-4.0</u> 1-14	<u>0-74</u> 0-5	<u>0-3.7</u> 0-11
в том числе: <i>Chironomus</i> spp.	<u>0-2</u> 0-1	<u>0-0.1</u> 0-4	<u>2-11</u> 1-1	<u>0.1-0.5</u> 6-68	<u>0-2</u> 0-<1	<u>0-0.4</u> 0-2	<u>0-11</u> <1-1	<u>0-0.8</u> 0-1	–	–
<i>Cricotopus salinophilus</i>	<u>0-11</u> 0-5	<u>0-0.2</u> 0-4	<u>0-5</u> 0-<1	<u>0-0.5</u> 0-7	<u>0-23</u> 0-1	<u>0-1.6</u> 0-9	<u>2-69</u> <1-26	<u><0.1-4.0</u> <1-14	–	–
<i>Cricotopus gr. sylvestris</i>	=	=	<u>0-2</u> 0-1	<u>0-<0.1</u> 0-4	<u>0-11</u> 0-40	<u>0-1.1</u> 0-54	=	=	–	–

Продолжение таблицы 12.

Река Таксон	Солянка		Ланцуг		Хара		Чернавка		Б. Саморода	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Tanytarsus kharaensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0-74}{0-5}$	$\frac{0-3.7}{0-11}$
Diptera (varia larvae)	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0-2}{0-1}$	$\frac{0-0.04}{0-1}$
Всего	235-365	2.7-4.3	259-1935	0.1-7.8	18-3413	0.01-17.7	261-1930	29.6-91.8	183-1549	5.3-34.8

Примечание к таблице 12: над чертой – N тыс. экз./м², B – г/м², под чертой – %), доминанты $\geq 10\%$ от общей численности и биомассы. **Note to Table 12:** N in thousand ind./m² and B in g/m² are above the line, % is under the line; dominants are $\geq 10\%$ from the total N and B.

Таблица 13. Число таксонов мейобентоса в соленых реках и в роднике (август 2018 г.).
Table 13. Number of meiobenthos taxa in the saline rivers and the spring in August 2018.

Река Группа	Солянка	Ланцуг	Хара	Чернавка	Б. Саморода	Родник	Все реки*
Turbellaria	1	–**	–	1	1	–	1(1)
Nematoda	4	5	4	3	6	5	14(18)
Oligochaeta	–	1	–	–	–	2	1(2)
Cyclopoida	1	–	–	1	1	1	2(3)
Harpacticoida	1	1	2	1	3	1	5(5)
Ostracoda	1	1	1	1	4	1	4(4)
Ceratopogonidae	–	–	–	1	–	1	1(1)
Chironomidae	2	3	4	2	1	2	5(5)
Diptera (varia)	–	–	–	–	1	2	1(3)
Весь мейобентос	10	11	11	10	17	15	34(42)

Примечание к таблице 13: * – в скобках дано общее число видов с учетом таксонов в роднике, ** – прочерк означает отсутствие. **Notes to table 13:** * – the total species number is given in the brackets, taking into account the number of taxons in the spring, ** – absent.

(93±4% общей численности и 83±6% общей биомассы). Псевдомейобентос достигал на отдельных биотопах 30-40% общей численности и 11-72% всей биомассы; планктобентос выявлен в р. Солянка (до 24% общей биомассы). В летнем сообществе мейобентоса преобладали таксоны эумейобентоса.

Впервые проведенная оценка продукционных характеристик мейобентоса в устье полигалинной р. Чернавка в августе 2017 г. показала, что среднесуточная продукция составила 932±114 мг/м² сухого веса (Гусаков, 2018). В период исследований на двух станциях суточная продукция изменялась от 557 до 1549 мг/м². Основную долю продукции составил ракушковый рачок *Cyprideis torosa* (83.0±6.9%), а продукция хирономид *Cricotopus salinophilus* в соостве мейобентоса была – 7.7±3.8%.

Приведем результаты расчета продукции мейобентоса за сутки в 2018-2019 гг. в устьевом участке р. Чернавка. В августе продукция составила 474-813 мг/м² (сухой вес) или 215-374 мг С/м², различаясь в разные годы примерно в два раза (табл. 14-15). Основу

продукции мейобентоса составили остракоды *Cyprideis torosa* ~72% и ~20% общей продукции в 2018 г. – гарпактициды *Cletocamptus retrogressus*. В 2019 г. ~18% продукции мейобентоса заняли личинки хирономид р. *Chironomus*. Доля остальных таксонов ~1-2%.

Таблица 14. Суточная продукция представителей мейобентоса в устье р. Чернавки в августе 2018-2019 гг. ($P_{сух}$ – мг/м²·сух.веса, P_C – мг C/м²). **Table 14.** Daily production of meiobenthos species in the Chernavka River mouth in August 2018-2019 ($P_{сух}$ – mg/m² of dry weight, P_C – mg C/m²).

Год, показатель Таксон	2018 г.		2019 г.	
	$P_{сух}$	P_C	$P_{сух}$	P_C
TURBELLARIA	12.41	6.21	0.26	0.13
Nematoda:	0.18	0.09	0.17	0.09
<i>Diplolaimelloides delyi</i>	0.03	0.02	0.01	0.01
<i>Monhystrella parelegantula</i>	0.01	<0.01	–	–
<i>Monhystrella parvella</i>	0.14	0.07	0.16	0.08
Cyclopoida:	0.71	0.35	0.89	0.44
<i>Apocyclops dengizicus</i>	0.71	0.35	0.89	0.44
Harpacticoida:	155.19	77.59	29.31	14.66
<i>Cletocamptus retrogressus</i>	155.19	77.59	28.77	14.39
<i>Nitokra lacustris</i>	–	–	0.54	0.27
Ostracoda:	588.95	265.03	345.61	155.52
<i>Cyprideis torosa</i>	588.95	265.03	345.61	155.52
CERATOPOGONIDAE	–	–	2.07	1.01
Chironomidae:	55.57	25.01	95.93	43.17
<i>Chironomus</i> spp.	8.11	3.65	85.07	38.28
<i>Cricotopus salinophilus</i>	47.46	21.36	10.86	4.89
Мейобентос (всего)	813.01	374.28	474.25	215.03

Сравнительная оценка продукции мейобентоса в мезо и полигалинных рр. Хара и Чернавка в августе 2017-2018 гг. показала, что при высокой солености в р. Чернавка продукция была вдвое выше – 28.77 г/(м²·мес) сух. вес, чем в р. Хара – 14.57 г/(м²·мес) сух. вес. Основу продукции в р. Хара составляют гарпактициды *Cletocamptus retrogressus* (93.3±1.9%), в р. Чернавка – остракоды *Cyprideis torosa* (80.6±7.6%). Продукция популяции хирономид *C. salinophilus* была сопоставима в разные годы и составила 6.3±1.9% и 9.1±4.5% общей продукции мейобентоса. Величины летней продукции сообществ мейобентоса (сух. вес) в устьевых участках рр. Хара и Чернавка в разные годы различались в 1.7-3.5 раз (табл. 14, 15). Существенные различия в величинах продукции характерны для биотопов полигалинных рек. Так, в р. Чернавка на биотопах серых и черных илов преобладали остракоды *Cyprideis torosa* (52-91%), а в р. Солянка на песчано-заиленных субстратах с растительными остатками доминировали *Turbellaria* – 47-93% и циклопы *Apocyclops dengizicus*, составляя до 30% продукции мейобентоса. В мезогалинных реках величины продукции на разных биотопах варьируют. Так, в верховьях р. Ланцуг (ст. 1) продукция нематод *Monhystrella parvella* составляла 18% общей продукции мейобентоса, а хирономид *Chironomus* spp. – до 64%; в среднем течении р. Б. Саморода (ст. 3) остракоды *Candoninae* gen. spp. составляли до 95% общей продукции, а в нижнем течении р. Хара популяции хирономид *Cricotopus* sp. (ст. 6) – 84% продукции. Колебания продукции мейобентоса за

сутки составили от 0.06 до 51.71 г/(м²·мес) сух. вес (табл. 14, 15). Высокие величины продукции отмечены в устьевых участках рек и обусловлены развитием остракод – *Cletocamptus retrogressus* и *Cyprideis torosa*.

Таблица 15. Продукционные характеристики *Cyprideis torosa* и *Heterocypris salina* в устьях рек Чернавка и Б. Саморода за период исследований. **Table 15.** Production characteristics of *Cyprideis torosa* and *Heterocypris salina* in the mouth of the Chernavka and B. Samoroda rivers during the study period.

<i>Cyprideis torosa</i> (устье р. Чернавка)								
Месяц, год	VIII, 2009	VIII, 2017(1)	VIII, 2017(2)	VIII, 2017(3)	VIII, 2018	V, 2019	VIII, 2019	Среднее ±SE
N, тыс. экз./м ²	552.0	3503.5	1927.0	3093.2	1303.6	483.2	1607.7	1781.4±476.2
N%, %	90.8	85.1	79.7	86.0	75.6	77.0	94.9	84.1±2.9
B, г/м ²	33.2	117.4	87.0	94.9	85.3	47.9	49.3	73.6±12.4
B%, %	96.8	99.0	98.3	98.5	93.0	91.7	93.1	95.8±1.3
P _{СУХ} , мг/м ²	337.3	1487.6	1128.1	1207.5	588.9	319.8	345.6	773.6±199.8
P _С , мг С/м ²	151.8	669.4	507.7	543.4	265.0	143.9	155.5	348.1±89.9
P% _{СУХ} , %	87.6	96.0	96.9	94.2	72.4	68.8	72.9	84.1±5.0
<i>Heterocypris salina</i> (устье р. Б. Саморода)								
Месяц, год	VIII, 2009	VIII, 2013	VIII, 2014	V, 2015	VIII, 2018	V, 2019	VIII, 2019	Среднее ±SE
N, тыс. экз./м ²	0.4	13.3	17.8	1.1	111.1	20.0	71.4	33.6±17.0
N%, %	<0.1	1.0	4.1	0.5	7.2	28.3	31.9	10.4±5.6
B, г/м ²	0.1	2.6	2.3	0.2	1.6	4.1	12.6	3.3±1.8
B%, %	0.3	7.7	28.8	4.3	4.6	53.1	65.5	23.5±10.8
P _{СУХ} , мг/м ²	1.0	46.0	61.2	4.6	43.4	71.8	262.1	70.0±36.3
P _С , мг С/м ²	0.5	20.7	27.6	2.1	19.5	32.3	118.0	31.5±16.3
P% _{СУХ} , %	0.1	3.9	14.5	1.7	4.9	47.7	58.3	18.7±9.8

Примечание к таблице 15: N, N% – численность, B, B% – биомасса, P_{СУХ}, P%_{СУХ} – суточная продукция, сухой вес (с раковинной), P_С – суточная продукция, содержание углерода (с раковинной). **Note to Table 15:** N, N% – abundance, B, B% – biomass, P_{СУХ}, P%_{СУХ} – daily production, dry weight (with a shell), P_С – daily production, carbon content (with a shell).

Сравнение рассчитанных величин суточной продукции донной мейофаны в соленых реках с известными к настоящему времени данными для водоемов другого типа (Курашов, 2007) показывает, что продуктивность мейобентоса устьевых участков мезо- и полигалинных рек значительно превосходит таковую, известную для пресноводных озер всех трофических типов и близка к значениям, характерным для приливной зоны некоторых морей и эстуариев (Гусаков, 2018).

Таксономические, структурные и количественные изменения сообществ макрозообентоса

Сообщества макрозообентоса являются постоянным компонентом общего разнообразия экосистемы высокоминерализованных рек, структурно определяются эвригалинными видами нескольких экологических групп, выделенных нами по степени их многолетней встречаемости в участках рек с разной минерализацией (Zinchenko et al., 2017, 2018).

Впервые, в сравнении с довольно скудными литературными сведениями о донной фауне

соленых рек, нами установлены 91-93 таксона макробеспозвоночных, которые относятся к 5 крупным систематическим группам (Oligochaeta, Malacostraca, Branchiopoda, Insecta, Arachnida). Преобладают насекомые – 68 видов и таксонов (Zinchenko et al., 2017). Личинки двукрылых представлены 43 таксонами, из которых 25 составляют виды сем. Chironomidae (табл. 16). С частотой встречаемости >30% в мезогалинных реках обитают представители семейств Ceratopogonidae и Chironomidae: *Culicoides riethi*, *Cricotopus salinophilus*, *Chironomus salinarius*, а в полигалинных реках высока частота встречаемости видов *C. salinophilus*, *P. schmidti* и *Ephydra* sp. (сем. Ephydridae). В р. Ланцуг в качественных сборах отмечены брюхоногие моллюски рода *Caspihydrobia* (Андреева и др., 2020).

Таблица 16. Таксономический состав, частота встречаемости (%) и экологические группы макрозообентоса (ER – эвригалинные, GF – галофильные, GB – галобионты, GL – галоксены, EF – эфемерные) в соленых реках Приэльтона (n=365). **Table 16.** Taxonomic composition, occurrence frequency (%) and ecological groups of macrozoobenthos (ER – euryhaline, GF – halophilic, GB – halobionts, GL – haloxenes, EF – ephemeral) in the saline rivers of Elton region (n=365).

Код	Таксон	Река					Экологическая группа
		Х n=100	Л n=55	БС n=99	Ч n=69	С n=42	
1	2	3	4	5	6	7	8
Oligochaeta							
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
OIEnh.s	<i>Henlea stoll</i> 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> (Verril, 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> Piguet, 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 pseudoobtusata</i> Piguet, 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,

Продолжение таблицы 16.

1	2	3	4	5	6	7	8
OIPot.b	<i>Potamothenix bedoti</i> (Piguet, 1913)*	1.5	–	–	–	–	ER, EF
OIUnc.u	<i>Uncinaxis 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
HeCym.r	<i>Cymatia rogenhoferi</i> (Fieber, 1864) *	1.5	–	–	–	–	ER
HeIly.c	<i>Ilyocoris cimicoides</i> (Linnaeus, 1758)*	1.5	–	–	–	–	ER
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
	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

Продолжение таблицы 16.

1	2	3	4	5	6	7	8
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 schmidtii</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
ChCri.s	<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i>	31.8	32.6	23.1	–	–	ER
ChCri.p	<i>Cricotopus rufiventris</i> (Meigen, 1830)*	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 aprilinus</i> Meigen, 1838*	34.8	34.9	21.2	–	–	ER
ChChi.p	<i>Chironomus</i> gr. <i>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</i> gr. <i>lateralis</i>	4.5	4.7	–	–	–	ER
ChCld.m	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	4.5	–	1.9	–	–	ER

Продолжение таблицы 16.

1	2	3	4	5	6	7	8
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</i> sp.	–	9.3	–	–	–	ER
ChPas.p	<i>Parasmittia</i> sp.	–	2.3	–	–	–	ER EF
ChPol.n	<i>Polypedilum (P) nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	–	2.3	–	–	–	ER
ChPrc.p	<i>Procladius</i> sp.	–	4.7	–	–	–	ER
ChPse.p	<i>Psectrocladius</i> sp.	1.5	–	–	–	–	ER
ChTan.p	<i>Tanytarsus 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</i> sp.	1.5	4.7	–	–	–	ER
	Stratiomyidae						
StNem.p	<i>Nemotelus</i> sp.	3.0	7.0	1.9	7.5	–	ER GF
StOdn.s	<i>Odontomyia</i> sp.	1.5	11.6	1.9	12.5	15.4	ER GF
StStr.p	<i>Stratiomys</i> sp.	1.5	–	–	2.5	3.8	ER GF
	Tabanidae						
TaTab.p	<i>Tabanus</i> sp.	3.0	–	–	–	–	ER
	Dolichopodidae						
DI	<i>Dolichopodidae</i> gen. sp.	3.0	–	5.8	–	–	ER
	Ephydriidae						
EbEdr.p	<i>Ephydra</i> sp.	12.1	25.6	23.1	30	50	ER GF
EbPar.p	<i>Parydra</i> sp.	–	2.3	–	–	–	ER EF
	Muscidae						
MuLis.p	<i>Lispe</i> sp.	3.0	–	1.9	2.5	–	ER GF
	Arachnida						
Ar	<i>Aranei</i> gen. sp.	–	–	3.8	–	–	ER
HcHyp.f	<i>Hydryphantes (P.) flexuosus</i> Koenike, 1885	–	–	1.9	–	–	ER
HcHyp.o	<i>Hydryphantes octoporus</i> (P.) Koenike, 1896	–	–	1.9	–	–	ER

Примечание к таблице 16: * – впервые зарегистрированы для региона, ** – прочерк означает отсутствие таксонов; X – р. Хара, Л – р. Ланцуг, БС – р. Большая Саморода, С – р. Солянка, Ч – р. Чернавка; моллюски, найденные в качественных сборах (Андреева и др., 2020), не указаны. **Notes to table 16:** * – registered in the region for the first time, ** – absent taxons; X – Khara river, Л – Lantsug river, БС – Bolshaya Samoroda river, С – Solyanka river, Ч – Chernavka river; mollusks in the qualitative samples (Андреева и др., 2020) are not listed.

Уровень минерализации, который обеспечивает видам устойчивое обитание в соленых реках, находится в диапазоне от 4.0 до 41.4 г/л. Отдельные виды (*Artemia salina*, *C. salinophilus*, *Ephydra* sp.) встречаются в зоне река-озеро и при солености >100 г/л. Достоверное линейное снижение числа видов бентоса регистрируется при солености >14 г/л. (рис. 12а). Индекс видового разнообразия Шеннона в сообществах макрозообентоса за период исследований варьировал от 0.05 до 3.29 бит/экз. Между значениями индекса Шеннона и минерализацией существует достаточно тесная и статистически значимая линейная обратно-пропорциональная зависимость ($r=-0.489$, $F=57.08$, $p\approx 0$; рис. 13). В условиях динамики абиотических факторов статистическая связь общей численности ($\ln N$) донных сообществ с уровнем минерализации оказалась не выраженной ($r=-0.16$, $F=4.7$, $p=0.0315$; рис. 12б).

Высокий уровень минерализации в реках приводит к изменению всего комплекса абиотических факторов, оказывая прямое или косвенное влияние на рН водных масс, растворенный кислород и другие геоморфологические, гидрологические и гидрохимические особенности водотоков (Nielsen et al., 2003). Все 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.

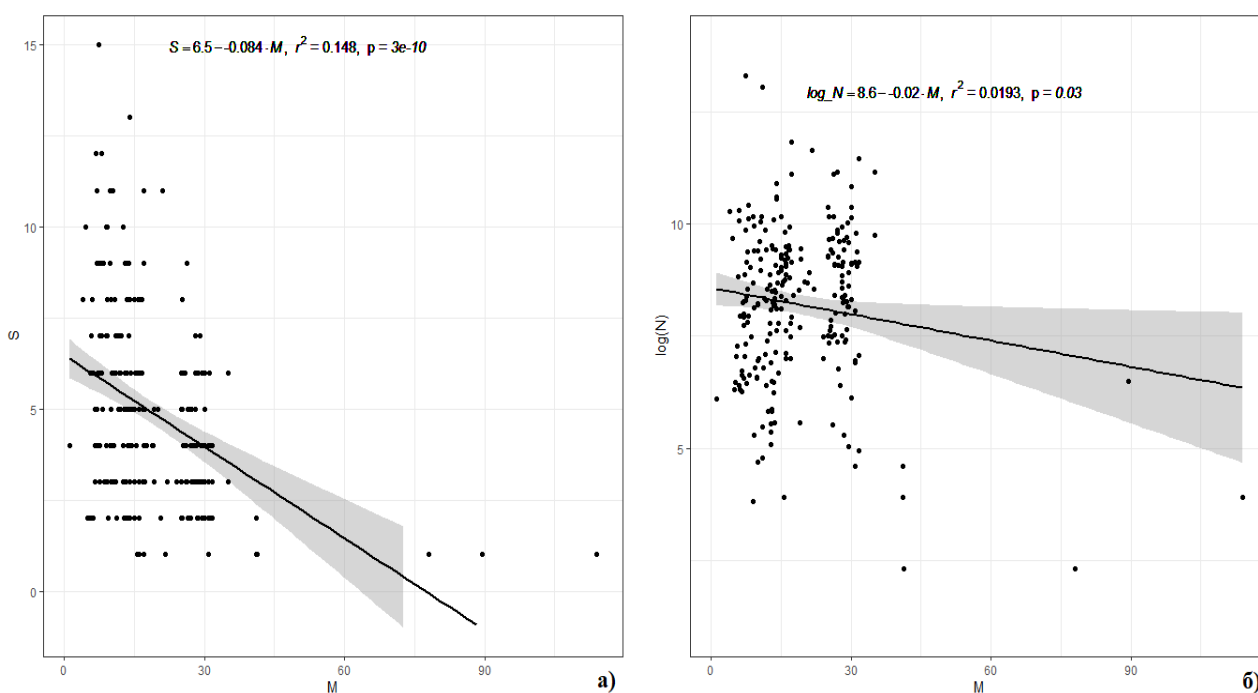


Рис. 12. Взаимосвязь между числом видов (S) макрозообентоса (а), численностью ($\log(N)$ – логарифм численности N) макрозообентоса (б), и минерализацией воды (M, г/л) в соленых реках в 2006-2019 гг. **Fig. 12.** Correlation between number of species (S) of macrozoobenthos (a), abundance ($\log(N)$) of macrozoobenthos (b) and water mineralization (M, g/l) in the saline rivers in 2006-2019.

В литературе широко обсуждаются вопросы, связанные с адаптационной способностью гидробионтов к условиям их обитания в меняющейся среде (Bayly, 1972; Timms, 1993). Известны литературные сведения обитания отдельных представителей двукрылых сем.

Ephydridae, Dolichopodidae, жесткокрылых и Heteroptera, имеющих широкий диапазон обитания при солености до 118 г/л (Rawson, Moore, 1944; Barahona et al., 2005).

В соленых реках Приэльтонья выявлено отсутствие таких групп организмов как пиявки, веснянки, ручейники, поденки (Zinchenko et al., 2017). Поденки, например, согласно литературным данным, являясь типичными представителями пресных вод, в отдельных случаях отмечены при солености не выше 2‰ в диапазоне изучаемой от 0.12 до 31.3‰ (Short et al., 1991), но могут встречаться в соленых водах до уровня солености 75 г/л (Ward, 2002; Velasco et al., 2006).

В наших исследованиях формирование донных сообществ с преобладанием галофильных ценозов хирономид *C. aprilinus*, *C. salinarius*, *T. kharaensis* отмечено в устьевых участках соленых рек.

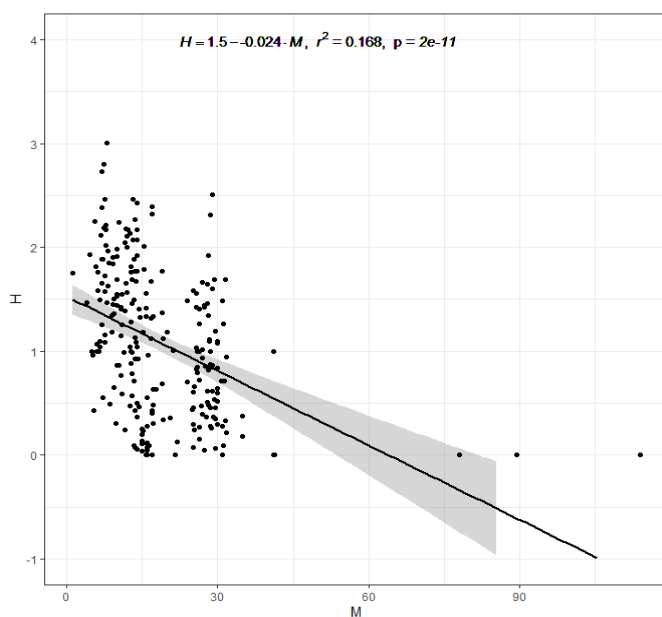


Рис. 13. Взаимосвязь между значениями индекса Шеннона (H, бит/экз.) и минерализацией воды (M, г/л) в соленых реках в 2006-2019 гг.

Fig. 13. Correlation between the Shannon diversity index (H, bits/ind.) and water mineralization (M, g/l) in the saline rivers in 2006-2019.

Доля личинок хирономид в общей биомассе донных сообществ в различных соленых реках за период исследований достигает от 26.2% до 50.4%. Наибольшая биомасса Chironomidae характерна для бентоса рек Ланцуг, Чернавка и Большая Саморода – 4.4-22.3 г/м² в среднемноголетней биомассе бентоса мезо-и полигалинных рек, составляя от 8.6 г/м² до 45.3 г/м².

Характерна специфичность распределения видов в реках в соответствие с адаптацией к условиям обитания (Zinchenko et al., 2017). Так, исключительно в р. Чернавка обильно представлены олигохеты *H. stolli*, в р. Ланцуг – *N. pseudoobtusa* и *H. naidina*, в р. Хара – *E. albidus*, в р. Б. Саморода – *P. caspicus*, *L. lineatus*. Обитание жуков *E. fuscipennis* и *H. fuscipes* приурочено к зарастаемым участкам р. Б. Саморода, а вид *B. frontifoveatus* характерен только для соленых вод р. Чернавка.

Неустойчивость среды обитания

создает условия для развития видов с жизненной стратегией экстремалов, периодичность обитания которых зависит от изменения уровня минерализации. Уместно отметить, что трофические связи в сообществах соленых рек имеют специфические особенности. Известная классификация таксонов по характеру питания гидробионтов донных сообществ претерпела выявленные изменения (Zinchenko et al., 2014). Так, с помощью биохимических маркеров установлено, что массовые для поли- и мезогалинных рек виды хирономид *Chironomus aprilinus* (Meigen, 1838) и *Ch. salinarius* (Kieffer 1915) являются селективными потребителями бактерий, а новый для науки вид *Cricotopus salinophilus* (Zinchenko et al., 2009) – потребителем диатомовых водорослей. Кроме того, в соленых водоемах нет четкой границы в распределении организмов планктона и бентоса (Zinchenko et al., 2018, 2019a, 2020), что позволяет эвригалинным животным иметь значительный диапазон размещения в пространстве абиотических факторов. Например, такие галофильные виды макрозообентоса,

как личинки двукрылых *Cricotopus salinophilus*, *Chironomus aprilius* (Meigen, 1838), *Ch. salinarius* (Kieffer 1915), *Microchironomus deribae* (Freeman, 1957), *Palpomyia schmidti* (Freeman, 1957) и другие характерны одновременно для сообществ зоопланктона и мейобентоса.

Количественное выражение участия популяций отдельных видов макрозообентоса отчетливо проявляется в многолетних изменениях количественной структуры донных сообществ в соленых реках Приэльтона (2006-2014, 2017-2019 гг.). Так, в среднем течении рек в отдельные годы отмечено массовое развитие цератопогонид, ракообразных, личинок жуков, олигохет, двукрылых и прочих таксонов (рр. Ланцуг, 2007 г.; Б. Саморода, 2008, 2012, 2013, 2019 гг.; Солянка, 2008, 2011, 2013 гг.), которые находят убежища и дополнительный источник питания 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, доля которых в общей численности (11515 ± 2098 экз./м²) бентоса составляет от 70 до 100%.

Состав преобладающих видов существенно различается. В частности, в мезогалинных реках в разные годы по численности доминировали представители инфауны: в р. Ланцуг – *Nais pseudobtusa* (2009 г.), *Uncinai uncinata*, *Homochaeta naidina* (2007, 2009 гг.), *Limnodrilus grandisetosus* (2009, 2010 гг.), в р. Хара – *Enchytraeus albidus* (2007 г.), *E. issykkulensis* (2007, 2008 гг.), *Nais communis* (2006-2009 гг.), в р. Б. Саморода – *N. communis* (2009 г.), *N. elinguis* (2011 г.), *Lumbriculus lineatus* (2012 г.). В 2013 и 2019 гг. на заросших тростником биотопах среднего участка (ст. 14) в р. Б. Саморода регистрируется увеличение численности и биомассы гаммарид *Gammarus lacustris*, а в устьевом участке массовыми становятся личинки хирономид *Microchironomus deribae*, *Tanytarsus kharaensis*, *Glyptotendipes salinus*, цератопогонид *Culicoides riethi* и олигохеты *Potamothrix caspicus*. В фауне рек только в отдельные годы встречались представители эфемерных видов. Так, в р. Чернавка найдены немногочисленные (175 экз./м²) виды олигохет *Henlea stolli* (2009 г.) и хирономид *Enchytraeus issykkulensis*, численность которых в 2007 г. была 1760 экз./м².

Плотность донного населения в реках с разным уровнем минерализации варьирует в широких пределах без четко выраженной закономерности. Отмечается значительный размах многолетних и внутригодовых колебаний численности донных организмов в мае и августе, что характерно для бентоса всех рек. Сезонная и межгодовая изменчивость состояния донных сообществ определяется, как правило, массовыми «вспышками» численности отдельных видов животных (рис. 14) при различных сценариях изменения климатических, гидролого-гидрохимических и биотических факторов. Пики численности обусловлены развитием и размножением видов, дифференцирующих в соленых реках Приэльтона разные экологические комплексы, в зависимости от их адаптации к экстремальным условиям обитания (Zinchenko et al., 2017).

Отличительной особенностью сообществ бентоса устьевых зон высокоминерализованных рек является развитие в отдельные годы монодоминантных сообществ хирономид *Cricotopus salinophilus* или цератопогонид *Palpomyia schmidti*, доля которых в общей численности может достигать 98% (2011, 2013, 2019 гг.). Выявлена колонизация некоторыми пионерными видами (*H. stolli*, *H. naidina*, *L. grandisetosus*) биотопов соленых рек, сопровождаемая циклическими изменениями их численности. В формировании донных сообществ определяющую роль играет комплекс абиотических факторов, среди которых изменение уровня минерализации и биотопические особенности рек на разных участках являются структурообразующими показателями сообществ макрозообентоса.

Оценка влияния абиотических факторов на массовые виды бентоса соленых рек с использованием ординационных методов при синхронном отборе гидробиологических образцов воды и грунта и замером гидрохимических, гидрофизических и некоторых

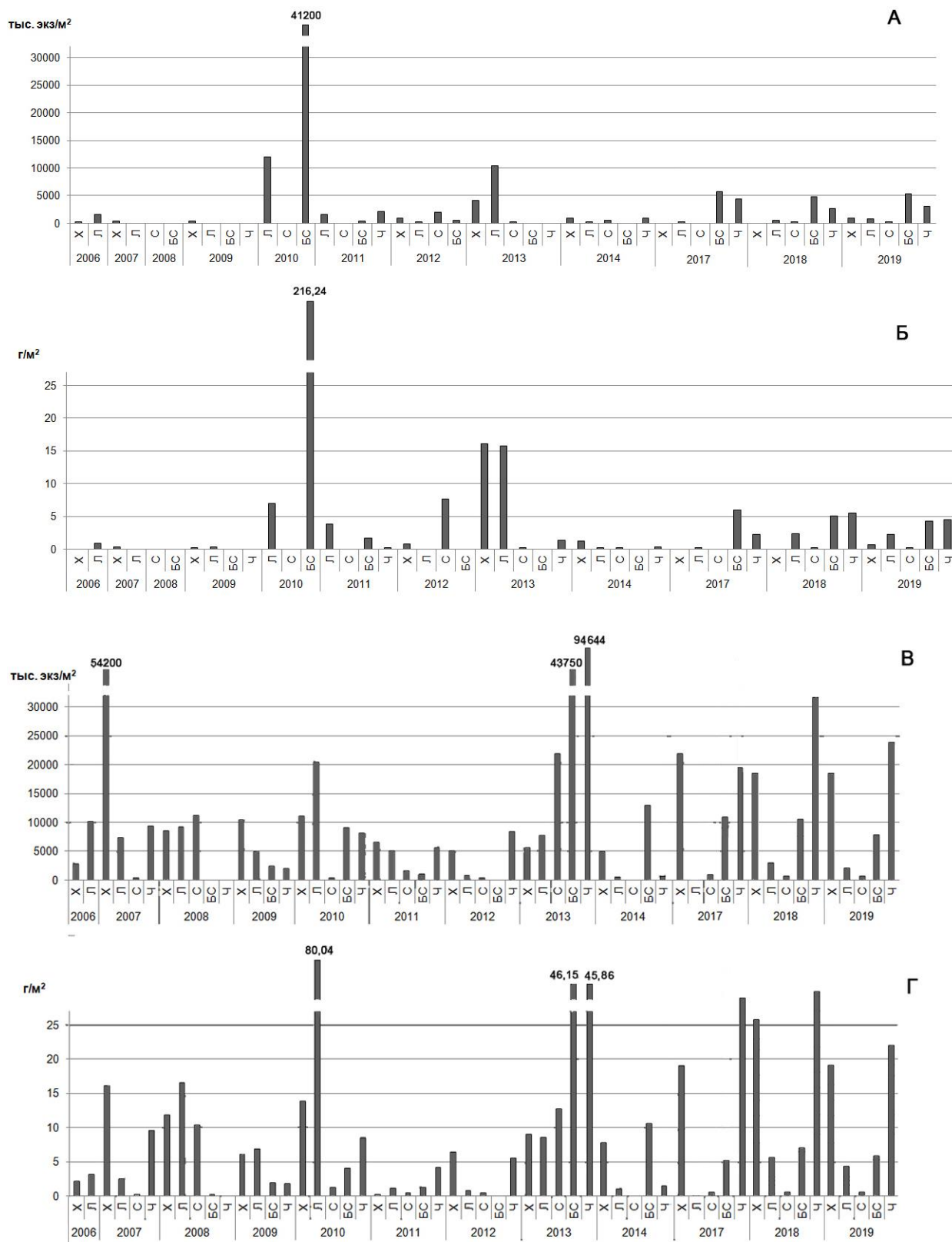


Рис. 14. Многолетняя динамика численности и биомассы хирономид в донных сообществах соленых рек в августе на участках среднего (А, Б) и нижнего (В, Г) течения рек: Хара (Х), Ланцуг (Л), Солянка (С), Большая Саморода (БС), Чернавка (Ч). **Fig. 14.** Long-term dynamics of abundance and biomass of chironomids in the benthic communities of saline rivers in August in the middle (А, Б) and lower (В, Г) flow of the following rivers: Khara (X), Lantsug (Л), Solyanka (С), B. Samoroda (БС), Chernavka (Ч).

гидрологических показателей, выявила изменения видового состава донных сообществ вдоль экологических градиентов абиотических факторов (рис. 15). Можно констатировать формирование в разные годы специфического ценоза эвригалинных видов при достаточно низкой минерализации 3-6 г/л (пр. Хара, Б. Саморода, Ланцуг) и сопряженностью с гидролого-гидрохимическими факторами (векторы R, h, pH, P_{общ.}, SO₄²⁻). Так например, виды олигохет *L. profundicola* (OILim.p), хирономид *C. aprilinus* (ChChi.a) и ракообразные *G. lacustris* (AmGam.l) характерны для илисто-песчаных биотопов с малыми глубинами, высокой зарастаемостью макрофитами и содержанием биогенных веществ. Высокая продуктивность рек обуславливает массовое развитие эвригалинных видов *P. simplex* (OIPar.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 другие (рис. 15).

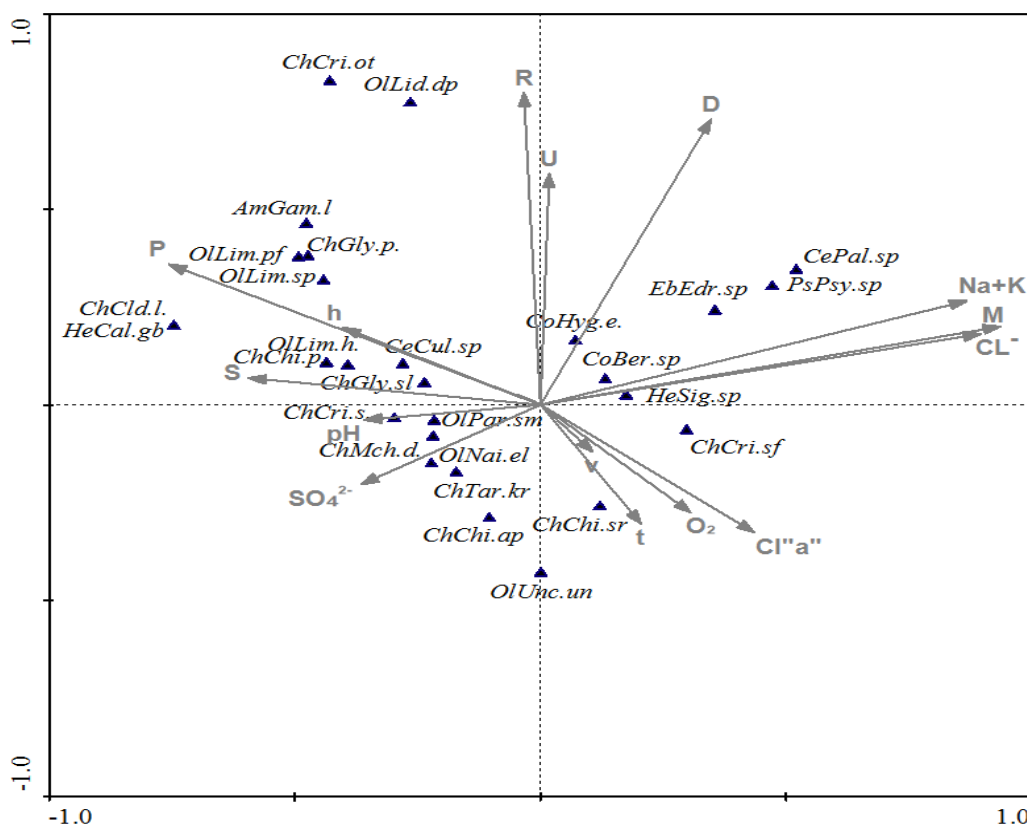


Рис. 15. Ординация взаимосвязи факторов среды и видового состава макрозообентоса методом канонического анализа соответствий (ССА) по осям главных компонент. Условные обозначения. Векторы: pH, t – температуры воды, O₂ – содержания кислорода, Cl «а» – содержание хлорофилла «а», M – минерализация воды, Na+K – катионы, SO₄²⁻ – анион, Cl⁻ – анион, D – диаметр частиц грунта, U – уклоны рек, R – степень зарастания, h – глубина реки в месте отбора проб, P – содержание общего фосфора, S – мутность; треугольники – основные таксоны (коды даны в таблице 16; Зинченко и др., 2017). **Fig. 15.** Ordination of the relationship between environmental factors and macrozoobenthos species composition visualized with canonical correspondence analysis (CCA). Legend. Vectors: pH, t – water temperature, O₂ – oxygen concentration, Cl «a» – chlorophyll «a» concentration, M – water mineralization, Na+K – cations, SO₄²⁻ – anions, Cl⁻ – anions, D – substrate grain diameter, U – slope, R – degree of overgrowth with higher vegetation, h – stream depth at the sampling site, P – total phosphorus, S – water turbidity, triangles – main taxa (IDs are shown in Table 16).

В правой части ординационной диаграммы обособился комплекс галофильных видов *B. fulvus* (CoBer.f), *Psychoda* sp. (PsPsy.p), *P. schmidti* (CePal.p), *C. salinophilus* (ChCri.f), имеющих тесную связь с основными ионами и катионами. В состав этого ценоза в разные сезоны входят виды, характерные для полигалинных рек.

В разные годы была отмечена взаимосвязь эфемерных хирономид *D. notatus* и оксифильных олигохет *E. issykkulensis* (OIEnh.i), *L. profundicula* (OILim.p), *P. bedoti* (OIPot.b) в р. Хара с содержанием кислорода (Зинченко и др., 2010). Для ряда галофильных видов хирономид родов *Chironomus*, *Tanytarsus* и *Cricotopus* изменение концентрации кислорода в придонных горизонтах не являлось средообразующим фактором.

Многомерная ординация методом канонического анализа соответствий ССА показала (рис. 15), что таксономическое богатство соленых рек зависит не только от уровня минерализации, а также от таких гидрохимических факторов как содержание кислорода и фосфора, изменяющихся в разные сезоны и годы исследований. Важное влияние оказывает специфика ионного соотношения хлоридов и сульфатов (Zinchenko et al., 2017). Велика роль гидролого-гидрофизических факторов (заращаемость макрофитами, температура воды, диаметр частиц грунта), определяющих ресурсную обеспеченность донных сообществ, что подтверждается и литературными данными (Gallardo et al., 2014).

Продукция и экологические характеристики некоторых представителей макрозообентоса

Для оценки одной из актуальных экологических проблем, а именно обмену энергией и биологических ресурсов между водными и наземными экосистемами необходимы знания биологических и функциональных возможностей экосистемы вообще и биоты, в частности. Поскольку реки являются высокопродуктивными гидросистемами, то потоки энергии и питательных веществ из русла в прибрежную зону могут превышать наземную продукцию в окружающем ландшафте, особенно в малопродуктивных регионах, таких как тундра, опустыненная степь (Ballinger, Lake, 2006; Gratton, Vander Zanden, 2009; Gladyshev et al., 2009; Zinchenko et al., 2014).

Двукрылые насекомые, включая Chironomidae, как известно, являются одним из главных переносчиков водной продукции в наземные экосистемы (Baaxter et al., 2005). Выполненная оценка продукции популяций массовых видов хирономид в соленых реках позволила установить расчетные величины продукции за месяц (16.7 г/(м²·мес) сух. вес), превышающие известные из литературы величины годовой продукции некоторых высокопродуктивных рек (Zinchenko et al., 2014). Кроме этого известно, что, помимо углерода (энергия) и неорганических питательных веществ (например, азот), водные насекомые передают в наземные экосистемы определенные биохимические компоненты, такие как незаменимые жирные кислоты (НЖК; Gladyshev et al., 2009, 2011). При оценке биохимического состава, а именно содержания физиологически важных незаменимых жирных кислот (ПНЖК), таких как, например, эйкозапентаеновая жирная кислота (ЕРА), было показано, что для эндемичного вида *Cricotopus salinophilus*, ее значение было значительно выше, чем имеющиеся литературные данные для личинок хирономид (Goedkoop et al., 2000; Sushchik et al., 2003; Makhutova et al., 2011). Доминирующие в соленых реках виды *Ch. salinarius*, *Ch. aprilinus*, *C. salinophilus* оказались важными переносчиками незаменимых жирных кислот в наземные экосистемы. Дальнейшие расчеты продукции цератопогонид (Diptera, Ceratopogonidae) в соленых реках были выполнены после проведения идентификации массового вида и определения трофического статуса вида *Palpomyia schmidti* (Szadziwski et al., 2016; Golovatyuk et al., 2018). Приведем некоторые данные расчетных величин продукции. Плотность личинок за период исследований достигала 48000 экз./м² и составила

25-42% общей численности и 26-30% общей биомассы гидробионтов макрозообентоса (табл. 17-19). Личинки *P. schmidti* в изученных соленых реках, благодаря выявленным высоким концентрациям ПНЖК, также обладают высокой питательной ценностью для мигрирующих особей птиц, как и ранее изученные личинки хирономид (Zinchenko et al., 2014; Golovatyuk et al., 2018). Доля цератопогонид в питании птиц в эстуариях соленых рек, как показывают литературные данные, может достигать 44.23% пищевого комка куликов (Andrei et al., 2009). Продукция Ceratopogonidae в весенне-летний период (табл. 17-19) в полигалинных реках Солянка и Чернавка составила 1.43-1.61 г/(м²·мес), примерно в 45-85 раз превышая известные величины годовой продукции в пресноводных реках и озерах США (Gladden, Smock, 1990). Статистический анализ (двухфакторный дисперсионный анализ) подтвердил различия в продукционных показателях личинок цератопогонид в мае и в августе (F=9.33, p<0.01; табл. 18).

Расчетные величины продукции (P) макрозообентоса в августе (табл. 19) составили для устьевого участка р. Хара – 3.45-12.5 (г/м² сух. вес), а в р. Чернавка продукция бентоса – 85.57-123.75 (г/м² сух. вес) оказалась примерно в два раза выше расчетных величин годовой продукции макрозообентоса, известных для пресноводных рек Великобритании (Tod, Schmid-Araya, 2009). Мы получили высокие расчетные величины удельной продукции и годовые P/B-коэффициенты, полученные ранее для высокопродуктивных речных систем (Benke et al., 1984; Hauer, Benke, 1991).

При оценке сезонной динамики сообществ макрозообентоса в р. Большая Саморода проведен расчет продукции (2013 г.) донных гидробионтов (табл. 20, 21). Бентофауна была представлена 30 видами и таксонами, из которых – 18 составляли двукрылые (10 видов сем. Chironomidae). На биотопах среднего и устьевого участков в мезогалинной реке расчетные величины продукции макрозообентоса варьировали. Так, на участке среднего течения, где степень зарастаемости биотопа тростником была 50-80% при доминировании амфипод *G. lacustris*, олигохет *L. profundicola* и цератопогонид *S. pictus* (Kieffer, 1919) продукция макрозообентоса составила 0.67 г/(м²·мес). В устьевом участке продукция макрозообентоса с преобладанием хирономид *Ch. salinarius*, *C. gr. sylvestris*, *C. salinophilus*, *M. deribae* и *T. kharaensis* достигала 44 г/(м²·мес).

Расчетная величина продукции макрозообентоса за год в устье реки (117 г/(м²·год)) в 5 раз превышала продукцию бентоса на биотопах среднего участка (22.54 г/(м²·год)). В устьевом участке наиболее пластичный ценоз бентоса хирономиды *M. deribae*, *T. kharaensis*, *Ch. salinarius* составляет 86.4% или 101.1 г/м² суммарной продукции макрозообентоса (табл. 20-22).

Поливальтинность популяций массовых хирономид, короткий жизненный цикл, высокие величины численности, биомассы, темпов роста обуславливают высокий диапазон величин годовых продукционных характеристик (Benke et al., 1984; Hauer, Benke, 1991; Zinchenko et al., 2014, 2019b; Golovatyuk et al., 2020).

Установлено, что к значимым факторам среды при оценке продукции различных популяций макрозообентоса относится скорость течения (p-значение=0.002, F-критерий=2.096), уровень минерализации (p=0.03, F=0.991), степень зарастаемости (p=0.002, F=6.573) и pH воды (p=0.004, F=1.77; Golovatyuk et al., 2020). Полученные высокие величины P/B-коэффициентов (табл. 20, 21) для популяций различных видов бентоса, развивающихся в условиях значительной трофности соленых рек, малых глубин, высоких среднелетних температур воды, характерны для водоемов с значительным потенциалом пищевой обеспеченности. Например, годовые P/B-коэффициенты в р. Сатилла (Satilla River, USA) для хирономид трибы *Tanytarsini* составили 176-184, для *Cricotopus* sp. – 99-118, для *Cladotanytarsus* sp. в реках Польши годовые P/B-коэффициенты были 45-46, для *Polypedilum* sp. – 32-34 (Benke et al., 1984; Grzybkowska, 1989).

Таблица 17. Средняя биомасса (В, г/м², сухой вес) личинок Ceratopogonidae, температура воды (Т, °С), темп роста (С, сутки⁻¹), продукция за сутки (Р, г/(м²·сут), сух. вес), продукция за месяц (Р, г/(м²·мес), сух. вес) в реках Чернавка и Солянка (минерализация – 17-31 г/л).

Table 17. Average biomass (В, g/m², dry weight) of Ceratopogonidae larvae, water temperature (Т, °С), growth rate (С, day⁻¹), production per day (Р, g/(m²·day), dry weight), production per month (Р, g/(m²·month), dry weight) in the Chernavka and Solyanka rivers (mineralization=17-31 g/l).

Дата	В	Т	С	Р в сутки	Р в месяц
р. Чернавка					
15. 08 2007	0.008	23.4	0.11	0.001	0.03
13. 08. 2008	0.131	20.2	0.04	0.006	0.17
20. 08 2009	0.126	21.9	0.05	0.006	0.20
19. 08. 2010	0.360	23.8	0.06	0.023	0.71
26. 05. 2011	1.344	26.9	0.09	0.122	3.79
18. 08 2011	0.464	25.2	0.07	0.035	1.08
15. 08. 2012	0.130	26.8	0.09	0.012	0.36
14. 08. 2013	0.352	19.0	0.04	0.013	0.40
14. 05. 2014	0.720	26.7	0.09	0.064	1.98
13. 08. 2014	1.570	26.7	0.09	0.140	4.33
28. 05. 2015	4.060	24.6	0.07	0.283	8.78
17. 08. 2017	0.470	26.3	0.08	0.040	1.23
Май	2.04±1.03	26.1±0.74	0.083±0.007	0.156±0.066	4.85±2.04
Август	0.40±0.16	23.7±0.95	0.070±0.008	0.142±0.125	0.95±0.45
р. Солянка					
16.08. 2007	0.060	24.8	0.07	0.004	0.13
18.08. 2008	0.060	26.3	0.08	0.005	0.16
21.08. 2010	0.522	20.6	0.04	0.023	0.71
17.08. 2011	1.840	24.7	0.07	0.130	4.03
26.05. 2011	0.048	25.3	0.08	0.005	0.12
15.08. 2012	0.148	25.3	0.08	0.011	0.35
15.08. 2013	0.324	25.1	0.07	0.024	0.74
14.05. 2014	1.460	22.2	0.05	0.077	2.40
14.08 2014	0.090	25.6	0.08	0.007	0.22
27.05. 2015	2.400	28.2	0.11	0.253	7.86
17.08. 2017	0.310	26.0	0.08	0.025	0.79
Май	1.30±0.68	25.2±1.73	0.080±0.017	0.111±0.074	3.50±2.30
Август	0.21±0.42	24.8±0.63	0.071±0.005	0.029±0.015	0.89±0.46

Таблица 18. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния факторов «месяц», «река» и их взаимодействия на продукционные показатели личинок Ceratopogonidae. **Table 18.** Results of 2-factor variance analysis of the influence of such factors as “month” and “river” and their effect on the production indicators of Ceratopogonidae larvae.

Фактор	Сумма квадратов	Средние квадраты	F-критерий	p-значение
«Месяц»	45.184	45.184	9.3263	0.007179
«Река»	0.843	0.843	0.1741	0.681717
«Месяц: река»	2.055	2.055	0.4241	0.523600
Остаточная	0.085352	0.005021	–	–

Таблица 19. Средняя биомасса (В, г/м², сухой вес) бентоса, температура воды (Т, °С), темп роста (С, сутки⁻¹), продукция за сутки (Р, г/(м²·сут), сухой вес), продукция за месяц (Р, г/(м²·мес), сухой вес) в реках Хара и Чернавка в августе 2017 г. (минерализация – 14-30 г/л).
Table 19. Average biomass (В, g/m², dry weight) of benthos, water temperature (Т, °С), growth rate (С, day⁻¹), production per day (Р, g/(m²·day), dry weight), production per month (Р, g/(m²·month), dry weight) in the Chernavka and Solyanka rivers in August 2017 (mineralization=14-30 g/l).

Таксономическая группа/ станции	В	Т	С	Р в сутки	Р в месяц
р. Хара, ст. 1, берег					
Diptera	0.76	22.0	0.17	0.13	4.00
р. Хара, ст. 1, русло					
Diptera	1.20	21.9	0.17	0.20	6.25
Ст. 1 (средние значения)	0.98		0.17	0.17	5.13
р. Хара, ст. 2, берег					
Diptera	3.05	21.9	0.17	0.51	15.9
Coleoptera	0.01		0.01	0.01	0.01
Heteroptera	0.01		0.01	0.01	0.01
Всего	3.07		0.19	0.53	16.1
р. Хара, ст. 2, русло					
Diptera	2.08	20.5	0.14	0.29	8.89
Heteroptera	0.01		0.01	0.01	0.01
Всего	2.09		0.15	0.30	8.90
Ст. 2 (средние значения)	2.58		0.17	0.42	12.5
р. Хара, ст. 3, берег					
Diptera	0.61	20.5	0.14	0.08	2.63
Crustacea	0.02		0.01	0.01	0.01
Всего	0.63		0.15	0.09	2.64
р. Хара, ст. 3, русло					
Diptera	0.99	20.5	0.14	0.14	4.26
Ст. 3 (в среднем)	0.81		0.15	0.12	3.45
Устье р.Хара (средние значения)	1.46		0.16	0.24	7.03
р. Чернавка, ст. 4					
Diptera	9.84	28	0.40	3.94	122.1
Coleoptera	0.84		0.06	0.05	1.65
Всего	10.68		0.46	3.99	123.75
р. Чернавка, ст. 5					
Diptera	5.98	28	0.40	2.39	47.18
Coleoptera	0.10		0.06	0.01	0.20
Всего	5.99		0.46	2.40	47.38
Р.Чернавка (устье, средние значения)	8.34		0.46	3.20	85.57

Таблица 20. Таксономический состав, частота встречаемости (F, % от общего числа проб), средняя плотность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м², сухой вес), продукция (P, г/(м²·год), сухой вес) и P/B-коэффициенты популяций бентоса в среднем участке реки Б. Саморода в мае-ноябре 2013 г. (Golovatyuk et al., 2020). **Table 20.** Benthos taxonomic composition, frequency of their occurrence (F, % of the total amount of samples), average density (N, ind./m²), biomass (B, g/m², dry weight), production (P, g/(m²·year), dry weight) and P/B-coefficients in the middle course of the B. Samoroda river in May-November 2013 (Golovatyuk et al., 2020).

Таксоны	F	N	B	P	P/B
Oligochaeta					
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	13	60	0.002	0.014	7
<i>Limnodrilus profundicola</i> (Verril, 1871)	53	400	0.118	0.984	8
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparède, 1862	7	10	0.008	0.07	9
<i>Nais elinguis</i> Müller, 1773	13	217	0.029	0.246	8
<i>Paranais simplex</i> Hrabe, 1936	40	1183	0.032	0.269	8
Malacostraca					
<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863	67	1570	1.86	15.34	8
Insecta					
Heteroptera					
<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)	27	13	0.012	0.18	15
Coleoptera					
<i>Hydrobius fuscipes</i> Leach, 1815	7	3	0.002	0.03	15
Diptera					
Psychodidae					
<i>Psychoda</i> sp.	7	57	0.003	0.22	73
Ceratopogonidae					
<i>Culicoides riethi</i> Kieffer, 1914	20	87	0.001	0.016	16
<i>Dasyhelea</i> sp.	7	3	0.002	0.005	3
<i>Sphaeromias pictus</i> (Kieffer, 1919)	53	473	0.119	1.93	16
Chironomidae					
<i>Cricotopus ornatus</i> (Meigen, 1818)	20	107	0.015	1.02	68
<i>Cricotopus salinophilus</i> Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko, 2009	13	17	0.002	0.14	70
<i>Cricotopus</i> sp.	13	20	0.0017	0.118	69
<i>Glyptotendipes salinus</i> Michailova, 1987	27	33	0.027	1.31	49
<i>Chironomus</i> gr. <i>plumosus</i>	7	3	0.013	0.551	42
<i>Microchironomus deribae</i> (Freeman, 1957)	20	17	0.001	0.076	76
<i>Tanytarsus kharaensis</i> Zorina et Zinchenko, 2009	7	7	0.0002	0.019	95
Всего		4280	2.25	22.54	

Таблица 21. Таксономический состав, частота встречаемости (F, % от общего числа проб), средняя плотность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м², сухой вес), продукция (P, г/(м²·год), сухой вес) и P/B-коэффициенты популяций макрозообентоса в устьевом участке р. Б. Саморода в 2013 г. (Golovatyuk et al., 2020). **Table 21.** Macrozoobenthos taxonomic composition, frequency of their occurrence (F, % of the total amount of samples), average density (N, ind./m²), biomass (B, g/m², dry weight), production (P, g/(m²·year), dry weight) and P/B-coefficients in the mouth of the B. Samoroda river in May-November 2013 (Golovatyuk et al., 2020).

Таксоны	F	N	B	P	P/B
Oligochaeta					
<i>Nais elinguis</i> Müller, 1773	27	17	0.0003	0.002	7
<i>Paranais simplex</i> Hrabec, 1936	20	80	0.0004	0.004	10
Insecta					
Heteroptera					
<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)	7	3	0.011	0.05	5
<i>Sigara lateralis</i> (Leach, 1817)	33	33	0.049	0.61	12
Coleoptera					
<i>Berosus fulvus</i> Kuwert, 1888	7	40	0.025	0.37	15
<i>Berosus</i> sp. (larva)	13	30	0.022	0.35	16
<i>Hygrotus enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	33	17	0.007	0.1	14
Diptera					
Psychodidae					
<i>Psychoda</i> sp.	13	13	0.002	0.17	85
Ceratopogonidae					
<i>Culicoides riethi</i> Kieffer, 1914	20	23	0.0039	0.012	3
<i>Mallochohelea</i> sp.	7	10	0.0006	0.015	25
<i>Palpomyia schmidti</i> Goetghebuer, 1934	27	37	0.001	0.024	24
<i>Sphaeromyias pictus</i> (Kieffer, 1919)	7	20	0.006	0.024	4
Chironomidae					
<i>Cricotopus salinophilus</i> Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko, 2009	67	85	0.102	5.34	52
<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i>	80	233	0.032	1.41	44
<i>Glyptotendipes salinus</i> Michailova, 1987	20	30	0.103	0.38	4
<i>Chironomus aprilius</i> Meigen, 1838	7	3	0.0009	0.024	27
<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer 1915	73	1997	0.707	36.4	51
<i>Microchironomus deribae</i> (Freeman, 1957)	60	8850	0.781	49.2	63
<i>Tanytarsus kharaensis</i> Zorina et Zinchenko, 2009	67	5283	0.441	15.47	35
Dolichopodidae	20	10	0.006	0.25	42
Ephydridae					
<i>Ephydra</i> sp.	40	110	0.079	6.78	86
Всего		16924	2.38	117	

С учетом сравнения величин продукции бентоса с известными данными из солоноватых водоемов мира, например в р. Ламбоурн (Lambourn River) в Великобритании – 22.55 г/(м²·год) сухого веса (Tod, Schmid-Araya, 2009); в ручьях Канады (Canadian coldwater spring-springbrook

system, Toronto, Ontario) – 4.01-11.21 г/(м²·год) (Williams, Hogg, 1988), в р. Янцзы – 3.23 г/(м²·год) сухого веса (Pan et al., 2011); в солоноватых лагунах северной части Адриатического моря (Италия) – 152.6 г/(м²·год), можно констатировать, что продукция макрозообентоса на разных участках мезогалинной реки Б. Саморода была в 2-29 раз выше величин, известных для пресных вод и сопоставима с продукцией, характерной для солоноватых водоемов.

Таким образом, донные сообщества мейо- и макрозообентоса имеют значительный продукционный потенциал, особенно в устьевых участках мезо- и полигалинных рек, обеспечивая высокую кормовую базу для водоплавающих птиц на внутриконтинентальных и трансконтинентальных перелетах.

Статистический анализ таксономической структуры планктонных и донных сообществ

В ходе статистического анализа ставилась задача оценить, насколько тесно коррелирует между собой количественное распределение гидробионтов разных групп в пространстве или времени, и какова зависимость этого распределения от факторов окружающей среды.

С использованием матричного корреляционного анализа Мантеля была подтверждена гипотеза о существовании прямых или косвенных связей между тремя сообществами гидробионтов (макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона), которая обусловлена как их взаимно согласованной реакцией на изменение абиотических факторов, так и перекрестными межвидовыми взаимодействиями: $r_m=0.56/0.68$, $p<0.05$ (рис. 16, 17).

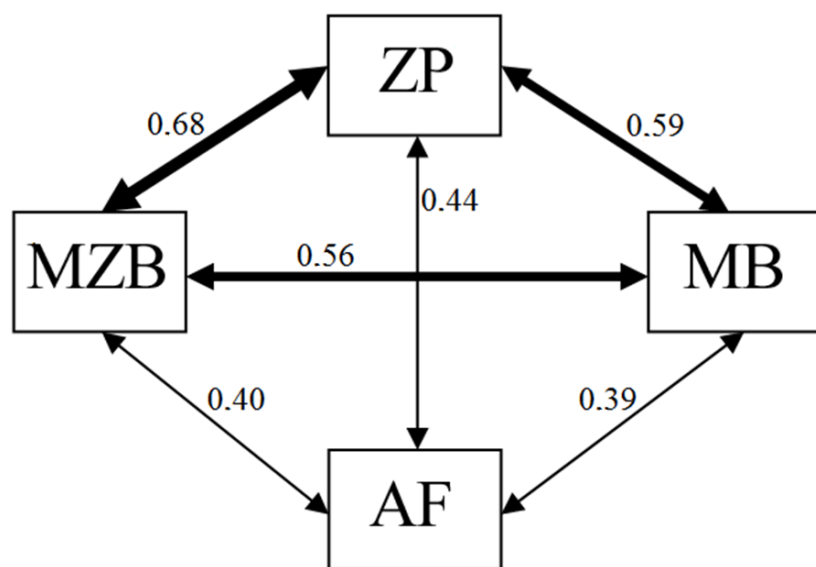


Рис. 16. Граф корреляции Мантеля между матрицами дистанций D на основе абиотических факторов (АФ) и преобразованных численностей видов макрозообентоса (МЗБ), зоопланктона (ЗП) и мейобентоса (МБ; Зинченко и др., 2018). **Fig. 16.** The graph of Mantel correlation between distance matrices D , based on abiotic factors (AF) and transformed numbers of species of macrozoobenthos (MZB), zooplankton (ZP) and meiobenthos (MB; Зинченко и др., 2018).

Степень взаимосвязи между видовой структурой сообществ и комплексом гидрохимических показателей оказалась несколько ниже: $r_m=0.39/0.44$, $p<0.05$. Разность между коэффициентами матричной корреляции r_m можно отнести за счет различных биотических отношений между сообществами и, в первую очередь, взаимной трофической согласованности видов.

Поскольку между сообществами была выявлена статистически значимая синхронность изменения видового состава, ставилась задача выделить устойчивые таксономические ассоциации планктонных и донных сообществ, характерные для отдельных биотопов с внутренне однородными условиями среды.

Для этого использовались различные кластерные методы (TWINSPAN, иерархическая классификация), осуществляющих разбиение исходной матрицы на блоки «группа станций – группа видов». Проведенный анализ аут- и синэкологических характеристик отдельных видов в ассоциациях позволил нам сделать суждение о причинах и механизмах их объединения в совместно сосуществующие группы. По результатам группировки на основе построения иерархических деревьев были сформированы списки видов-индикаторов на основе статистического анализа индексов индикаторной значимости *IndVal*, которые указывают, может ли анализируемый вид считаться значимым экологическим указателем различных типов сообществ, условий среды или произошедших экологических изменений (табл. 23).

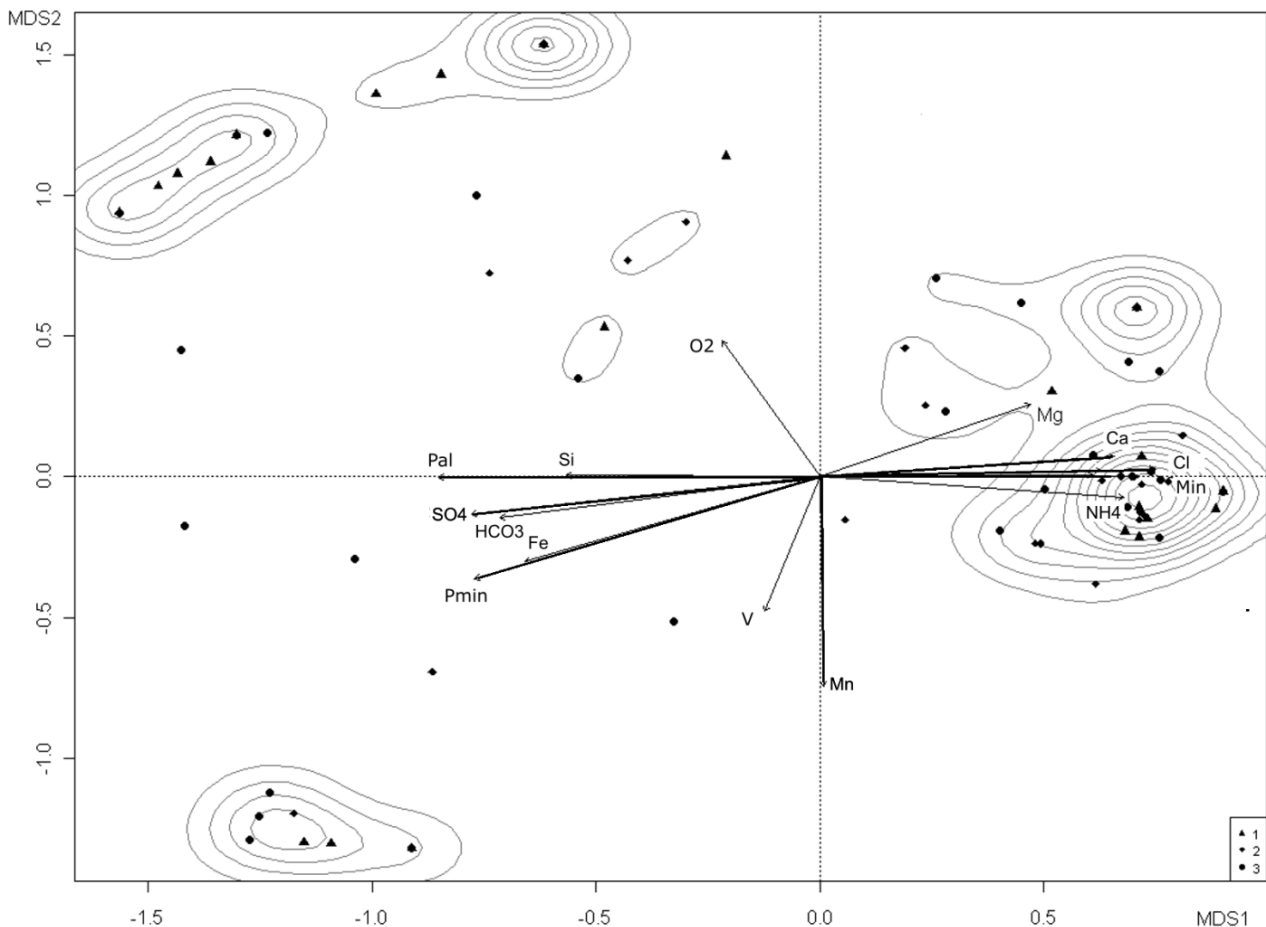


Рис. 17. Ординационная диаграмма распределения видов сообществ 1) макрозообентоса, 2) зоопланктона, 3) мейобентоса по осям MDS неметрического шкалирования; стрелками указаны дополнительные оси ведущих факторов среды: содержание кальция (Ca), марганца (Mn), магния (Mg), железа (Fe), кремния (Si) аммонийного азота (NH₄), минерального (Pmin) и общего фосфора (Pal), растворенного кислорода (O₂), сульфатов (SO₄), хлоридов (Cl), бикарбонатов (HCO₃), взвешенных веществ (V) и общей минерализации (Min).

Fig. 17. Ordination diagram of the distribution of species of 1) macrozoobenthos, 2) zooplankton and 3) meiobenthos communities along the MDS axes of nonmetric scaling; the arrows indicate additional axes of statistically significant environmental factors: calcium content (Ca), manganese (Mn), ammonium nitrogen (NH₄), mineral (Pmin) and total (Pal) phosphorus, dissolved oxygen (O₂), sulfates (SO₄), chlorides (Cl), bicarbonates (HCO₃), suspended solids (V) and total mineralization (Min).

При сравнительном анализе видового разнообразия сообществ использовали обобщенную энтропию Шеннона-Реньи, учитывающую возможную нелинейность логарифмических функций для отдельных элементарных компонент. Рассматриваются кривые зависимости трех компонентов разнообразия α , γ и β от порядка чисел Хилла q для трех сообществ (рис. 18). Выявлено, что в ряду «макрозообентос» – «зоопланктон» – «мейобентос» общая изменчивость видовой структуры сообществ между биотопами, оцениваемая по бета-разнообразию, уменьшается на всех уровнях q , например, ${}^1D_\beta$ равно 5.69, 4.99 и 4.16 соответственно (т.е. видовой состав макрозообентоса чувствительнее по отношению к биотопическим условиям, чем другие сообщества). К тому же в целом набор ведущих (доминирующих) видов макрозообентоса значительно более разнообразен: значения ${}^2D_\gamma$ равны 12.37, 4.4 и 5 соответственно.

Таблица 22. Средняя удельная скорость роста (G , г/сут, min-max) таксономических групп насекомых в среднем и устьевом участках р. Б. Саморода в мае-ноябре 2013 гг. (Golovatyuk et al., 2020). **Table 22.** Growth rate (G , g/day¹, min-max) of main groups of insects in the middle and mouth course the B. Samoroda river (Golovatyuk et al., 2020).

Таксон	Средний участок		Устьевой участок	
	min	max	min	max
Orthoclaadiinae	0.177	0.273	0.039	0.347
Chironominae	0.03	0.371	0.033	0.501
Ceratopogonidae	0.011	0.078	0.012	0.099
Diptera (прочие)	0.285	0.285	0.202	0.378
Coleoptera	0.051	0.051	0.041	0.061
Heteroptera	0.05	0.078	0.017	0.081

Для оценки характера взаимосвязи сообществ с абиотическими показателями выполнялась многомерная ординация объектов каноническими методами, которая позволяет осуществить целенаправленное графическое упорядочивание таксонов и участков отбора проб в пространстве факторов среды. Показано, что подавляющее большинство гидрохимических факторов высоко коррелированы между собой, имеют почти одинаковую направленность и степень влияния. Однако важными для содержательного осмысления статистических связей являются оси тех гидрохимических показателей, которые расположены ортогонально основному мультиколлинеарному комплексу компонентов: содержание кислорода для мейобентоса, ионов марганца для зоопланктона и взвешенных веществ для макрозообентоса.

Сходные результаты были получены с использованием алгоритма построения иерархических деревьев классификации с многомерным откликом (MRT, Multivariate Regression Trees). В итоге были выявлены оптимальные граничные значения факторов, в наибольшей мере влияющие на состав и структуру сообществ гидробионтов, к которым были отнесены насыщение кислородом, уровень минерализации и содержание марганца.

Статистический анализ таксономической структуры гидробионтов соленых рек, выполненный нами с использованием различных корреляционных методов, позволил выделить нестационарные ассоциации видов консорциативного типа, которые динамично формируются с учетом адаптационных возможностей отдельных таксонов (Zinchenko et al., 2018). Для анализа выраженности ассоциативных внутрисистемных связей использовался метод оценки канонических корреляций, выявивший тесную статистическую связь между группами макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона (Зинченко и др., 2019а).

Сравнение результатов многолетних гидробиологических наблюдений в соленых реках

показало как наличие высокой структурной согласованности и устойчивых закономерностей пространственного распределения, так и регулярную смену ведущих видов сообществ (Зинченко и др., 2019б). Многомерный ординационный анализ позволил установить характер взаимно согласованных реакций видов на изменение условий водной среды, а также выявить комплексы гидрохимических факторов, оказывающих наиболее значимое влияние на таксономическую структуру. К ним относятся общая жесткость воды, содержание фосфатов, хлоридов, растворенного кислорода и ионов аммония.

Таблица 23. Встречаемость и индикаторный индекс (IndVal; Legendre, Legendre, 2012) видов, характерных для сообществ зоопланктона (ЗР), мейобентоса (МВ) и макрозообентоса (ЗВ), с учетом группировки станций соленых рек бассейна оз. Эльтон по ключевым гидрохимическим показателям. Жирным шрифтом отмечены статистически значимые индикаторные виды при $\alpha=0.1$ (Зинченко и др., 2018). **Table 23.** Occurrence and indicator index (IndVal; Legendre, Legendre, 2012) Species common for zooplankton (ZP), meiobenthos (MB) and macrozoobenthos (ZB) communities, taking into account the grouping of stations of the saline rivers of the Elton lake basin by their key hydrochemical indicators; IndVal is a display index (Legendre, Legendre, 2012), bold font marks statistically significant display species at $\alpha=0.1$.

Сообщества	Вид, река, станции, факторы	Встречаемость, %	IndVal	p-значение
<u>Группа 1:</u> р. Хара, – ст. 4, 5, 6 O ₂ < 153.5%; содержание Mn > 0.23; минерализация < 18.7 г/л				
МВ	<i>Oncholaimus rivalis</i>	20	0.750	0.069
ЗР, МВ	<i>Brachionus calyciflorus</i>	80	0.750	0.051
ЗР, МВ	<i>Acanthocyclops americanus</i>	33	0.750	0.009
МВ,ЗВ	<i>Glyptotendipes salinus</i>	13	0.500	0.146
ЗВ	<i>Chironomus plumosus</i>	13	0.500	0.154
МВ ЗР, ЗВ	<i>Chironomus aprilinus</i>	13	0.250	1
ЗВ, МВ	<i>Nais elinguis</i>	20	0.250	1
<u>Группа 2:</u> р. Солянка – ст. 10; р. Чернавка – ст. 16 O ₂ < 153.5%; Mn > 0.23; минерализация > 18.7 г/л				
ЗР, МВ ЗВ	<i>Palpomyia schmidti</i>	27	0.667	0.046
ЗВ	<i>Berosus fulvus</i>	7	0.500	0.269
МВ, ЗВ	<i>Culicoides riethi</i>	47	0.486	0.089
<u>Группа 3:</u> р.Ланцуг – ст. 8; р. Большая Саморода – ст. 14, 15 O ₂ < 153.5%; Mn < 0.23; минерализация < 19.4 г/л				
МВ	<i>Heterocypris salina</i>	20	1.000	0.003
ЗВ	<i>Sphaeromias sp.</i>	13	0.667	0.048
ЗВ	<i>Limnodrilus profundicola</i>	13	0.667	0.06
ЗР, МВ	<i>Eucyclops serrulatus</i>	13	0.667	0.049
ЗР,МВ	<i>Cletocamptus confluentis?</i>	20	0.667	0.046
ЗР, МВ ЗВ	<i>Sigara lateralis</i>	13	0.667	0.05
ЗВ	<i>Gammarus lacustris</i>	27	0.620	0.085
МВ	<i>Candona spp.</i>	20	0.580	0.091
ЗВ, ЗР	<i>Paracorixa concinna</i>	13	0.333	0.468
ЗВ	<i>Limnodrilus udekemianus</i>	13	0.333	0.455

Продолжение таблицы 23.

Сообщества	Вид, река, станции, факторы	Встречаемость, %	IndVal	p-значение
ZP	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	7	0.333	0.462
Группа 4: р. Ланцуг – ст. 9; р. Хара – ст. 7 O ₂ > 153.5%; минерализация < 18.7 г/л				
MB, ZP	<i>Cletocamptus retrogressus</i>	53	0.621	0.011
ZB, ZP, MB	<i>Chironomus salinarius</i>	33	0.593	0.067
ZP	<i>Cletocamptus retrogressus</i>	20	0.545	0.097
ZP	<i>Diacyclops bisetosus</i>	7	0.500	0.283
ZP	<i>Arctodiaptomus (Rh.) salinus</i>	7	0.500	0.283
MB	<i>Monhystrella parvella</i>	80	0.314	0.482
MB, ZP	<i>Megacyclops viridis</i>	20	0.300	0.58
Группа 5: р. Солянка – ст. 2, 3; р. Чернавка – ст. 1, 2 O ₂ > 153.5%; минерализация > 19.4 г/л				
ZB, ZP, MB	<i>Palpomyia sp.</i>	53	0.667	0.011
ZP, MB	<i>Apocyclops dengizicus</i>	40	0.556	0.072
MB, ZP	<i>Cyprideis torosa var. littoralis</i>	67	0.552	0.006
ZP, MB, ZB	<i>Ephydra sp.</i>	27	0.500	0.156
MB, ZB, ZP	<i>Cricotopus salinophilus</i>	67	0.447	0.143

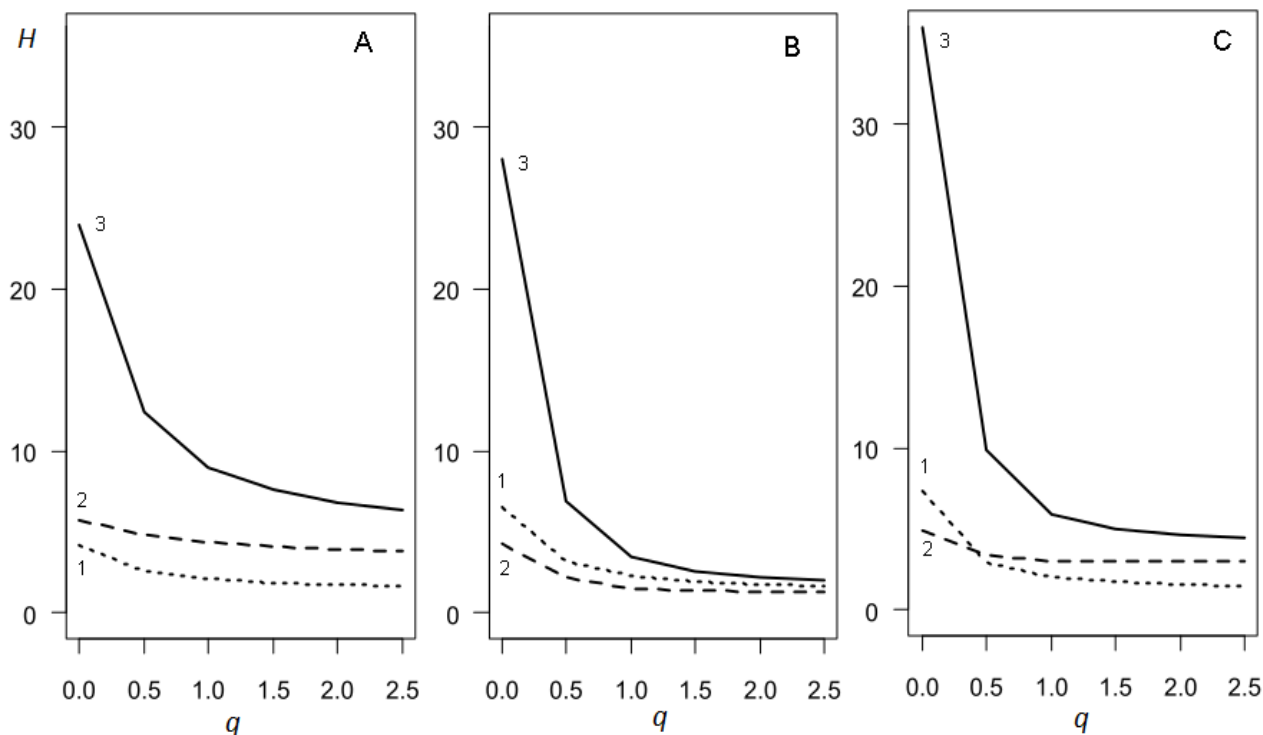


Рис. 18. Кривые зависимости компонент α (1), β (2) и γ (3) видового разнообразия H от чисел Хилла q для трех сообществ гидробионтов: макрозообентоса (А), зоопланктона (В) и мейобентоса (С). **Fig. 18.** Dependence curves of components of the alpha (1), beta (2) and gamma

(3) species diversity H on Hill numbers q for the three communities of hydrobionts: macrozoobenthos (A), zooplankton (B) and meiobenthos (C).

Таким образом, в результате многолетних исследований планктонных и донных сообществ с использованием методов многомерного анализа, в минерализованных реках бассейна оз. Эльтон выявлены устойчивые закономерности пространственного распределения численности видов планктонных и донных сообществ.

Заключение

Высокая продуктивность гидроэкосистемы Приэльтонья в значительной степени обусловлена положительным балансом поступления и расходования автохтонного органического вещества, вследствие деятельности микробных сообществ водного слоя, донных осадков и гидробионтов донных сообществ.

Во многих соленых реках Приэльтонья, как правило, в устьевых участках, формируются цианобактериальные маты, которые представляют собой сообщества микроорганизмов, крайне разнообразных по функциональным особенностям и таксономическому составу, объединенных трофическими взаимоотношениями в единый структурно-функциональный комплекс. В результате высокопроизводительного секвенирования 16S рДНК установлено выраженное таксономическое, функциональное и филогенетическое разнообразие прокариот, формирующих маты в устьевых участках рек Приэльтонья. Фототрофный компонент матов представлен разнообразными прокариотами и преимущественно обусловлен массовым развитием нитчатых цианобактерий, основных структурных элементов мата, представленных родами *Arthrospira*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Jaaginema*, *Nodosilinea* и *Leptolyngbya*. Кроме цианобактерий, фототрофные прокариоты в матах представлены аноксигенными фототрофами, такими как пурпурные серные бактерии родов *Halochromatium*, *Ectothiorhodospira*, неидентифицированные представители сем. *Ectothiorhodospiraceae*; зеленые серные бактерии – представители филума *Chlorobi*; и зеленые несерные бактерии *Chloroflexi* (класс *Chloroflexi*).

Диатомовые и цианобактериальные донные сообщества фототрофных организмов соленых рек разнообразны, адаптированы к экстремальным условиям и высокопродуктивны.

Установлено в фитопланктоне рек более 130 видов и таксонов водорослей; 144 вида и внутривидовых таксона фитобентоса из 5 систематических отделов. Основу видового состава создают Bacillariophyta (51%) и Cyanoprokaryota (33%); в эпифитоне – 42 вида, из которых более 80% – Bacillariophyta. При солёности >70 г/л в реках выявлены структурные преобразования сообществ по типу замены планктонных и бентосных Bacillariophyta и Cyanoprokaryota на планктонные Chlorophyta (рода *Dunaliella*) и пикопланктон.

Зоопланктон соленых рек представлен сравнительно обедненным таксономическим составом, включает эвригалинные и галофильные виды. Наибольшее видовое богатство зоопланктона, его обилие и продукция отмечены для мезогалинных рек. Доминируют коловратки *B. plicatilis*. В полигалинных реках в составе планктонных комплексов преобладают личинки хирономид, остракоды и веслоногие ракообразные. Количественные характеристики зоопланктона на отдельных участках соленых рек в 10-15 раз выше, чем в высокопродуктивных устьевых областях пресных континентальных водоемов.

Эвригалинность гидробионтов обеспечивает достаточно устойчивое многолетнее разнообразие планктонных и донных сообществ.

Отличительной особенностью сообществ соленых рек являются пространственно-временные и структурно-функциональные изменения в условиях воздействия экстремальных факторов, что приводит к перестройке гидроэкосистемы при градиенте солёности.

Общей закономерностью для всех соленых рек является снижение таксономического

разнообразия зоопланктона, мейобентоса и макрозообентоса в условиях значительной минерализации рек при сохранении высокой численности гидробионтов.

Определенную роль в функционировании донных сообществ в условиях повышенной солености могут играть ассоциированные микробные сообщества (микробиомы), первые результаты таксономической оценки которых свидетельствуют о специфичности доминирующих микроорганизмов для разных видов макрозообентоса.

Анализ многолетних исследований планктонных и донных сообществ позволил констатировать, что гидроэкосистема Приэльтонья является динамически неравновесной с внутрисистемными связями биотических сообществ, функционирующих в условиях изменяющихся абиотических факторов.

Изучение структуры сообществ в условиях флуктуирующей среды системы высокоминерализованных рек на основе использования разных методов многомерного анализа позволяет рассматривать ассоциировано связанные планктонные и донные сообщества как своеобразный консорциум, представляющий структурную единицу гидроэкосистемы соленых рек. Возможно, что способность к консорциативным связям является доминирующим фактором формирования структуры планктонных и донных сообществ соленых рек.

По-прежнему остаются важными и во многом открытыми проблемы изучения функциональных связей между гидробионтами в сообществах, а также разными частями высокопродуктивной экосистемы соленых рек Приэльтонья.

Благодарности. Авторы благодарят в.н.с ИБВВ РАН, к.б.н., А.А. Прокина за помощь в идентификации личинок и имаго жуков и клопов, в.н.с. ИБВВ РАН, д.б.н., П.В. Тузовского за идентификацию клещей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Наука. 152 с.
- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования экосистем. СПб.: ЗИН РАН. 147 с.
- Алимов А.Ф. 2008. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с морфометрией и минерализацией вод // Биология внутренних вод. № 1. С. 3-8.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 343 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Михайлов Р.А. 2020. Находки моллюсков рода *Caspihydrobia Starobogatov 1970 (Gastropoda, Hydrobiidae)* в соленых реках Прикаспийской низменности // Зоологический журнал. Т. 99. № 3. С. 253-260.
- Антипов А.М. 2006. Водоплавающие птицы среднетаежной подзоны Западно-Сибирской равнины: размещение, численность, использование, меры охраны. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киров. 27 с.
- Ануфриева Е.В., Шадрин Н.В. 2012. Разнообразие ракообразных в гиперсоленом озере Херсонесское (Крым) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. № 7. С. 55-61.
- Аринушкина Е.В. 1961. Руководство по химическому анализу почв. М.: Из-во Московского университета. 491 с.
- Белькова Н.Л. 2009. Модифицированная методика выделения суммарной ДНК из водных проб и грунтовых вытяжек методом ферментативного лизиса // Молекулярно-генетические методы анализа микробных сообществ. Разнообразие микробных сообществ внутренних водоемов России: Учебно-методическое пособие. Ярославль: Принтхаус. С. 53-63.
- Биоиндикация экологического состояния равнинных рек. 2007 / Ред. О.В. Бухарин, Г.С. Розенберг. М.: Наука. 403 с.

- Богатов В.В.* 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток. Дальнаука. 218 с.
- Богатов В.В.* 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. № 3. С.51-61.
- Богатов В.В.* 2001. Роль экстремальных природных явлений в функционировании речных сообществ российского Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. С. 22-24.
- Богатов В.В., Федоровский А.С.* 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука. 384 с.
- Вилков Е.В.* 2004. Сохранение лагун аридных побережий Западного Каспия, как важных рефугиумов фауны куликов // Аридные экосистемы. Т. 10. № 22-23. С. 19-43.
- Винберг Г.Г.* 1934. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества (Сообщение I) // Труды лимнологической станции в Косине. № 18. С. 5-22.
- Винберг Г.Г.* 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во СН БССР. 329 с.
- Водно-болотные угодья Приэльтона. 2005. Волгоград: Видео-Хайтек. 27 с.
- Водоросли. 1989. Справочник / Ред. С.П. Вассер. Киев: Наукова думка. 608 с.
- Гамбарян М.Е.* 1968. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван: Изд-во Академии наук Армянской ССР. 167 с.
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. 2015 / Ред. А.В. Крылов. Ярославль: Филигрань. 466 с.
- Голубков С.М.* 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Труды ЗИН РАН. Т. 284. 294 с.
- Горелов В.П.* 2002. Систематический список свободноживущих 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. С. 197-238.
- Горохова О.Г., Зинченко Т.Д.* 2014. Фитопланктон высокоминерализованных рек Приэльтона // Известия Самарского Научного Центра РАН. Т. 16. № 5 (5). С. 1715-1721.
- Горохова О.Г., Зинченко Т.Д.* 2016. Разнообразие и структура сообществ фитопланктона высокоминерализованных рек бассейна озера Эльтон // Вода: химия и экология. № 11. С. 58-65.
- Горохова О.Г., Зинченко Т.Д.* 2020. Разнообразие и структура сообществ фитобентоса в соленых реках бассейна гипергалинного оз. Эльтон // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 383-397.
- Гусаков В.А.* 2018. Функциональные характеристики мейобентоса в двух соленых реках Приэльтона в 2017 году // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 27. № 1. С. 191-195.
- Гусаков В.А.* 2019. Донная мейофауна высокоминерализованных рек природного парка «Эльтонский» (Россия) // Заповедная наука. Т. 4. № 1. С. 37-63.
- Гусаков В.А., Гагарин В.Г.* 2012. Состав и структура мейобентоса высокоминерализованных притоков озера Эльтон // Аридные экосистемы Т. 18. № 4 (53). С. 45-54. [*Gusakov V.A., Gagarin V.G.* 2012. Meiobenthos composition and structure in highly mineralized tributaries of Lake Elton // *Arid Ecosystems*. Vol. 2. No. 4. P. 232-238.]
- Жадин В.И.* 1940. Фауна рек и водохранилищ М.-Л.: Изд-во АН СССР. 991 с.
- Жадин В.И., Герд С.В.* 1961. Реки, озера и водохранилища СССР. Их флора и фауна. М.: Учпедгиз. 599 с.
- Заика В.Е.* 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Академия наук Украинской ССР, Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Киев: Наукова думка. 147 с.

- Зинченко Т.Д. 2011. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна средней и нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра. 258 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2010. Биоразнообразие и структура сообществ макрозообентоса соленых рек аридной зоны юга России (Приэльтонье) // Аридные экосистемы. Т. 16. № 3 (43). С. 25-33.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. 2015. Сукцессии и флуктуации – пространственно-временные изменения в реках // Астраханский вестник экологического образования. № 4 (34). С. 77-88.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. 2010. Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной р. Хара (Приэльтонье) // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 14-30.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В., Попченко Т.В., Никуленко Т.Д. 2017. Изменения сообществ макрозообентоса при градиенте минерализации в реках бассейна гипергалинного оз. Эльтон (2006-2013 гг.) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 19. № 5. С. 140-156.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Гусаков В.А., Лазарева В.И. 2018. Планктонные и донные сообщества в соленых реках бассейна оз. Эльтон: статистический анализ зависимостей // Аридные экосистемы. Т. 24. № 3 (76). С. 89-96. [Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Gusakov V.A., Lazareva V.I. 2018. Plankton and Bottom Communities in the Saline Rivers of Lake Elton Basin: Statistical Analysis of Dependences // Arid Ecosystems. Vol. 8. No. 3. P. 225-230.]
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Гусаков В.А., Лазарева В.И. 2019а. Анализ связей между сообществами гидробионтов в соленых реках с использованием многомерной блочной ординации // Биология внутренних вод. № 4-2. С. 82-89.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В. 2019б. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) донных сообществ соленых рек Приэльтонья: разнообразие, соленостная толерантность, распределение // Зоологический журнал. Т. 98. № 7. С. 804-818.
- Иванов М.В. 1956. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме // Микробиология. Т. 24. № 1. С. 79-89.
- Истомина А.Г., Зинченко Т.Д., Кикнадзе И.И. 2012. Кариотипическая характеристика *Chironomus salinarius* Kieffer (Diptera, Chironomidae) // Евразийский энтомол. журнал. Т. 11. Прил. 2. С. 55-66.
- Канапцкий Т.А., Самылина О.С., Плотников А.О., Селиванова Е.А., Хлопко Ю.А., Кузнецова А.И., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Пименов Н.В. 2018. Микробные процессы продукции и деструкции органического вещества в солоноводных реках Приэльтонья (Волгоградская область) // Микробиология. Т. 87. № 1. С. 56-69.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука. 263 с.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука. 288 с.
- Курашов Е.А. 1994. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб.: «Алга-Фонд» Ассоциации «Алга». 221 с.
- Курашов Е.А. 2007. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 535.
- Лазарева В.И., Гусаков В.А., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2013. Зоопланктон соленых рек аридной зоны юга России (бассейн оз. Эльтон) // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 882-892.
- Лазарева В.И. 2017. Топическая и трофическая структура летнего зоопланктона соленых рек бассейна оз. Эльтон // Аридные экосистемы. Т. 23. № 1. С. 72-82. [Lazareva V.I. 2017.

Topical and trophic structure of midsummer zooplankton in saline rivers in the Elton Lake basin // *Arid Ecosystems*. Vol. 7. No. 1. P. 59-68.]

- Методы определения продукции водных организмов. 1968. Минск: Вышэйшая школа. 245 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука. 240 с.
- Методические рекомендации по обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. 1984а / Ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. Л.: Зоологический институт АН СССР. 52 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материала при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. 1984б. Зоопланктон и его продукция / Ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. Л.: Зоологический институт АН СССР. 34 с.
- Номоконова В.И., Зинченко Т.Д., Попченко Т.В. 2013. Трофическое состояние соленых рек бассейна озера Эльтон // *Известия Самарского Научного Центра РАН*. Т. 3. № 1. С. 476-483.
- Общие основы изучения водных экосистем. 1979 / Ред. Г.Г. Винберг. Л.: Наука. 273 с.
- Петрищев В.П. 2011. Солянокупольный ландшафтогенез: морфоструктурные особенности геосистем и последствия их техногенной трансформации. Екатеринбург: УрО РАН. 310 с.
- Саралов А.И., Пашкаускас Р.А., Иватин А.В., Чикин С.М. 1989. Определение продукции бактерий по прямому счету с ингибированием эукариот нейтральным красным // *Микробиология*. Т. 58. № 4. С. 663-668.
- Хлебович В.В., Аладин Н.В. 2010. Фактор солености в жизни животных // *Вестник РАН*. Т. 80. № 5-6. С. 527-532.
- Чуйков Ю.С. 1981. Методы экологического анализа состава и структуры водных животных // *Экология*. № 3. С. 45-52.
- Шереметевский А.М. 1987. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирского мелководья. Л.: Наука. 135 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2019. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор) // *Теоретическая и прикладная экология*. № 1. С. 5-11.
- Шубин А.О. 2002. Миграции краснозобика в Каспийском регионе // *Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий. Материалы 4 и 5 Совецаний по вопросам изучения и охраны куликов*. М.: Типография Россельхозакадемии. С. 66-77.
- Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация). Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. 1997 / Ред. Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг. Вып. 3. Изд. 2. Тольятти: ИЭВБ РАН. 337 с.
- Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. 2003 / Ред. В.Г. Папченков. М.: Наука. 389с.
- 16S Metagenomic Sequencing Library Preparation. 2013. 28 p. [Available at http://support.illumina.com/documents/documentation/chemistry_documentation/16s/16s-metagenomic-library-prep-guide-15044223-b.pdf (date of access 19.08.2020)].
- Abood K.A., Metzger S.G. 1996. Comparing Impacts to Shallow-Water Habitats Through Time and Space // *Estuaries*. Vol. 19. P. 220-228.
- Anderson M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral Ecology*. Vol. 26. P. 32-46.
- Andrei A.E., Smith L.M., Haukos D.A., Surlis J.G., Johnson W.P. 2009. Foraging ecology of 3 migrant shorebirds in saline lakes of the southern Great Plains // *Waterbirds*. Vol. 32. No. 1. P. 138-148.
- Allen M.A., Goh F., Burns B.P., Neilan B.A. 2009. Bacterial, archaeal and eukaryotic diversity of smooth 487 and pustular microbial mat communities in the hypersaline lagoon of Shark Bay // *Geobiology*. Vol. 7. P.82-96.
- Ankar S., Elmgren R. 1976. The Benthic Macro- and Meiofauna of the Askö-Landsort Area (Northern Baltic Proper). A Stratified Random Sampling Survey // *Contributions from the Askö*

Laboratory. Vol. 11. 115 p.

Ballinger A., Lake P.S. 2006. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // *Marine and Freshwater Research*. No. 57. P. 15-28.

Barahona J., Millán A., Velasco J. 2005. Population dynamics, growth and production of *Sigara selecta* (Fieber, 1848) (Hemiptera, Corixidae) in a Mediterranean hypersaline stream // *Freshwater Biology*. Vol. 50. P. 2101-2113.

Bayly L.A.E. 1972. Salinity tolerance and osmotic behaviour of animals in athalassic saline and marine hyperhaline waters // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 3. P. 233-268.

Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // *Freshwater Biology*. No. 50. P. 201-220.

Benke A.C., Van Arsdall T.C. Jr., Gillespie D.M. 1984. Invertebrate productivity in a subtropical Blackwater River: the importance of habitat and life history // *Ecological Monographs*. Vol. 54 (1). P. 25-63.

Casaburi G., Duscher A.A., Reid R.P., Foster J.S. 2016. Characterization of the stromatolite microbiome from Little Darby Island, The Bahamas using predictive and whole shotgun metagenomic analysis // *Environmental Microbiology*. Vol. 18. No. 5. P. 1452-1469.

Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview // *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf. Vol. 43 (1). P. 1-10.

Cummins K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems // *Bioscience*. Vol. 24. P. 631-641.

Determination of photosynthetic pigments in sea water. 1966 // *Monographs on oceanographic methodology*. Paris, UNESCO. P. 9-18.

Hamels I., Muylaert K., Casteleyn G., Vyverman W. 2001. Uncoupling of bacterial production and flagellate grazing in aquatic sediments: a case study from an intertidal flat // *Aquatic Microbial Ecology*. Vol. 25 (1). P. 31-42.

Harris J.K., Caporaso J.G., Walker J.J., Spear J.R., Gold N.J., Robertson C.E., Hugenholtz P., Goodrich J., McDonald D., Knights D., Marshall P., Tufo H., Knight R., Pace N.R. 2013. Phylogenetic stratigraphy in the Guerrero Negro hypersaline microbial mat // *ISME Journal*. Vol. 7. P. 50-60.

Hauer F.R., Benke A.C. 1991. Rapid Growth of Snag-Dwelling Chironomids in a Blackwater River: The Influence of Temperature and Discharge // *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 10. No. 2. P. 154-164.

Methods in Stream Ecology. 1996 / Eds. F.R. Hauer, G.A. Lamberti. San Diego, CA: Academic Press/Elsevier. 674 p.

Herman P.M.J., Heip C. 1982. Growth and Respiration of *Cyprideis torosa* Jones 1850 (Crustacea Ostracoda) // *Oecologia (Berl.)*. Vol. 54. P. 300-303.

Hynes H.B.N. 1970. The ecology of running waters. Toronto: University of Toronto Press. 555 p.

Fischer H., Pusch M. 2001. Comparison of bacterial production in sediments, epiphyton and the pelagic zone of a lowland river // *Freshwater Biology*. Vol. 46. No. 10. P. 1335-1348.

Fischer H., Sachse A., Steinberg C.E., Pusch M. 2002a. Differential retention and utilization of dissolved organic carbon by bacteria in river sediments // *Limnology and Oceanography*. Vol. 47. No. 6. P. 1702-1711.

Fischer H., Wanner S.C., Pusch M. 2002b. Bacterial abundance and production in river sediments as related to the biochemical composition of particulate organic matter (POM) // *Biogeochemistry*. Vol. 61. No. 1. P. 37-55.

Gallardo B., Dolédec S., Paillex A., Arscott D.B., Sheldon F., Zilli F., Mériçoux S., Castella E., Comín F.A. 2014. Response of benthic macroinvertebrates to gradients in hydrological connectivity: a comparison of temperate, subtropical, Mediterranean and semiarid river floodplains // *Freshwater Biology*. Vol. 59. P. 630-648.

Gladden J.E., Smock L.A. 1990. Macroinvertebrate distribution and production on the floodplains of

- two lowland headwater streams // *Freshwater Biology*. Vol. 24. P. 533-545.
- Gladyshev M.I., Arts M.T., Sushchik N.N.* 2009. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems / Eds. M.T. Arts, M. Kainz, M.T. Brett. *Lipids in Aquatic Ecosystems*. New York, Springer. P. 179-209.
- Gladyshev M.I., Kharitonov A.Y., Popova O.N., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kalacheva G.S.* 2011. Quantitative estimation of dragonfly role in transfer of essential polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. Vol. 438. P. 141-143.
- Goedkoop W., Sonesten L., Ahlgren G., Boberg M.* 2000. Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* Vol. 57. P. 2267-2279.
- Golovatyuk L.V., Zinchenko T.D., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Gladyshev M.I.* 2018. Biological aspects of the associations of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in two saline rivers of the Elton Lake Basin, Russia // *Marine and Freshwater Research*. Vol. 69. P. 906-916.
- Golovatyuk L.V., Zinchenko T.D., Nazarova L.V.* 2020. Macrozoobenthic communities of the saline Bolshaya Samoroda river (Lower Volga region, Russia): species composition, density, biomass and production // *Aquatic Ecology*. Vol. 54. P. 57-74.
- Gratton C., Vander Zanden M.J.* 2009. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // *Ecology*. Vol. 90. P. 2689-2699.
- Grzybkowska M.* 1989. Production estimates of the dominant taxa of Chironomidae (Diptera) in the modified, River Widawka and the natural, River Grabia, Central Poland // *Hydrobiologia*. Vol. 179. P. 245-259.
- Gusakov V.A., Gagarin V.G.* 2012. Meiobenthos Composition and Structure in Highly Mineralized Tributaries of Lake El'ton // *Arid Ecosystems*. Vol. 2 (4). P. 232-238.
- Gusakov V.A., Gagarin V.G.* 2016. Two new species of nematodes (Nematoda) from highly mineralized rivers of lake El'ton basin, Russia // *Zootaxa*. Vol. 4161. No. 2. P. 261-270.
- Kaeriyama H., Ikeda T.* 2004. Metabolism and chemical composition of mesopelagic ostracods in the western North Pacific Ocean // *ICES Journal of Marine Science*. Vol. 61. P. 535-541.
- Klindworth A., Pruesse E., Schweer T., Peplies J., Quast C., Horn M., Glöckner F.O.* 2013. Evaluation of 512 general 16S ribosomal RNA gene PCR primers for classical and next-generation sequencing-based 513 diversity studies // *Nucleic Acids Res* Vol. 41. No. 1. P. 1-11.
- Kolesnikova E.A., Mazlumyan S.A., Shadrin N.V.* 2008. Seasonal dynamics of meiobenthos fauna from a salt lake of the Crimea (Ukraine) // *Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology*. EMMM'2008. Department of Applying Geology, University of Madras, India, February 17-25, 2008. Chennai, India. P. 155-158.
- Liess A., Hillebrand H.* 2005. Stoichiometric variation in C:N, C:P, and N:P ratios of littoral benthic invertebrates // *Journal Of The North American Benthological Society*. Vol. 24 (2). P. 256-269.
- Liperovskaya E.S.* 1948. On the feeding of freshwater ostracods // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol. 27 (2). P. 125-136.
- Lorenzen G.J.* 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equation // *Limnology and Oceanography*. Vol. 12. No. 2. P. 343-346.
- Makhutova O.N., Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Ageev A.V., Pryanichnikova E.G., Kalachova G.S.* 2011. Is the fatty acid composition of freshwater zoobenthic invertebrates controlled by phylogenetic or trophic factors? // *Lipids*. Vol. 46. No. 8. P. 709-721.
- Melles S.J., Jones N.E., Schmidt B.* 2012. Review of theoretical developments in stream ecology and their influence on stream classification and conservation planning // *Freshwater Biology*. Vol. 57. No. 3. P. 415-434.
- Nielsen D.L., Brock M.A., Rees G.N., Baldwin D.S.* 2003. Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia // *Australian Journal of Botany*. Vol. 51. P. 655-665.

- Odum H.T.* 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida // *Ecological Monographs*. Vol. 27. P. 55-112.
- Pan B.Z., Wang H.J., Liang X.M., Wang H.Z.* 2011. Macrozoobenthos in Yangtze floodplain lakes: patterns of density, biomass, and production in relation to river connectivity // *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 30 (2). P. 589-602.
- Porter K.G., Feig Y.S.* 1980. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnology and Oceanography*. Vol. 25. No. 5. P. 943-948.
- Posch T., Loferer-Kröbber M., Gao G., Alfreider A., Pernthaler J., Psenner R.* 2001. Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to carbon conversion factors // *Aquatic Microbial Ecology*. Vol. 25. P. 55-63.
- Rawson D.S., Moore J.E.* 1944. The saline lakes of Saskatchewan // *Canadian Journal of Research (D)*. Vol. 22 P. 141-201.
- River Ecosystem Ecology: a Global Perspective: a Derivative of Encyclopedia of Inland Waters. 2010 / Ed. G.E. Likens. Amsterdam, San Diego: Elsevier/Academic Press. 411 p.
- Sander B.C., Kalff J.* 1993. Factors Controlling Bacterial Production in Marine and Freshwater Sediments // *Microbial Ecology*. Vol. 26. P. 79-99.
- Short T.M., Black J.A., Birge W.J.* 1991. Ecology of a saline stream: community responses to spatial gradients of environmental conditions // *Hydrobiologia*. Vol. 226. No. 3. P. 167-178.
- Spaccesi F., Capitolo A.R.* 2009. Benthic invertebrate assemblage in Samborombon River (Argentina, S. America), a brackish plain river // *Aquatic Ecology*. Vol. 43. P. 1011-1022.
- Starink M., Bär-Gilissen M.J., Bak R.P., Cappenberg T.E.* 1996. Bacterivory by heterotrophic nanoflagellates and bacterial production in sediments of a freshwater littoral system // *Limnology and Oceanography*. Vol. 41. No. 1. P. 62-69.
- Statzner B., Gore J.A., Resh V.H.* 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications // *Journal of the North American Benthological Society* Vol. 7. P. 307-360.
- Statzner B., Beche L.A.* 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? // *Freshwater Biology*. Vol. 55. P. 80-119.
- Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Moskvichova A.V., Makhutova O.N., Kalachova G.S.* 2003. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant benthic invertebrates of the Yenisei River // *Comparative biochemistry and physiology. Part B: Biochemistry and molecular biology*. Vol. 134. P. 111-122.
- Szadziewski R., Golovatyuk L., Sontag E., Urbanek A., Zinchenko T.* 2016. All stages of the Palearctic predaceous midge *Palpomyia schmidtii* Goetghebuer, 1934 (Diptera: Ceratopogonidae). *Zootaxa*. P. 1-10.
- Townsend C.R.* 1996. Concepts in river ecology: pattern and process in the catchment hierarchy // *Archiv für Hydrobiologie. Suppl.* 113. Large Rivers. No. 10. P. 3-21.
- Ter Braak C.J.F.* 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // *Ecology*. Vol. 76. P. 1167-1179.
- Timms B.V.* 1993. Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia // *Hydrobiologia*. Vol. 267. No. 1 P. 269-289.
- Tod S.P., Schmid-Araya J.M.* 2009. Meiofauna versus macrofauna: secondary production of invertebrates in a lowland chalk stream // *Limnology and Oceanography*. Vol. 54. P. 450-456.
- Ubertini M., Lefebvre S., Gangnery A., Grangere´ K., Le Gendre R., Orvain F.* 2012. Spatial Variability of Benthic-Pelagic Coupling in an Estuary Ecosystem: Consequences for Microphytobenthos Resuspension Phenomenon // *PLoS ONE*. Vol. 7 (8). P. e44155. [Available at <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0044155> (date of access 19.08.2020)].
- Velasco J., Millán A., Hernández J., Gutiérrez C., Abellán P., Sánchez D., Ruiz M.* 2006. Response

- of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream // *Saline Systems*. Vol. 2. P. 1-15.
- Vollenweider R.A., Kerekes J.* 1980. The loading concept as basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication // *Progress in Water Technology*. Vol. 12. No. 2. P. 3-38.
- Waters T.F.* 1977. Secondary Production in Inland Waters // *Advances in Ecological Research*. Vol. 10. P. 91-164.
- Ward J.V.* 2002. *Aquatic Insect Ecology*. Vol. 1 *Biology and Habitat*. New York: Wiley J. and Sons. 452 p.
- Williams D.D., Hogg I.D.* 1988. The ecology and production of invertebrates in a Canadian coldwater spring // *Holarctic Ecology*. Vol. 11. P. 41-54.
- Williams D.D., Williams N.E.* 1974. A counterstaining technique for use in sorting benthic samples // *Limnology and Oceanography*. Vol. 19. P. 152-154.
- Wollheim W.M., Lovvorn J.R.* 1996. Effects of macrophyte growth forms on invertebrate communities in saline lakes of the Wyoming High Plains // *Hydrobiologia*. Vol. 323. No. 2. P. 83-96.
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V.* 2013. Salinity Tolerance of Macroinvertebrates in Stream // *Arid Ecosystems*. Vol. 3. No. 3. P. 113-121.
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Vykhristjuk L.A., Shitikov V.K.* 2011. Diversity and Structure of Macrozoobenthic Communities in the Highly Mineralized Khara River (Territory adjacent to Lake Elton) // *Biology Bulletin*. Vol. 38. No. 10. P. 1056-1066.
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Sushchik N.N., Galina S. Kalachova G.S., Golovatyuk L.V.* 2014. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // *Hydrobiologia*. No. 722. P. 115-128.
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V., Popchenko T.V.* 2017. Macrozoobenthos in Saline Rivers in the Lake Elton Basin: Spatial and Temporal Dynamics // *Inland Water Biology*. Vol. 10. No. 4. P. 384-398.
- Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Gusakov V.A., Lazareva V.I.* 2018. Plankton and Bottom Communities in the Saline Rivers of Lake Elton Basin: Statistical Analysis of Dependences // *Arid Ecosystems*. Vol. 8. No. 3. P. 225-230.
- Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Gusakov V.A., Lazareva V.I.* 2019a. Analysis of Relations between Communities of Hydrobionts in Saline Rivers by Multidimensional Block Ordination // *Inland Water Biology*. Vol. 12. S. 1.2. P. 105-111.
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V.* 2019b. Non-Biting Midges (Diptera, Chironomidae) in the Benthic Communities of Saltwater Rivers in the Lake Elton Basin: Diversity, Salinity Tolerance, and Distribution // *Entomological Review*. Vol. 99. No. 6. P. 820-835.
- Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V.* 2020. Analysis of the meta-community structure of plankton and bottom organisms in rivers of the Lake Elton basin // *Arid Ecosystems*. Vol. 10. No. 4. P. 386-391.

UDC 574.58 (282.247.431.2)

**FUNCTIONAL FEATURES OF THE STRUCTURAL ORGANIZATION
OF PLANKTON AND BOTTOM COMMUNITIES IN HIGHLY MINERALIZED RIVERS
OF THE HYPERHALINE LAKE ELTON BASIN (RUSSIA)**

© 2021. T.D. Zinchenko*, L.V. Golovatyuk*, O.G. Gorokhova*, E.V. Abrosimova*,
M.V. Umanskaya*, T.V. Popchenko*, V.K. Shitikov*, V.I. Gusakov**, S.E. Bolotov**,
V.I. Lazareva**, E.A. Selivanova***, A.S. Balkin***, A.O. Plotnikov***

**Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences
Russia, 445003, Samara Region, Togliatti, Komzina Str., 10. E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru*

***I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
Russia, 152742, Yaroslavl Region, Nekouz District, Borok, 109. E-mail: protoz@mail.ru*

****Institute of Cellular and Intracellular Symbiosis
of the Ural Department of the Russian Academy of Sciences
Russia, 460000, Orenburg Region, Orenburg, Pionerskaya Str., 11.*

Received February 09, 2021. After revision February 25, 2021. Accepted March 01, 2021.

Saline rivers of Elton Lake Region (N49° 13', E46° 40') are highly productive systems. The flow of energy and nutrients can go beyond the hydroecosystem into the surrounding landscape, which is facilitated by the high diversity and quantitative development of the fauna. For the first time, field and experimental studies of planktonic and bottom communities of rivers with different levels of mineralization made it possible to reveal their high production potential. The summer values of the ratio of mineral forms of nitrogen and phosphorus (N:P) in polyhaline rivers change from 100.7 to 186.9, and in mesohaline rivers they change from 0.6 to 32.9, which indicates a specific type of river functioning, where a high ratio of nutrients reflects a significant input of nitrogen associated, including with the processes taking place in cyanobacterial communities.

Phytoplankton production (in terms of chlorophyll "a" content) in the long-term series of studies varied from 2.8 to 535 mg/m³, determining the trophic status of saline rivers from mesotrophic to hypertrophic levels. The daily bacterial production in the bottom sediments of the estuarine sections of the rivers was 101-740 mg C/(m²·day).

The authors used the method of high-throughput sequencing of the 16S rRNA gene in cyanobacterial mats of rivers and for the first time revealed a high level of taxonomic diversity of prokaryotes belonging to 20 phyla, of which Cyanobacteria, Proteobacteria, and Bacteroidetes were dominant. The authors established differences in the taxonomic composition of prokaryotic communities formed at different salinity levels.

The composition of planktonic and benthic communities in saline rivers is evolutionarily adapted to the effects of extreme conditions.

Phytoplankton of saline rivers is represented by more than 130 species and taxa of algae; phytobenthos by 144, and epiphyton by 42. The species diversity of algal communities is created mainly by Bacillariophyta and Cyanoprokaryota.

The taxonomic composition of zooplankton communities is represented by 29 species and taxa. In the communities of meio- and macrozoobenthos, 73-93 taxa and species have been identified. The planktonic and benthic communities contain halophilic and halotolerant species that were not previously recorded in the basin of the hyperhaline Elton Lake.

The gradient of abiotic factors largely determines the dynamics of diversity, abundance, biomass, and production of planktonic and benthic communities in saline rivers. The calculated values of the production of communities of zooplankton, meiobenthos and macrozoobenthos are given.

High production of zooplankton in mesohaline rivers is provided by euryhaline rotifers *Brachionus plicatilis*, and in polyhaline ones – by populations of halophilic chironomids *Cricotopus salinophilus*.

Significant production of meiobenthos communities in mesohaline rivers (1.86-51.71 g/(m²·month) dry weight) is due to the development of Harpacticoida dominated by *Cletocamptus retrogressus* and *C. confluens*. At salinity above 20 g/l, high production of meiobenthos is provided by Turbellaria and Ostracoda (*Cyprideis torosa*).

The production of macrozoobenthos, calculated in the mesohaline river Bolshaya Samoroda during the growing season (117 g/m²) is due to the development of populations of mass euryhaline chironomids *Microchironomus deribae*, *Tanytarsus kharaensis*, *Chironomus salinarius* in feeding areas of migratory and waterfowl birds, 5-29 times higher than the production of benthos of fresh water.

The polyvalent nature of the populations of mass chironomids, a short life cycle, high values of abundance, biomass, and growth rates determine their high production potential.

The high functional activity of Diptera larvae dominating in benthic communities determines their population resistance to extreme factors.

The results of the taxonomic assessment of the microbiome of chironomid larvae are presented, which indicate the specificity of the dominant microorganisms for different species.

The article shows the main regularities of changes in plankton and bottom communities along the gradient of abiotic and biotic factors of saline rivers, carried out as a result of many years of research.

A close relationship has been established between planktonic and benthic communities using the methods of multidimensional statistics, due to both biotic interactions and the mutually coordinated response of species to changes in environmental conditions. The results obtained allow us to consider the planktonic and bottom communities of saline rivers as a kind of consortium, representing a structural unit of the saline river ecosystem.

Keywords: saline rivers, planktonic, bottom, microbial communities, taxonomic diversity, abiotic factors, functional features, multivariate link analysis, Elton Lake basin (Russia).

DOI: 10.24411/2542-2006-2021-10077